

La Voie des Ténèbres : évolution vers la vie souterraine

par

Michel DETHIER

Chercheurs de la Wallonie
Club de Recherches Spéléologiques Ourthe-Amblève
(CRSOA)

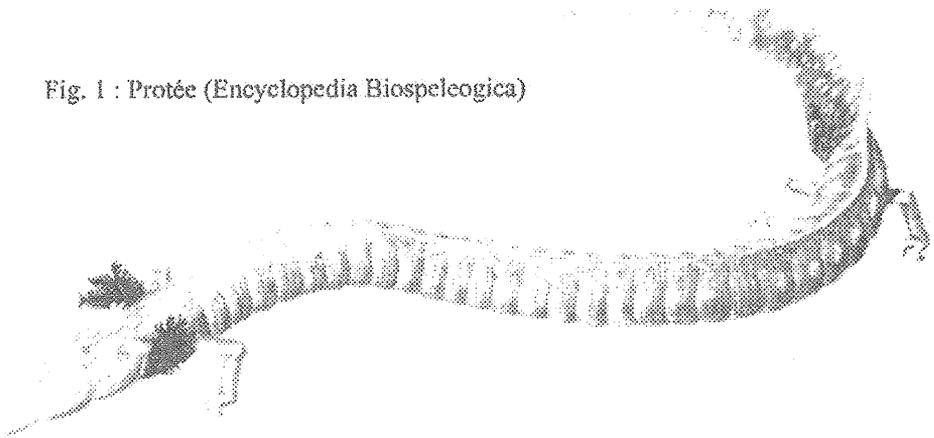
Summary

Natural caves and artificial undergrounds constitute a fascinating world. As well as speleologists and archaeologists, biologists will find there an interesting field of research. Indeed, the cave fauna is very particular and shows remarkable adaptations to the environment of this kind, where no light and no photosynthesis exist. Troglodites are frequently blind, colourless, long living with a low metabolism species. Scientists speak often of "regressive evolution". But can evolution regress? Up to now, the origins of the underground fauna remain uncertain and specialists are still discussing the theories. But mankind did not wait for scientific explanations : since a long time, the underground world have been peopled by dwarfs and dragons...

Introduction

Pour le visiteur non averti, le monde souterrain présente un aspect essentiellement minéral, parfois d'ailleurs extraordinaire. De ses habitants, tout au plus connaît-il les chauves-souris, qu'il considère souvent comme les représentants les plus typiques (si ce ne sont les seuls !) de la faune des grottes. Pourtant, ce monde à l'apparence parfois quelque peu rébarbative, abrite une faune riche et variée. Nos lointains ancêtres du Paléolithique s'en sont déjà aperçus, puisqu'ils ont gravé, sur un os de bison, la silhouette très reconnaissable d'un *Troglophilus*, un Orthoptère cavernicole. Le premier animal véritablement troglodite découvert en Europe fut le Protée (*Proteus anguinus*) décrit au XVIII^{ème} siècle par Laurenti des grottes de Slovénie. Au siècle précédent, ce curieux Urodèle (fig. 1) était encore considéré comme un jeune dragon ! Il fallut attendre le XIX^{ème} siècle pour que soient jetées les bases de la Biospéologie, science de la vie souterraine. Schiner, dès 1854, puis surtout Racovitza (1907), ont mis en évidence les particularités du monde souterrain, les relations plus ou moins étroites que les animaux pouvaient entretenir avec lui et les adaptations que certaines espèces (les « troglodites », voir plus loin) avaient développées pour y vivre en permanence.

Fig. 1 : Protée (Encyclopedia Biospeologica)



Relations entre la faune et le milieu souterrain

Par rapport aux milieux épigés, le milieu souterrain présente les caractéristiques suivantes :

- Absence totale et permanente de lumière dans les parties profondes des grottes, ce qui implique la disparition du cycle nyctéméral. Peu après l'entrée, une zone de pénombre plus ou moins importante selon la morphologie de la cavité peut exister.
- Température basse et humidité élevée mais constantes. Dans nos grottes belges, la température est d'environ 9°C et l'humidité de 100%. Le climat souterrain n'est donc pas soumis aux variations saisonnières.
- Ressources alimentaires rares. En effet, en l'absence de lumière, il ne peut y avoir de végétaux photosynthétiques, ce qui revient à dire que, dans les grottes, la base des chaînes trophiques (les producteurs) n'existe pas et que les consommateurs primaires (phytophages) ne peuvent y être qu'accidentels ou temporaires.

C'est donc un milieu pauvre et difficile à vivre, mais par contre très stable. Loin d'être uniforme, ainsi que beaucoup le pensent, il offre au contraire une grande variété d'habitats. Dès 1907, Racovitza a montré que les animaux que l'on y rencontrait n'entretenaient pas tous avec ce milieu des relations identiques. Il a proposé de distinguer :

- Les *trogloxènes* (« étrangers aux grottes »), qui ne passent dans les grottes qu'une partie de leur vie et ne s'y reproduisent pas. Ils ne présentent donc aucune adaptation, tant morphologique, que physiologique ou comportementale à ce type de milieu. Ils viennent simplement y chercher un abri pour l'hiver ou, au contraire, un peu de fraîcheur et d'humidité en été. Les chauves-souris, souvent considérées à tort comme de véritables « cavernicoles », sont typiquement des troglaxènes. A peu de distance des entrées, on trouve, dans nos grottes, *Scoliopteryx libatrix* (L.), un papillon de la famille des Noctuidae (fig. 2) dont les chenilles vivent sur les saules et les peupliers. A la fin de l'été (parfois même plus tôt), les adultes entrent dans les grottes pour hiberner (ils sont alors complètement engourdis) et n'en ressortent qu'en mars. Il semble qu'en réalité, ils subissent là une véritable diapause hivernale (Dethier & Depasse, 2004).

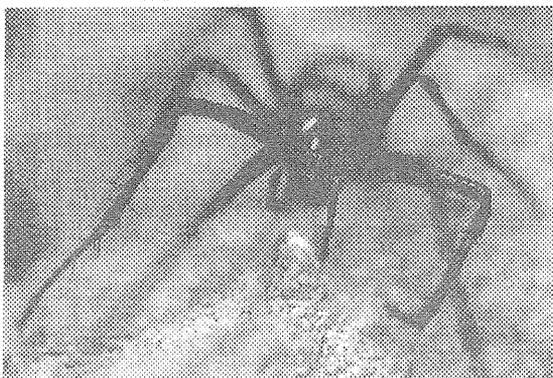


Fig. 2 : Scoliopteryx (à gauche)

Fig. 3 : Meta (en haut)

- Les *troglophiles* (amis des grottes) sont les hôtes électifs constants des cavités souterraines. Ils y passent toute leur vie (mais on peut aussi les trouver dans des milieux comparables) et peuvent parfaitement s'y reproduire. S'ils ne présentent pas encore d'adaptations morphologiques à ce mode de vie, il n'en va pas de même pour leur métabolisme et leur comportement. C'est ainsi que l'araignée *Meta menardi* (Latr.) (fig. 3) a un quotient respiratoire plus bas que ses cousines épigées et qu'elle tisse ses toiles parallèlement aux parois, afin de capturer les animaux qui se déplacent à leur surface (cloportes, mille-pattes,...).
- Les *troglobies* (qui vivent dans les grottes) enfin, sont les véritables cavernicoles. Ce sont les hôtes exclusifs du monde souterrain et leurs profondes modifications, tant physiologiques que morphologiques cette fois, les ont en quelque sorte rendus prisonniers des parties profondes des grottes. Nous avons déjà signalé l'existence du Protée (seul vertébré troglobie d'Europe). Parmi les invertébrés, l'exemple le plus connu est sans doute celui des *Niphargus* (fig. 4), sorte de petites « crevettes blanches » voisines des Gammars, Crustacés Amphipodes des ruisseaux de surface. Dépigmentés et anophtalmes, ces *Niphargus* présentent en outre des adaptations physiologiques remarquables à leur environnement : métabolisme très lent, durée de vie plus longue, grande capacité de jeûne, taux de reproduction faible, œufs moins nombreux mais plus gros... Ce sont évidemment les organismes troglobies qui feront l'objet de la suite de cet article.



Fig. 4 : Niphargus

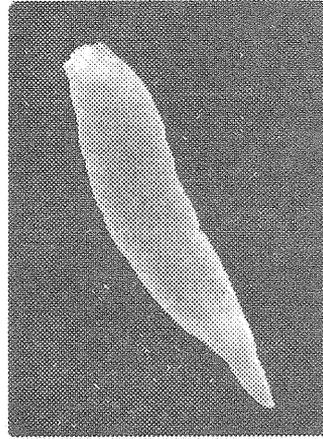


Fig. 5 : Dendrocoelum

Tous les groupes d'animaux ont-ils des représentants cavernicoles ? A notre connaissance, parmi les « grands embranchements », il n'y a guère que les Porifères, les Cnidaires et les Echinodermes qui n'ont pas de représentants vraiment cavernicoles. Parmi les Plathelminthes, on connaît des espèces stygobies de Planaires (fig. 5) du genre *Dendrocoelum* (lorsqu'il s'agit d'espèces aquatiques, on parle souvent de stygoxènes, stygophiles et stygobies). Des Annélides Polychètes, tant errantes que sédentaires, ont été découvertes dès le début du XXème siècle dans les eaux souterraines (*Troglochaetus*, *Marifugia*). Les Crustacés cavernicoles, en particulier aquatiques, sont très nombreux : on compte parmi eux de minuscules Copépodes et Ostracodes, mais aussi des crevettes, des crabes,... Les araignées et les acariens comptent également de nombreuses espèces troglobies, en particulier dans les régions chaudes. Les insectes présentent des formes souterraines parmi les plus extraordinaires, comme par exemple les *Aphaenops*, carabes troglobies typiques, bien connus des biospéologues dans le bassin méditerranéen et les Pyrénées. Outre le Protée, les vertébrés sont représentés dans les eaux souterraines par quelques 130 espèces de poissons stygobies dans le monde (Proudlove, 2006).

Chez nous, la faune cavernicole a d'abord été étudiée par Leruth (1939). Puis, en 1999, Hubart et Dethier ont proposé un bilan provisoire de la faune troglobie de notre pays : elle comptait alors 41 espèces, appartenant à des groupes aussi divers que les Triclades, les Nématodes, les Annélides, les Araignées, les Acariens, les Crustacés (Copépodes, Ostracodes, Amphipodes, Isopodes), les Mollusques, les Diploures et les Collembolés. Notre faune troglobie compte même, depuis les années '40, un minuscule Coléoptère (1.4 mm) de la famille des Pselaphidae (voisine des staphylins), *Tychobythinus belgicus* (Jeannel) (fig. 6). Depuis, de nouvelles recherches ont permis de porter le nombre d'espèces troglobies et stygobies de Belgique à près de 50. Par rapport aux grottes plus méridionales, notre faune cavernicole est relativement pauvre. Cela s'explique sans doute par le fait que notre pays est situé à la limite atteinte par les glaciers et que la (re)colonisation de nos grottes est toujours en cours.



Fig. 6 : *Tychobithinus belgicus*

Aspects de la troglobitude

De ce qui précède, on pourrait conclure un peu vite que la « troglobitude » (ou état de troglobie, Dethier & Hubart, 2005) est un état clairement défini et que sa reconnaissance chez une espèce ne pose aucun problème. Ce n'est en réalité pas aussi simple que cela et, dans la suite, nous allons donner un échantillon des problèmes qui se posent aux biospéologues : différences et ressemblances entre troglobies (habitants des grottes) et endogés (vivant dans le sol profond), distinction entre troglobies récents et anciens et même acception plus ou moins large du terme troglobie...

Outre les références citées dans le texte et reprises dans la bibliographie, le lecteur intéressé par ces questions consultera les ouvrages de Biospéologie de Vandel (1964), de Ginet & Decou (1977) ou de Wilkens, Culver & Humphreys (2000). Il trouvera aussi une mine de renseignements dans les trois tomes de l'Encyclopedia Biospeologica (environ 2000 pp.), éditée par Ch. Juberthie & V. Decu et publiée par la Société internationale de Biospéologie (SIBIOS). Des ouvrages de vulgarisation, plus accessibles, existent également, en particulier celui de Thinès & Tercafs (1972).

Aspects morphologiques

1. La dépigmentation

Si ce caractère est souvent considéré comme « fondamental » des troglobies et, de fait, peut être observé chez l'immense majorité de ceux-ci, il n'en n'est pas pour autant le strict apanage : bien des espèces endogées, humicoles, myrmécophiles,... sont également dépigmentées. D'autre part, des espèces vivant toujours sous terre peuvent présenter une

certaine coloration, car dépigmentation n'est pas synonyme d'albinisme : les *Aphaenops*, carabes strictement troglobies, présentent la couleur naturellement ocrée de la chitine et des *Stenasellus* (Isopodes aquatiques) sont colorés par des pigments provenant de leur alimentation. Dans le cas des espèces troglobies, il serait plus juste de parler de disparition des pigments tégumentaires, entraînant la photophobie et la recherche des milieux obscurs. En effet, si l'œil est complètement régressé chez les vrais cavernicoles, beaucoup possèdent encore néanmoins des photorécepteurs, notamment dans la peau et un excès de lumière peut très vite se révéler mortel pour des Planaires ou des *Niphargus*.

La pigmentation des animaux épigés est stable, permanente, et des Aselles (*Asellus aquaticus* L.) soustraites à la lumière pendant des mois ne perdent pas leurs couleurs et leur descendance est normalement colorée. A l'opposé, des troglobies anciens ont perdu leurs pigments tégumentaires de manière définitive et les exposer à la lumière, même de façon prudente et progressive, ne leur a jamais rendu des couleurs. Cependant, entre ces deux extrêmes, il existe un bon nombre de cas où l'on constate un état d'instabilité de la pigmentation : le Protée, normalement d'un rose très clair, prend une teinte violette à noirâtre lorsqu'il est exposé (prudemment !) à la lumière.

2. L'anophtalmie

Ce caractère est aussi couramment considéré comme typique de la faune cavernicole. Mais ici encore, s'il est statistiquement plus fréquent chez les animaux des grottes, ces derniers n'en ont pas pour autant l'exclusivité : beaucoup de représentants de la pédofaune, ainsi que des espèces abyssales, tant marines que lacustres, présentent ce phénomène. Le parallélisme entre l'anophtalmie et l'obscurité est cependant loin d'être absolu : il semble que le phénomène soit propre à certaines lignées phylétiques : c'est ainsi que seulement 1 % des crabes abyssaux sont anophtalmes, tandis que plus de 10 % des Mysidacés sont dépourvus d'yeux. La réduction et la disparition des structures oculaires est d'autant plus poussée qu'elle est phylétiquement plus ancienne ; elle peut affecter des espèces épigées (en parallèle avec la dépigmentation) qui adoptent alors des comportements nocturnes (Wilkens, 1973).

La réduction oculaire dépend de la complexité de l'œil (elle est beaucoup plus rapide chez les Planaires que chez les Arthropodes) et de l'âge phylogénétique (elle est bien plus complète chez les troglobies anciens, c'est-à-dire chez les espèces qui ont pénétré dans le milieu souterrain il y a plus longtemps). Elle se déroule le plus souvent selon le schéma suivant :

- Disparition préliminaire des structures périphériques, c'est-à-dire de l'appareil dioptrique (facettes cornéennes, cônes réfringents).
- Régression et disparition subséquentes des parties profondes, sensorielles et nerveuses (cellules rétinienne, nerf optique), apparemment plus stables (fig. 7).

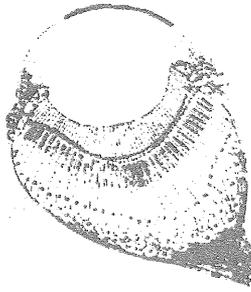


Fig. 7a : oeil d'opilion épigé

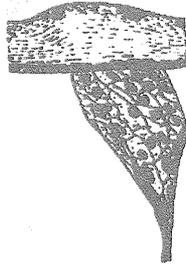


Fig. 7b : oeil d'opilion cavernicole

Ce schéma ne s'applique cependant pas aux Insectes. Chez ces derniers, on observe un arrêt du développement des structures oculaires au stade d'ébauches, alors que chez les autres animaux (comme par exemple le Protée et les poissons cavernicoles), le développement est d'abord normal (bien que souvent ralenti), puis suivi d'une dégénérescence.

La perte de la vision entraîne des phénomènes de compensation. Chez les poissons, Schemmel (1973) a montré que, chez les espèces cavernicoles, les pores gustatifs étaient bien plus développés et plus largement répandus que chez les espèces épigées voisines (fig. 8).

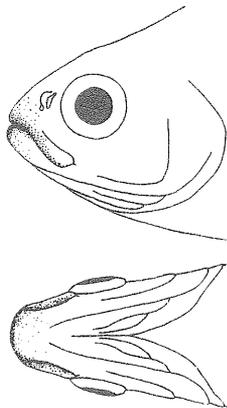


Fig. 8a Poisson épigé (yeux bien développés, pores gustatifs peu nombreux)

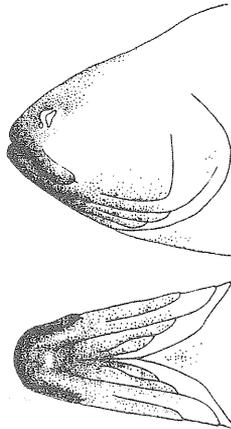


Fig. 8b : Poisson cavernicole (yeux réduits, pores gustatifs nombreux)

3. L'allongement du corps et des appendices, l'aptérisme et la physogastrie

Par rapport à des espèces épigées du même groupe, les espèces cavernicoles présentent souvent un aspect plus gracile, ainsi que des téguments minces et souples. C'est le cas des carabes troglobies du groupe des *Aphaenops*, qui ont en outre des pattes et des antennes très allongées. Chez le Pseudoscorpion *Neobisium tuzeti* Vachon (fig. 9), dépigmenté et anophtalme, les pédipalpes sont extraordinairement allongés et d'une extrême gracilité.

Chez les insectes troglobies, on constate souvent une réduction, voire la disparition complète des ailes. Chez les Coléoptères, seules les ailes postérieures sont affectées par ce phénomène, les élytres ne sont jamais atrophiés par rapport aux formes épigées. Ils sont même parfois soudés l'un à l'autre, comme chez les *Aphaenops* et les *Leptodirus*. Mais, une fois encore, l'aptérisme n'est pas propre aux espèces cavernicoles, il relève d'une régression phylétique indépendante des conditions de vie.

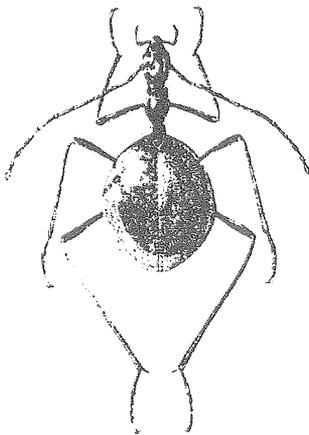


Fig. 10 : Leptodirus

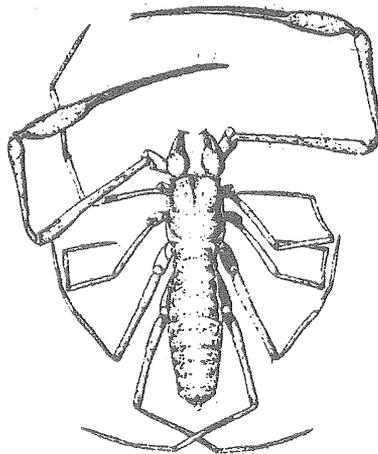


Fig. 9 : Neobisium

La physogastrie est un gonflement remarquable de l'abdomen, dû en particulier au développement des ovaires, comme chez les reines de certains insectes sociaux. Chez les cavernicoles, on observe en réalité une fausse physogastrie, causée par un renflement des élytres soudés, qui ménagent, entre eux et l'abdomen (normal), une poche d'air (fig. 10).

Aspects physiologiques et comportementaux

1. Le métabolisme respiratoire

Les animaux cavernicoles sont généralement considérés comme des sténothermes froids car, dans nos grottes du moins, ils vivent à température basse et constante. Il convient cependant de relativiser car ce qui est vrai pour nos grottes, ne l'est évidemment plus pour des cavités en régions tropicales. Ginet (1960) a montré que, si les *Niphargus* étaient capables de résister à des écarts de température assez importants, ils étaient néanmoins bien moins aptes que leurs lointains cousins les Gammarus à adapter leur métabolisme à des températures élevées.

Divers auteurs (Vannier & Verdier, 1981 ; Hüppop, 1985 ; Hervant & al., 1999) ont montré que le quotient respiratoire des troglobies (rapport CO_2/O_2) est systématiquement plus faible que celui des organismes épigés. Par exemple, à 10°C, l'intensité respiratoire de *Gammarus pulex* (L.) est 10 à 15 fois plus élevée que celle de *Niphargus virei* Chevreux. Même chez des espèces de Collemboles encore assez proches, mais l'une vivant dans la litière et l'autre dans les grottes, on a constaté une intensité respiratoire toujours plus faible chez l'espèce souterraine. De plus, cette dernière supportait beaucoup moins bien que sa congénère de surface des élévations de température, surtout aux stades juvéniles car, les téguments étant plus minces chez elle, l'évaporation corporelle est significativement plus élevée que chez l'espèce de la surface.

2. L'alimentation et l'aptitude au jeûne

Les animaux cavernicoles sont-ils affamés ? Ce qui peut sembler être une boutade a pourtant été considéré assez longtemps comme une certitude. En effet, l'absence de lumière rend la photosynthèse impossible, amputant ainsi les chaînes trophiques de ses premiers maillons (producteurs et consommateurs primaires) et condamnant les espèces cavernicoles à se satisfaire d'apports extérieurs (débris végétaux, cadavres,...) ou à se dévorer entre elles. La nourriture serait-elle le principal facteur limitant dans le monde souterrain ? Ce tableau assez sombre est heureusement plus nuancé qu'il n'y paraît.

- Beaucoup de troglobies présentent une résistance au jeûne très développée. Des *Niphargus* ont survécu deux ans en élevage avec, pour seule nourriture,... un seul de leurs congénères ! Des Protées ont été (apparemment) privés de nourriture pendant trois ans (et peut-être même plus). Notons cependant que la résistance au jeûne est fréquente chez les poïkilothermes, et pas seulement chez les espèces cavernicoles.
- Les ressources alimentaires dans les grottes sont en réalité plus diversifiées et abondantes qu'il n'y paraît. Les sources exogènes peuvent être « aériennes » (pollen, spores, microorganismes amenés par l'air), « aquatiques » (feuilles mortes, bois et cadavres charriés par les rivières souterraines, mais aussi substances organiques et microorganismes amenés par le lessivage de l'humus) et enfin « biologiques » (champignons sur matières mortes, guano de chauves-souris, sans compter les « apports » des spéléologues).

- On assiste parfois à des changements de régime assez spectaculaires lors de l'entrée sous terre. C'est ainsi que l'escargot troglophile *Oxychilus cellarius* (Müller), dont les cousins épigés se nourrissent normalement de végétaux, s'attaque, lui, à des cadavres d'insectes, voire même à des individus vivants mais engourdis, comme par exemple le papillon troglodyte *Scoliopteryx libatrix* (L.). Tercafs & Jeuniaux (1961) ont montré que, chez cet escargot, la quantité de chitinase produite par le système digestif était beaucoup plus élevée que chez les espèces épigées, autorisant ainsi ce régime particulier. En outre, il faut aussi relever que la polyphagie est de règle sous terre, où les espèces à régime alimentaire très spécialisé sont rares.
- Enfin, divers auteurs (Thibaud, 1981 ; Bruschi & *al.*, 1999 ;...) ont mis en évidence le rôle prépondérant des argiles et des limons dans l'alimentation de nombreuses espèces cavernicoles. Nombre d'entre elles, tant terrestres qu'aquatiques, sont en effet, au moins en partie, géophages et trouvent, dans les quantités parfois considérables de substrat qu'elles ingèrent, une microfaune (Protozoaires Amœbiens et Thécamoëbiens) et une microflore (Bactéries, champignons microscopiques) abondantes et variées (un Protée ayant seulement de l'argile à sa disposition a néanmoins triplé de taille en un an !). Pour être « comestible », cette argile doit évidemment être « vierge », c'est-à-dire non compactée par de fréquents passages (Hubart, 2001). La Spéléobactériologie n'en est encore qu'à ses débuts !

3. La reproduction et la longévité

La « règle » générale veut que, chez les cavernicoles, les œufs soient moins nombreux et plus gros, plus riches en vitellus, que chez les épigés. On dit aussi souvent que, sous terre, les rythmes, en particulier reproducteurs, sont abolis. Comme les précédentes, ces affirmations sont partiellement vraies mais renferment néanmoins quelques inexacitudes.

- Ainsi que le montre le tableau 1, les différences de taille des œufs et de productivité entre des espèces épigées et des espèces souterraines sont évidentes. Cette évolution s'observe également chez un escargot endogé (vivant dans les sols profonds), *Cecilioides acicula* (Müller), qui présente toutes les caractéristiques morphologiques des troglobies. Cette espèce, qui ne mesure que quatre à cinq mm, ne pond qu'un seul œuf de 0.75 mm, ce qui est énorme pour la taille de l'animal. Il en va de même pour les espèces du genre *Bathynella*, minuscule Crustacé primitif des nappes phréatiques et du milieu interstitiel (fig. 11).

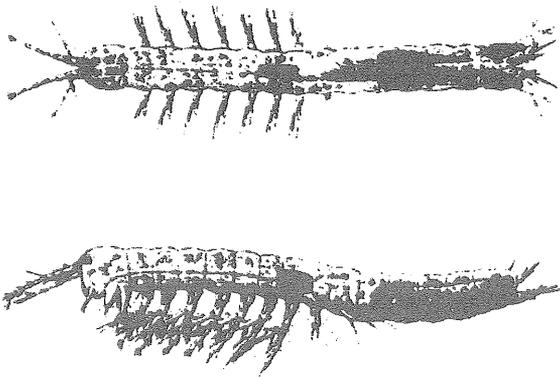


Fig. 11 : *Bathynella*

Tableau 1 : comparaison des cycles reproducteurs et vitaux entre quelques espèces épigées et cavernicoles.

Gastéropodes	<i>Helix pomatia</i>	<i>Cecilioides acicula</i>
	épigé	troglobie-endogé
Taille individu (mm)	45	4.5
Taille œuf (mm)	6	0.75
Nombre/ponte	200 et plus	1
Opilions	<i>Ischyropsalis luteipes</i>	<i>Ischyropsalis pyrenaica</i>
	muscicole	cavernicole
Taille œuf (mm)	0.8 - 0.9	1.30 - 1.45
Nombre moyen/ponte	16	10
Nombre de pontes	8-15	3-6
Nombre total/femelle	130 - 240	30 - 60
Araignées	<i>Porrhomma convexum</i>	<i>Telema tenella</i>
	troglophile	troglobie ancien
Taille individu (mm)	2.5	1
Taille œuf (mm)	0.2	0.4
Nombre moyen/ponte	environ 20	1 - 3 (maximum)
Durée de vie	2 ans et plus	10 ans
Amphipodes	<i>Gammarus sp.</i>	<i>Niphargus sp.</i>
	épigé	troglobie
Taille et nombre oeufs	petits et nombreux	gros, peu nombreux
Durée de l'incubation	2 - 3 semaines	3 - 10 mois
Durée de vie	2 ans maximum	6 ans et plus
Coléoptères	<i>Bathysciola schiödtei</i>	<i>Speonomus longicornis</i>
	muscicole - troglophile	troglobie ancien
Nombre œufs	1-2/jour, petis	1 gros, irrégulièrement
Stades larvaires	3, actifs	1, en logette
Durée de vie	3 ans	3 ans
Poissons	<i>Chologaster cornuta</i>	<i>Amblyopsis rosae</i>
	épigé	cavernicole
Taille œuf (mm)	0.9	2.2
Nombre moyen/ponte	125	25
Libre à	1 mois	4 mois
Adulte à	1 an	3 ans
Durée de vie	un peu plus d'un an	plus de cinq ans

- Ginet (1960) a montré qu'en élevage, dans des bacs régulièrement nettoyés et pourvus en nourriture, *Niphargus virei* Chevreux ne présentait aucune périodicité reproductrice : il y avait des femelles ovigères toute l'année, grosso modo dans les mêmes proportions. Par contre, dans une grotte, les femelles ovigères étaient nettement plus nombreuses en hiver, grâce vraisemblablement à l'apport de substances nutritives par les pluies automnales (phénomène connu actuellement sous le nom de « flood factor » : Barr, 1968).
- La croissance des espèces cavernicoles est beaucoup plus lente que celle des espèces de surface. Chez *Gammarus*, l'incubation dure au maximum trois semaines, tandis que chez *Niphargus*, elle peut prendre jusqu'à 10 mois. Le développement de l'araignée troglophile *Meta menardi* Latr. est quasi deux fois plus long (18 mois) que celui d'une Epeire, tandis que celui d'espèces troglobies du genre *Leptoneta* peut prendre jusqu'à trois ans.
- La longévité des cavernicoles est légendaire. Des Gammare vivent tout au plus deux ans tandis que les *Niphargus* peuvent subsister jusqu'à huit ans. Poulson & White (1969) ont montré que, chez des poissons d'une même famille, les espèces épigées sont adultes à un an et meurent six mois plus tard, tandis que chez les espèces cavernicoles, les adultes n'apparaissent que vers trois ans, mais vivent plus de cinq ans. Le Protée, enfin, peut probablement vivre plus de trente ans.
- Cette longévité est sans doute le prolongement de la lenteur caractérisant le développement des cavernicoles. Elle est à mettre en relation avec le ralentissement général du métabolisme et de l'activité endocrinienne, cette dernière agissant sur la reproduction et la croissance.
- Enfin, on a observé, entre deux espèces de Coléoptères, l'une muscicole et relativement troglophile, l'autre troglobie spécialisée, des différences de stratégie de reproduction remarquables : la première pond un ou deux petits œufs par jour, pendant plusieurs semaines, et cela périodiquement. Elle compte trois stades larvaires, tous actifs, le dernier construisant une logette pour se métamorphoser. Chez les larves, les organes sensoriels et masticateurs sont bien développés, car elles se nourrissent. La seconde ne pond qu'un seul œuf, volumineux, à intervalles irréguliers. Il n'y a qu'un seul stade larvaire et la larve est inactive, se contentant de construire sa logette, sans se nourrir, ses organes sensoriels et masticateurs étant d'ailleurs très réduits.

Ancienneté et origine des troglobies

Ancienneté

Nous avons parlé, à plusieurs reprises, de troglobies « anciens » et « récents ». C'est que le peuplement du monde souterrain ne s'est pas fait en une fois et se poursuit même encore de nos jours. Les modifications climatiques actuelles contribuent peut-être même à accentuer le mouvement.

Déjà en 1964, Vandel considérait les cavernicoles comme des relictés, des « fossiles vivants », dont l'évolution s'était arrêtée, ou du moins s'était très ralentie, et qui avaient conservé, de ce fait, un faciès ancestral. A cette notion de relicté, Vandel associait celle de refuge : pour des formes animales chassées de la surface par des changements climatiques,

les grottes constituaient des refuges, permettant à certaines espèces de subsister. Il distinguait plusieurs types de relictés, d'âges différents :

- Relictés thermophiles : durant la première moitié du Tertiaire régnait sur l'Europe et l'Amérique du Nord (encore réunies à cette époque) un climat tropical. Une majorité de troglobies terrestres sont des relictés de cette époque et comptent donc parmi les plus anciens, comme par exemple la minuscule araignée *Telema tenella* Simon, des grottes pyrénéennes.
- Relictés glaciaires et/ou hygrophiles : au Quaternaire, la succession des glaciations ont poussé certaines espèces nivicoles ou hygrophiles à se réfugier sous terre, les conditions en surface leur devenant défavorables. C'est le cas pour les *Aphaenops* (fig. 12), carabes à l'origine nivicoles (relictés glaciaires s. st.) et pour les *Speonomus*, autres Coléoptères mais à l'origine hygrophiles cette fois.

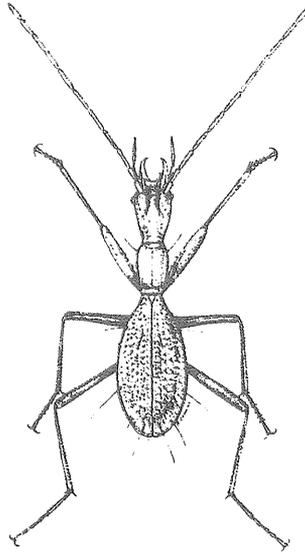


Fig.12 : *Aphanaenops*

- Relictés marines : les espèces stygobies (troglobies aquatiques) dérivent de formes marines ancestrales qui, à la suite d'un lent retrait de la mer, se sont progressivement adaptées à l'eau saumâtre, puis à l'eau douce, pour finalement se réfugier dans les eaux souterraines. On trouve ici peut-être les formes cavernicoles les plus anciennes, comme par exemple les minuscules Crustacés du genre *Bathynella*, dont on connaît des formes marines fossiles remontant au Carbonifère.

Deux derniers exemples illustreront encore les différences d'ancienneté pouvant exister entre certains troglobies :

- En 1986, on découvrit, dans le sud de la Roumanie, la grotte de Movile (Sarbu & al., 1995). C'est une cavité de taille modeste (environ 200 m de galeries pour 25 de profondeur) mais qui abrite un écosystème tout à fait remarquable. Elle est en effet isolée du monde depuis 5 à 6 millions d'années et est depuis en parfaite autarcie.

Des Bactéries chimiosynthétiques oxydent l'hydrogène sulfuré (5% dans l'atmosphère !) et constituent la base d'une chaîne trophique complètement indépendante de la lumière du jour. A la surface du petit lac flotte un épais voile mycélien, qui est brouté par des consommateurs primaires, qui sont à leur tour dévorés par des consommateurs secondaires, etc. Dans ce réseau trophique, on a décrit plusieurs dizaines d'espèces nouvelles, en particulier une nêpe stygobie, *Nepa anophthalma* Decu & al., 1994 (fig. 13), lointaine parente de notre classique nêpe cendrée ou « scorpion d'eau ».

- Les grottes de lave (« lava tubes ») se rencontrent évidemment dans les régions volcaniques. La roche en fusion, très fluide, se refroidit plus vite en surface tandis que le centre continue à s'écouler. Il se forme ainsi des sortes de tunnels, parfois longs de plusieurs kilomètres. Leur âge varie d'environ 500.000 ans à quelques milliers d'années seulement, mais ils sont très vite colonisés par une faune abondante et variée comprenant des formes troglobies. Aux Canaries, dans ces tubes de lave, on a décrit plusieurs espèces de punaises de la famille des Reduviidae et du genre *Collartida* (fig. 14), complètement anophtalmes et dépigmentées, aux appendices extrêmement allongés et graciles, mais qui possèdent encore des parents proches dans la faune épigée.

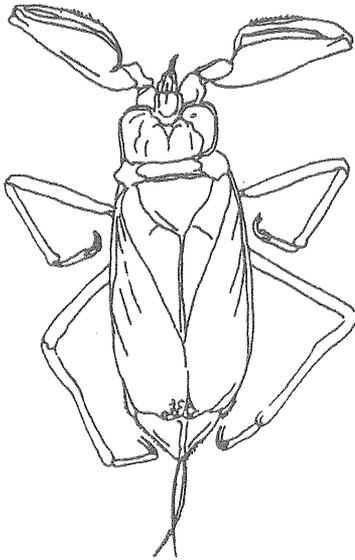


Fig. 13 : *Nepa anophthalma*

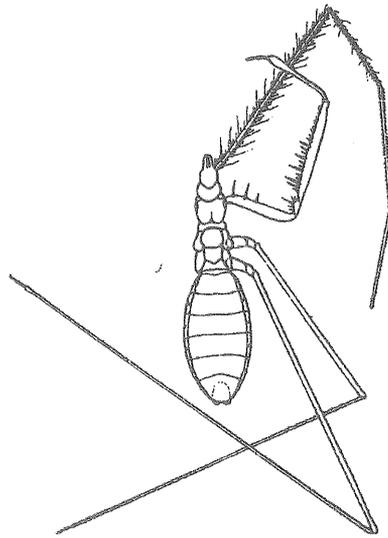


Fig. 14 : *Collartida*

Origine

Les espèces troglobies n'apparaissent pas spontanément, elles découlent d'espèces épigées vivant dans certains milieux, lesquels constituent de véritables « centres de préparation » à la vie souterraine.

Pour la faune terrestre, les principaux centres de préparation sont le sol et certaines de ses annexes. Les espèces endogées, vivant dans les sols profonds, présentent déjà certaines ressemblances avec les espèces cavernicoles (dépigmentation, anophthalmie,...). Néanmoins, des différences entre les deux milieux (nourriture plus abondante et régulière, stabilité moins grande,...) entraînent des adaptations différentes entre les endogés et les cavernicoles s. st. L'humus, les mousses, les abords de névés, les terriers et même les nids de fourmis abritent déjà une faune riche en espèces présentant des « troglomorphoses » (adaptations à la vie souterraine). L'humus des grandes forêts froides de montagne est également un milieu particulièrement intéressant pour les candidats à la vie souterraine. En Transylvanie, on a observé qu'une même espèce de *Duvalius* (Coléoptère Carabidae) vivait pratiquement en surface vers 1200 m (car on y rencontre un climat semblable à celui des périodes glaciaires), s'enfouissait dans l'humus vers 1000 m et devenait troglobie à partir de 500 m car, à cette altitude, les forêts ont disparu par assèchement. Le milieu souterrain superficiel, c'est-à-dire la zone profonde du sol située juste au-dessus de la roche en place (fig. 15), est également un très important centre de préparation.

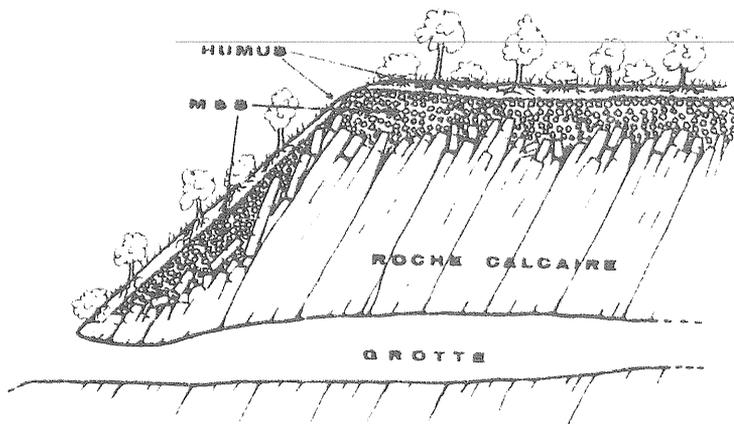


Fig. 15 : Milieu Souterrain Superficiel (MSS)

En ce qui concerne la faune aquatique, on trouve, dans les milieux interstitiels, phréatobies et hyporhéiques (sous-écoulements des cours d'eau), imprégnés d'eau et à granulométrie souvent fine, de nombreuses formes allongées et souvent aplaties, anophthalmes et dépigmentées, comme par exemple les Crustacés Isopodes des genres *Stenasellus* et *Microcerberus* (fig. 16).

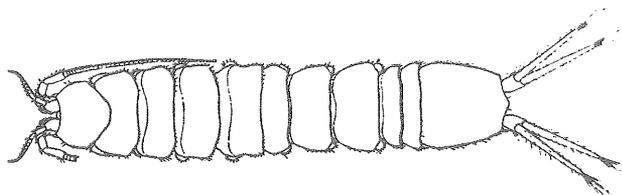


Fig. 16 *Stenasellus*

Théories explicatives

Les mécanismes évolutifs présidant à l'apparition des formes troglobies ont bien sûr fait et font encore l'objet de nombreuses recherches et discussions, qui reflètent d'ailleurs les changements de nos conceptions sur le phénomène général de l'évolution.

Le Néo-lamarckisme prônait l'action directe du milieu sur les organismes (les cavernicoles étaient modelés par le milieu souterrain). La découverte des gènes et des mutations a permis de proposer l'hypothèse de l'accident : si un animal normalement oculé s'égaré dans une grotte (ou dans les abysses), il sera attiré par la lumière et tentera de s'échapper. Mais s'il est porteur d'une anomalie oculaire génétique, il y restera et deviendra cavernicole (ou abyssal) !

1. Préadaptation

Vandel (1964) considère que l'origine de l'évolution doit être recherchée au sein des organismes eux-mêmes, et non à l'extérieur. Pour lui, dans toute lignée l'évolution se fait en trois phases :

- Une phase juvénile ou de préparation qui voit apparaître un nouveau type d'organisme, avec des espèces peu nombreuses, peu spécialisées et souvent de petite taille. Elle se déroule dans les centres de préparation dont nous avons déjà parlé.
- Une phase de maturité et de diversification, au cours de laquelle on assiste à l'apparition d'espèces de plus en plus spécialisées.
- Une phase de déclin ou de sénescence enfin, caractérisée par des espèces très spécialisées et souvent de grande taille.

Reprenant les idées de Cuénot sur la préadaptation, Vandel considère que certaines espèces présentent des caractères susceptibles de les orienter vers un mode de vie cavernicole, comme par exemple une réduction des yeux, un mode de vie fouisseur, etc. De même, chez les lignées vieillissantes, une diminution de leur pouvoir autorégulateur pousseraient les espèces à se réfugier dans l'humus et autres milieux « abrités », dont elles deviendraient peu à peu prisonnières. L'occasion faisant le larron, si ces animaux ont l'occasion de pénétrer dans des grottes, ils deviennent cavernicoles, leurs caractères préadaptatifs jouant un rôle de filtre pour les autres espèces vivant à proximité. Pour Vandel donc, l'évolution « régressive » ne fait aucun doute et ceux qui la contestent sont obsédés par l'idée que l'anophtalmie et la dépigmentation sont des « adaptations » à la vie souterraine (comme si le cataracte et la presbytie étaient des adaptations à la vieillesse, pour reprendre la comparaison de Vandel). Cette évolution régressive n'est donc pas la conséquence de la vie souterraine mais du vieillissement de certaines lignées et elle s'observe aussi bien chez les cavernicoles que chez les animaux épigés. D'autre part, on peut se demander si l'évolution « progressive » est désormais absente chez les troglobies. Nous avons relevé plus haut la présence de phénomènes de compensation à la perte des yeux chez les espèces cavernicoles. Certains biospéologues pensent que l'allongement des appendices ou des soies (supposées sensorielles) pourraient ne pas être une compensation mais un simple phénomène d'hyperthélie. Enfin, Romero (1985) propose d'éliminer du vocabulaire l'expression « évolution régressive » car, d'un point de vue sémantique, une régression est un retour en arrière. Or, ici, le terme sert à désigner la perte d'une structure complexe comme l'œil, par exemple. On le voit, le débat est loin d'être clos !

2. Thermodynamique

Dans les années '60, on a essayé de résoudre les problèmes posés par la notion d'évolution régressive en termes de thermodynamique. Dans cette optique, on admet que cette évolution traduit une simplification des phénomènes d'adaptation au milieu par augmentation de l'entropie (du « désordre »). Des animaux en fin de race (les lignées sénescentes que nous évoquions plus haut) ne disposeraient plus d'assez d'énergie pour envoyer les messages nécessaires à la formation de structures très élaborées, comme les yeux, par exemple. Dans le milieu souterrain, la pression sélective serait beaucoup plus faible qu'en surface et de tels animaux y trouveraient un refuge providentiel. Ce n'est pas l'avis de tous les biospéologues, dont certains estiment au contraire que la compétition est acharnée sous terre. Deux grands spécialistes, Chappuis et Jeannel, se sont opposés sur ce point, ce qui montre bien que le problème n'est pas prêt d'être résolu.

Pour en terminer avec ce chapitre, il faut encore signaler que Howarth (1980) et Desutter-Grandcolas (1993) ont proposé une alternative à la théorie de la relicté climatique de Vandel. Etudiant les faunes des grottes tropicales, en particulier des tubes de lave (cf. supra), ils voient, dans la présence de troglobies dans ces cavités récentes, la capacité des animaux à coloniser rapidement de nouvelles niches disponibles par simple opportunisme. Dans cette optique, les grottes ne seraient plus un refuge, mais une conquête. Les deux thèses ne sont pas nécessairement exclusives, mais pourraient être applicables dans des régions différentes ou à des taxa différents d'une même région.

Bref retour en arrière

Au terme de ces divers développements, que sont devenues les trois catégories proposées par Racovitza et exposées en début d'article ? Gnaspini & Hoenen (1999) entendent les conserver, en y introduisant des critères plus biologiques :

- Les troglaxènes doivent obligatoirement quitter, tous et périodiquement, le milieu souterrain, car leurs caractéristiques biologiques ne leur permettent pas d'y vivre tout le temps. Selon les espèces, ces « migrations » s'effectuent en fonction des saisons, comme chez les *Scoliopteryx* (cf. supra), ou plusieurs fois en quelques jours, ainsi qu'on l'a observé chez l'Opilion *Goniosoma*.
- Les troglaphiles peuvent effectuer leur cycle complet dans ou en dehors du milieu souterrain. Si une espèce se nourrit ou se reproduit indifféremment dans les deux milieux, on parle de troglaphiles indifférents. Si, au contraire, une espèce ne se rencontre que dans le milieu souterrain, mais qu'on l'observe dans diverses cavités disjointes, c'est-à-dire non reliées entre elles, cela implique l'existence d'individus fréquentant le milieu épigé, au moins le temps nécessaire pour passer d'une grotte à l'autre. On parle alors de troglaphiles stricts. Quelles que soient les modifications subies par ces derniers, elles ne compromettent jamais complètement leur capacité de survie dans le milieu épigé.
- Les troglobies se rencontrent uniquement dans le milieu souterrain. Chez les troglobies anciens, on note de nombreuses troglomorphoses (cf. supra), mais il n'existe pas de caractères biologiques (morphologiques, physiologiques,...) typiques de cette catégorie, certaines manifestations étant ici statistiquement plus fréquentes que chez les épigés. Chez les troglobies récents, on observe une mosaïque de caractères, découlant de la pression écologique subie par chaque espèce et de son bagage génétique. Les véritables troglobies, tant récents qu'anciens, ne se rencontrent que dans une seule grotte ou dans des cavités

interconnectées (au moins par le biais du milieu souterrain superficiel, cf. supra), car ils ont complètement perdu la faculté de survivre dans le milieu épigé.

Dans cette optique, il n'y aurait pratiquement aucun véritable troglobie dans nos grottes belges, tout au plus des troglaphiles stricts. Cependant, de nouvelles recherches semblent parfois mettre à mal cette notion d'endémisme cavernicole et pourraient constituer les premiers indices d'exceptions à cette dernière définition des troglabies.

La part du rêve

Comme on vient de le voir, le monde souterrain abrite réellement de véritables créatures extraordinaires. Mais l'homme n'a pas attendu leur découverte scientifique et l'avènement de la Biospéologie pour peupler les cavernes de tout un bestiaire fantastique. C'est qu'en effet, en dépit des craintes qu'il peut engendrer, le monde souterrain a fasciné l'homme sans doute dès son apparition sur la planète. Au cours de notre scolarité, nous avons tous entendu parler de l'« Homme des Cavernes ». Les conceptions des préhistoriens à son sujet ont beaucoup évolué au cours de ces dernières décennies (Otte, 1999). D'autres sont bien plus qualifiés pour en parler ; qu'il nous suffise de rappeler que les grottes, pour l'homme préhistorique, étaient sans doute bien plus des lieux de culte et d'initiation au chamanisme que des lieux d'habitation (Dethier, 2003).

Mythes souterrains

Dans l'Antiquité classique, le monde souterrain était le séjour des morts (le Tartare), mais aussi celui de certains dieux : Héphaïstos le forgeron, Hadès et sa belle épouse Perséphone,... Le Labyrinthe de Crète a longtemps été assimilé au Palais du Minos, à Cnossos, mais aujourd'hui, on le situe plutôt dans la grotte Gortyne (Petrochilou, 1984). Dans la caverne de Platon s'affrontaient apparences et réalité.

Celtes, Germains et autres « barbares » ont également entretenu des relations étroites avec le monde souterrain. En Irlande, la Tuatha Dé Danann (tribu de Dana), ou petit peuple des tertres magiques (sidhe, en gaélique), aurait été chassée de la surface par de nouveaux arrivants, successivement les fils de Mile (les Gaëls) et les Fir Bolg (Celtes de langue brittonique venant du continent). Si ces créatures féeriques ne sont pas systématiquement hostiles, leur fréquentation peut néanmoins se révéler dangereuse et ne peut se faire qu'à l'issue d'un processus initiatique. Les Kobolds, Niebelungen et autres nains des traditions germaniques règnent sur les trésors minéraux renfermés au cœur de la terre et seul un initié, en l'occurrence le forgeron, peut entrer en contact avec eux.

Au Moyen Age, avec l'expansion du christianisme, on assiste à un changement radical. Le monde souterrain n'est plus un haut lieu de spiritualité, une zone de contact avec le monde des esprits ou un passage initiatique obligé, il devient la cachette honteuse de coutumes païennes détestables, le refuge de l'Ange Déchu, le séjour des damnés, bref, un véritable fourre-tout satanique. Même ses habitants les plus connus et parfaitement inoffensifs, les malheureuses chauves-souris (fig. 17), font l'objet d'une véritable persécution. De simple gardien des trésors souterrains, le dragon devient, en Occident, un être totalement malfaisant et destructeur. Il devra être mis hors d'état de nuire par un saint homme ou un preux chevalier et si, d'aventure, un paysan madré réussit à lui dérober son trésor, ce sera par ruse et non plus par initiation.

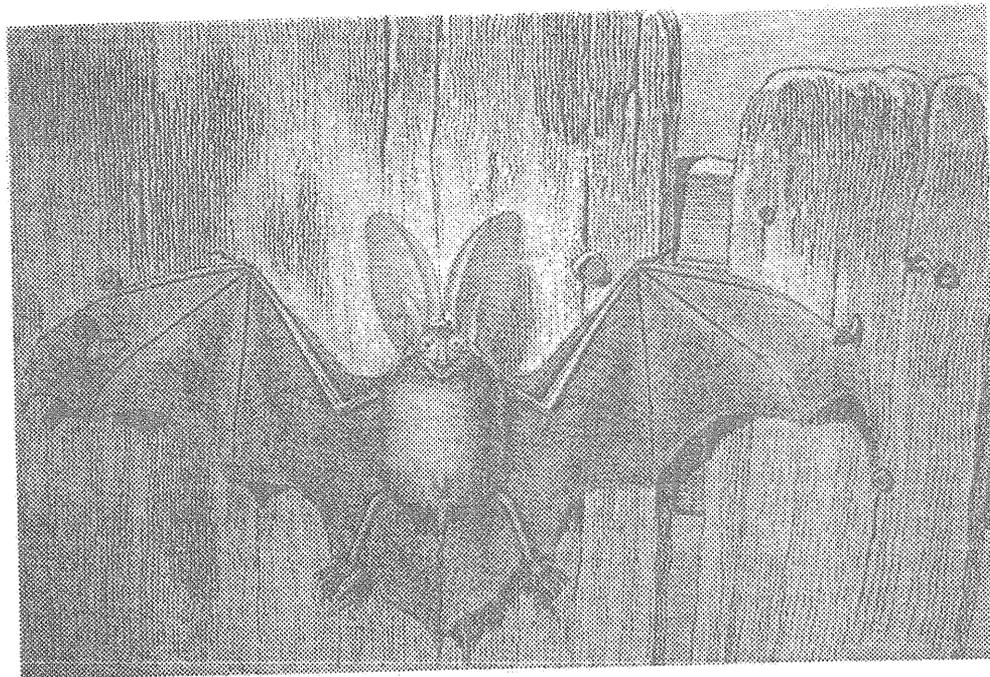


Fig. 17 : victime de la superstition...

Créatures fabuleuses de nos grottes

En dépit d'une apparente richesse, le folklore wallon ne compte aucune entité véritablement spécifique à notre région. Ce sont essentiellement des nains, des fées (ou dames blanches) ou, plus rarement, des dragons qui hantent nos grottes ou nos souterrains.

1. Les nains

Le terme « nuton » (ou nûton, comme l'écrit J. Haust dans son Dictionnaire liégeois) est certainement le plus connu pour désigner nos nains. Il dériverait du latin *neptunus*, devenu *netun* dans la Chanson de Roland et désignerait à l'origine des créatures aquatiques. Mais il y a bien d'autres termes pour désigner, chez nous, ces homoncules : *duhon* (très local), viendrait du celtique *du* (noir), *luton* viendrait aussi du celtique *luta* ou du saxon *luttil* (petit), *sotè* (ou *massotè*) désignerait un (petit) sot, *dodô* ferait allusion à Dodon, assassin de Saint Lambert, *sarrasin* à leur caractère païen et *nichet* aurait la même origine que nickel (fig. 18).

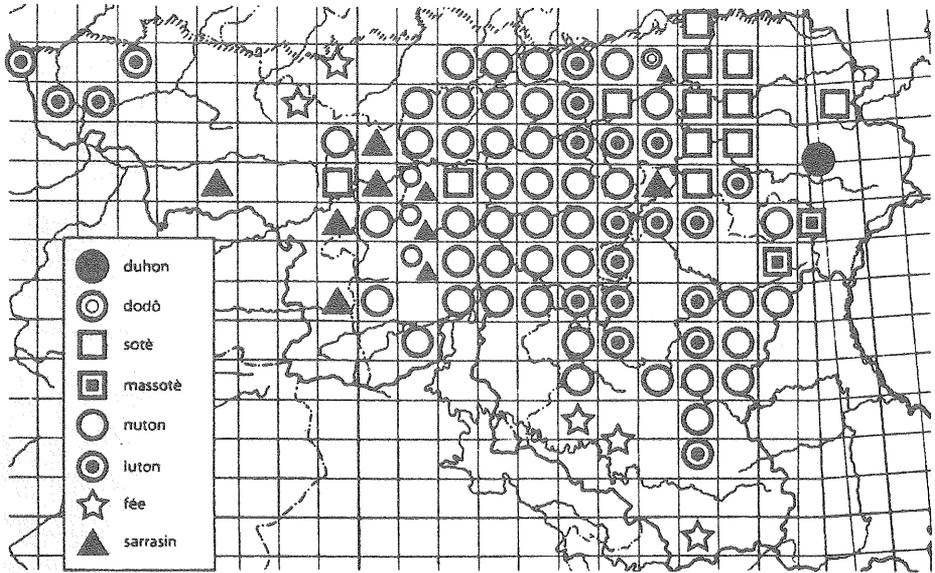


Fig. 18 : répartition des nains en Wallonie

La petite taille de nos nûtons est sans doute leur caractéristique physique la plus évidente : quand on considère les entrées des innombrables « trous des nûtons » ou « trous des sotès », ils ne devaient pas être bien grands ! Cependant, leur taille varie de celle de Tom Pouce à celle d'un nain humain, en passant par « haut comme trois pommes ». Leur habitat, par contre, est remarquablement constant : ce sont presque toujours des cavités naturelles, des grottes. Ils sont remarquablement industriels et ne refusent pas de rendre des services, en échange de nourriture, à condition que les hommes respectent les règles strictes du « commerce silencieux » : pas de contact direct entre les deux populations et aucun mot ne doit être échangé ! Il est curieux de noter que ce type de rapport prévalait souvent entre les explorateurs européens des siècles passés et les populations indigènes. Gare à l'inconscient qui romprait ce pacte ou qui, pire encore, essaierait de les rouler : les nûtons peuvent se montrer extrêmement vindicatifs. Le voisinage de ces petits hommes peut aussi se révéler désagréable : ils sont parfois envahissants et même pillards, ils ont la réputation d'enlever les enfants et auraient, en dépit de leur petite taille, une sexualité débridée, les poussant à lutiner (c'est le cas de le dire !) les jolies humaines (fig. 19). Maints folkloristes de chez nous ont recueilli des histoires de nûtons. Parmi les plus connus, citons Dantinne (1957, 1960), Doppagne (1977), Laport (1936) et bien sûr les recueils de Marcellin La Garde (mais attention, ce dernier auteur a une légère tendance à « inventer » des légendes).



Fig. 19 : assemblée de nûtons (eau-forte de F. Lempereur)

D'où viennent les nûtons et autres nains des traditions européennes ? Les hypothèses les plus farfelues ont été émises à leur sujet. Ici, nous n'en retiendrons que deux, qui nous paraissent les plus intéressantes (Dethier, 2003) :

- Ils seraient le souvenir lointain de populations « pygmées » vivant au Néolithique, au Mésolithique et même avant. Des hommes dont la taille ne dépassait pas 1.50 m ont effectivement vécu en Europe au contact de l'homme de Cro-Magnon (races de Chancelade, de Grimaldi, de Téviec,...). Ils étaient bien sûr encore trop grands pour faire de parfaits nûtons, mais peut-être pratiquaient-ils, avec nos ancêtres, en raison de différences de langue et de culture, le commerce silencieux, tel qu'il se pratique encore parfois de nos jours avec quelques peuplades pygmées (Négritos, Andaman,...).
- Ils marqueraient l'arrivée en Europe des Tziganes, Gitans et autres « Fils du Vent ». Ces « nomades de service » (comme les appellent certains ethnologues) ont une taille tout à fait comparable à la nôtre mais présentent néanmoins quelques traits communs avec les nûtons : ils rendent aux populations locales de menus services (cordonniers, chaudronniers,...) souvent par le biais du commerce silencieux et, comme les nûtons, on les accuse souvent de maintes exactions (voleurs de poules et même voleurs d'enfants, coureurs de Jupons). Ils sont basanés à l'instar des nûtons (chose curieuse pour un peuple troglodite !) et s'abritent volontiers dans les grottes (la roulotte bariolée est venue beaucoup plus tard !). Le problème, c'est que les Bohémiens ne sont arrivés en Europe occidentale que dans le courant du XV^{ème} siècle... et que les traditions se rapportant aux nains sont bien plus anciennes !

2. Fées et dames blanches

Fée vient du latin *fatum*, qui signifie destinée mais aussi oracle. C'est un mot féminin mais chez nous, dans le sud de la province de Luxembourg, il est parfois utilisé au masculin et

désigne alors un ... nûton ! Cette exception mise à part, les fées sont des femmes, en général très belles, entretenant certes d'étroites relations avec le milieu souterrain mais aussi et surtout avec les sites mégalithiques : on ne compte plus les menhirs appelés pierres aux fées et les cromlechs qualifiés de salle de bal des fées. Contrairement aux nûtons, les fées sont surtout des propriétaires de troupeaux, d'habitude serviables et fort savantes. Ici, les mariages mixtes ne sont pas rares mais, comme les nûtons, ces dames sont excessivement vindicatives : malheur à l'homme qui les trompe ou les déçoit ! Leurs grandes connaissances, leurs dons de divination et leurs talents de guérisseuses ont conduit certains folkloristes à en faire les héritières des druides gaulois. Certes, les Celtes étaient sans doute moins sexistes que les Latins et accordaient une place plus importante aux femmes dans leur société, mais rien ne permet d'affirmer qu'il y a eu véritablement des « druidesses », c'est-à-dire des femmes ayant accédé aux plus hautes fonctions sacerdotales. Un rapprochement surprenant a été fait avec les sorcières : autant les fées sont belles et aimables, autant les sorcières sont laides et méchantes ! Pourtant, il est assez vraisemblable que ces deux créatures si opposées dérivent d'un même personnage, la femme-chamane, dont l'existence est cette fois-ci parfaitement attestée. Cette dichotomie radicale tient sans doute à l'image extrêmement négative de la femme au Moyen Âge, soigneusement entretenue par l'Eglise. Si l'on a brûlé bien plus de sorcières que de sorciers, c'est que la femme est par essence un être vil, corruptible, une proie idéale pour le démon en raison de sa sexualité insatiable (Camerin, 1986). Si, en plus, elle possède des connaissances et un mode de vie « hors du commun », elle devient une coupable toute désignée.

3. Le dragon

Dans notre région, la garde des trésors souterrains est le plus souvent confiée à une *gate d'ôr* et le dragon y est assez rare (fig. 20). Néanmoins, nous en avons quelques exemples dans notre folklore, le plus fameux étant certainement celui tué par Gilles de Chin dans la région de Wasmes en octobre 1133. Depuis, à Mons, on célèbre l'événement (?) par le combat du Lumeçon au cours duquel St Georges (qui a usurpé le rôle de Gilles) tue le Doudou, entouré de ses « chinchins ». Une autre histoire de dragon, très intéressante du point de vue de la genèse des légendes, est celle de la Bête de Staneux, près de Polleur. Janne d'Othée (1946) a montré qu'il s'agit en fait d'une légende « savante », imaginée à la fin du XIXème siècle, sur la base d'une réalité plus prosaïque : des cultes païens ont subsisté longtemps dans nos Ardennes (Epona, Arduinna,...) et ont été combattus et finalement éradiqués par les missionnaires chrétiens. Cette destruction du péril moral qui rongait les âmes a sans doute parfois été symbolisée par la destruction d'un péril physique (prenant souvent l'aspect d'un dragon) qui dévorait les corps. Les origines du dragon ont été bien étudiées par Meurger (2001).

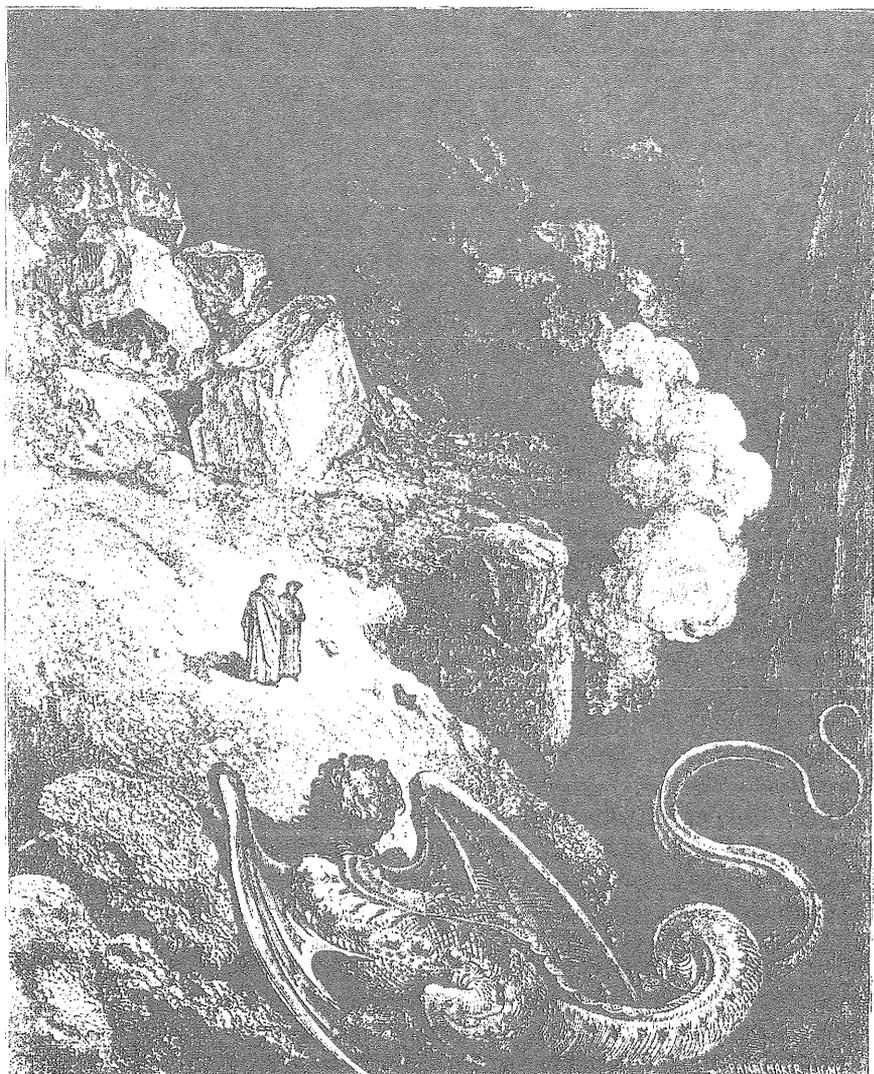


Fig. 20 : le dragon garde l'entrée du monde souterrain

Remerciements

Je suis redevable à M. J.-M. Hubart de la découverte du monde souterrain et de mon initiation à la Biospéologie. Sans mes collègues et amis spéléologues du CRSOA et d'autres clubs, je n'aurai jamais pu découvrir toutes les choses dont il est question ici. Que toutes ces personnes reçoivent mes plus vifs remerciements.

Bibliographie

N.B. : les titres précédés d'un * sont ceux des ouvrages ou des articles les plus accessibles et intéressants pour les lecteurs qui souhaiteraient en savoir davantage. En outre, ils trouveront dans certains une très abondante bibliographie.

- Barr, T.C. 1968. Cave Ecology and the Evolution of Troglodites. *Evolutionary Biology*, 2 : 35-102.
- Bruschi, C.; Messina, G. & Sacco, C. 1999. On the behaviour of *Stenasellus racovitzai* Razzauti (Crustacea, Isopoda, Stenasellidae) in the presence of microorganisms. *Mémoires de Biospéologie*, 26 : 65-70.
- Camerin, . 1986. La sorcellerie en Suisse romande. *Kesselring, Lausanne*, 224 pp.
- Dantinne, E . 1957. Population mystérieuse de nos grottes : les fées de la Wallonie. *Bulletin des Chercheurs de la Wallonie*, 16 : 34-52.
- Dantinne, E . 1960. Les mystérieux habitants de nos cavernes. Les nutons de Wallonie et leur origine. *Bulletin des Chercheurs de la Wallonie*, 17 : 173-220.
- Desutter-Grandcolas, L. 1993. The cricket fauna of Chiapanecan caves (Mexico) :systematics, phylogeny and the evolution of trogloditic life (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae). *International Journal of Speleology Bulletin*, 22 : 1-82.
- *Dethier, M. 2003. Créatures fantastiques du monde souterrain. *Bulletin des Chercheurs de la Wallonie*, 42 : 31-43.
- Dethier, M. & Depasse, J. 2004. Les papillons dans le monde souterrain. *Bulletin des Chercheurs de la Wallonie*, 43 : 1-8.
- * Dethier, M. & Hubart, J.-M. 2005. La „trogloditude“ : adaptations à la vie souterraine. *Notes fauniques de Gembloux*, 57 : 29-48.
- * Doppagne, A. 1977. Esprits et génies du terroir. *Duculot, Gembloux*, 192 pp.
- Ginet, R. 1960. Ecologie, éthologie et biologie des *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Annales de Spéléologie*, 15 (1/2) : 127-376.
- * Ginet, R. & Decou, V. 1977. Introduction à la biologie et à l'écologie souterraines. *Delarge, Paris*, 375 pp.
- Gnaschini, P. & Hoenen, S. 1999. Considerations about the troglodilic habitat : the cave cricket model. *Mémoires de Biospéologie*, 26 : 151-158.
- Hervant, F. ; Mathieu, J. & Culver, D.C. 1999. Adaptation to lack of oxygen in closely related *Gammarus minus* populations, from cave and surface habitats. *Mémoires de Biospéologie*, 26 : 39-45.
- Howarth, F.G. 1980. The zoogeography of specialized cave animals : a bioclimatic model. *Evolution*, 34 (2) : 394-406.
- Hubart, J.-M. 2001. Les cavernicoles et l'argile. Quelques informations et conseils à l'intention des spéléologues. *Geological Survey of Belgium Professional Papers*, 295 : 46-50.
- *Hubart, J.-M. & Dethier, M. 1999. La faune troglodie de Belgique : état actuel des connaissances et perspectives. *Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie*, 135 : 164-178.
- Hüppop, K. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. *National Society of Speleology Bulletin*, 47 (2) : 136-146.
- Janne d'Othée, X. 1946. La Bête de Staneux. *Ed. des Chercheurs, Verviers*, 35 pp.
- * Juberthie, C. & Decu, V. (eds). 1996-2003. Encyclopedia Biospeologica. *Société de Biospéologie, Moulis et Bucarest*, 3 tomes.
- Laport, G. 1936. Les Gnomes en Wallonie. *Imprimerie médicale scientifique, Bruxelles*, 19 pp.

- Leruth, R. 1939. La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle*, n° 87. 506 pp.
- Meurger, M. 2001. Histoire naturelle des dragons. *Terre de Brume, Rennes*, 241 pp.
- Otte, M. 1999. La Préhistoire. *De Boeck & Larcier, Bruxelles*, 369 pp.
- Petrochilou, A. 1984. Le labyrinthe de Gortyne, in « Les grottes de Crête ». *Ekdotike Athenon, Athènes*, 364 pp.
- Poulson, T.L. & White, W.R. 1969. The cave environment. *Science*, 165 : 971-980.
- Proudlove, G. 2006. Subterranean fishes of the world. An account of the subterranean fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004. *International Society for Subterranean Biology, Moulis*, 304 pp.
- Racovitza, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospeologica 1. Archives de Zoologie expérimentale*, 6 : 381-488.
- Romero, A. 1985. Can evolution regress ? *National Society of Speleology Bulletin*, 47 (2) : 86-88.
- Sarbu, S.M.; Kane, T.C. & Kinkle, B.K. 1995. A chemicoautotrophically based cave ecosystem. *Science*, 272 : 1953-1955.
- Schemmel, Ch. 1973. Les organes sensoriels cutanés du genre *Astyanax* (Pisces, Characidae) chez les formes occupant des biotopes souterrains. *Annales de Spéléologie*, 28 (2) : 209-219.
- Tercafs, R. & Jeuniaux, Ch. 1961. Comparaison entre les individus épigés et cavernicoles de l'espèce *Oxychilus cellarius* Müll. (Mollusque Gastéropode troglophile) au point de vue de la teneur en chitinase du tube digestif et de l'hépatopancréas. *Archives internationales de Physiologie et de Biochimie*, 69 : 61-72.
- Thibaud, J.-M. 1981. Limite temporelle de résistance au jeûne partiel chez les Insectes Collemboles cavernicoles. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, 18 (3) : 391-396.
- * Thinès, G. & Tercafs, R. 1972. Atlas de la vie souterraine. *A. De Visscher, Bruxelles*, 161 pp.
- * Vandel, A. 1964. Biospéologie. La Biologie des animaux cavernicoles. *Gauthier-Villars, Paris*, 619 pp.
- Vannier, G. & Verdier, B. 1981. Critères écophysiologicals (transpiration, respiration) permettant de séparer une espèce souterraine d'une espèce de surface chez les Insectes Collemboles. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, 18 (4) : 531-549.
- Wilkens, H. 1973. Ancienneté phylogénétique et degrés de réduction chez les animaux hypogés. *Annales de Spéléologie*, 28 (2) : 327-330.
- * Wilkens, H. ; Culver, D.C. & Humphrey, W.F. (eds). 2000. Subterranean ecosystems. *Elsevier, Amsterdam*, 823 pp.

Crédit photographique. Fig. 2 et 6 : J.-M. Hubart ; fig. 3 : Th. Fastrès ; fig. 4 et 5 : F. Delhez.

Adresses de l'auteur :

Faculté universitaire des Sciences agronomiques
 Unité d'Entomologie fonctionnelle et évolutive
 B-5030 Gembloux
michel.dethier@adesa.be