

Les Fossiles vivants des cavernes,

par le D^r RENÉ JEANNEL.

RÉSUMÉ.

Les fossiles vivants des cavernes, ce sont toutes sortes de petits animaux, la plupart des Invertébrés mais aussi des Poissons et des Urodèles, qui sont confinés sous terre, se reproduisant et se perpétuant depuis des millions d'années, et se présentent ainsi avec le même intérêt historique que les fossiles morts des géologues. Comme les fossiles morts, ils sont les restes de faunes disparues de la surface de la Terre. Et le fait que des espèces vivantes sont restées étroitement confinées dans leurs grottes depuis des temps très anciens leur confère le même caractère de jalons paléogéographiques que celui des fossiles en place dans un sédiment.

Enfin, alors que les fossiles morts sont le plus souvent des restes d'espèces marines et ont permis de reconstituer l'histoire des transgressions marines sur lesquelles repose la géologie stratigraphique, les fossiles vivants, par contre, apportent de précieux renseignements sur l'histoire des continents et de leurs connexions au cours des périodes géocratiques, en fait sur des époques de transition entre les périodes géologiques, époques qui s'avèrent de plus en plus comme ayant eu de très longues durées.

C'est il y a soixante ans qu'à Paris je fis la connaissance d'E. G. RACOVITZA. Après avoir participé comme naturaliste à l'expédition de la *Belgica* dans l'Antarctique, il était chef

de travaux à la Sorbonne, lorsque je préparais ma licence. Tous deux nous étions attirés par la biologie des animaux cavernicoles et nous avons décidé d'entreprendre ensemble l'étude de l'histoire naturelle du domaine souterrain. Ainsi RACOVITZA, qui fut d'abord mon maître, est devenu mon meilleur ami. Et nos explorations de cavernes, répétées chaque année pendant un demi-siècle, ont fourni les matériaux d'une vaste publication collective : les *Biospeologica*. Nous avons organisé des campagnes d'explorations souterraines d'abord en France dans les Pyrénées, les Alpes et les Cévennes, puis dans l'Algérie, en Espagne, en Italie. Après la grande guerre, en 1919, RACOVITZA m'a entraîné en Roumanie, où il était appelé pour organiser l'Université roumaine de Cluj, en Transylvanie, et y fonder un Institut de Spéléologie. Nous avons alors exploré les grottes des Carpathes, du Bihar et de la Serbie. Puis c'est dans l'Amérique du Nord et aussi dans l'Afrique orientale que j'ai poursuivi mes recherches.

De ces explorations il ressort que la faune cavernicole est extrêmement diverse, tant par la nature des biotes que par leur ancienneté sous terre ou par les causes de leur évolution souterraine. Nous avons classé les cavernicoles dans trois catégories : les *trogloxènes*, qui sont des espèces pénétrant parfois dans les grottes mais se reproduisant au dehors, les *troglophiles*, espèces se reproduisant dans les grottes et ne se retrouvant qu'exceptionnellement hors des cavernes (par exemple les espèces inféodées aux Chauves-Souris), enfin les *troglobies*, espèces profondément modifiées par la vie sous terre et n'ayant plus aucun proche parent dans la faune extérieure. C'est parmi les troglobies que se rangent les fossiles vivants dont il sera seulement question ci-après.

Les uns vivent dans les eaux souterraines et ne se rencontrent guère que dans les biefs isolés, calmes, loin des torrents impétueux. D'autres sont terrestres : Collomboles et Diploures, Myriapodes, Arachnides, Mollusques, Crustacés Isopodes, Coléoptères et parmi ces derniers des Bathysciites et Trechites en Europe.

Chose étrange, on connaît des milliers d'espèces troglobies dans la région méditerranéenne; on les rencontre souvent par centaines d'individus dans les grottes, mais leurs premiers états sont inconnus. Jamais une larve de ces troglobies n'est tombée sous la pince d'un biospéléologue. Il faut croire que les premiers états se déroulent dans les fentes profondes qui

parcourent en tous sens les massifs calcaires et où les conditions d'existence doivent être encore plus stables que dans les grandes cavités accessibles à l'homme. Il existe même des espèces (*Hydraphaenops*) qui ne sortent presque jamais des fentes, même à l'état adulte, et n'apparaissent dans les grottes que par accident, en périodes d'inondation. L'*Hydraphaenops minos*, découvert en 1860 dans la grotte de Lombrive, n'y a été trouvé que deux fois en cent ans, malgré d'actives recherches. J'ai donné le nom de *phréatique terrestre* à ce domaine inaccessible constitué par les fentes profondes des massifs calcaires.

Examinons maintenant ce que sont les conditions d'existence dans les cavernes et comment les biotes souterrains y réagissent.

La vie souterraine est influencée par des facteurs physiques, biologiques et géographiques.

Parmi les facteurs physiques l'obscurité est sans doute le moins important. On a pu croire longtemps que l'atrophie des yeux était l'effet du non-usage dans l'obscurité. On sait aujourd'hui qu'il existe de nombreux animaux privés d'yeux dans l'humus des forêts et, d'autre part, que la disparition des organes visuels est bien plus l'effet de l'humidité que de l'absence de lumière.

La température est relativement basse dans les grottes. Lorsque les conditions de celles-ci sont normales, c'est-à-dire que la grotte est horizontale, sans courant d'air, la température de l'air y est sensiblement la même que la moyenne annuelle à l'extérieur. Dans les Pyrénées, la température souterraine est de $+10^{\circ}$ à $+13^{\circ}$ C à 1.000 m d'altitude, de $+3^{\circ}$ à $+4^{\circ}$ C à 2.000 m. D'autre part, dans les contrées tropicales, les grottes normales, de basse altitude, ont de $+25^{\circ}$ à $+26^{\circ}$ C.

Dans les cavernes l'air est de composition généralement normale, quoique parfois très ionisé, mais la condition physique la plus importante est son haut degré d'humidité. On ne trouve toujours des troglobies que là où le degré hygrométrique de l'air approche de la saturation.

Il est bien connu que les phénomènes d'oxydation, qui sont à la base du métabolisme des êtres vivants, sont favorisés par un état hygrométrique moyen, en deçà et au delà duquel ils s'arrêtent. La saturation de l'air freine donc les oxydations et tous les phénomènes physiologiques qui en dépendent. D'où la dépigmentation des biotes souterrains, l'atrophie de leurs yeux et aussi l'amincissement de la chitine tégumentaire des Insectes,

qui devient perméable et ne s'oppose plus à l'évaporation des liquides internes. La vie n'est plus possible qu'en atmosphère saturée d'eau, ce que j'appelle « sténhygrobiose », et c'est là la condition physique qui maintient le troglobie irrémédiablement confiné dans sa caverne. Il y est devenu un être monstrueux, aveugle, dépigmenté, sténhygrobie, respirant à peine : l'aquatique habite des eaux à peine oxygénées, le terrestre se contente souvent d'échanges respiratoires à travers la peau. Le métabolisme général est très ralenti.

Les populations de troglobies sont formées de saprophages, exploitant la matière organique animale ou végétale introduite sous terre par les entrées des grottes ou entraînée par les eaux d'infiltration, et d'autre part de carnassiers qui se nourrissent des saprophages. Ainsi, comme dans le domaine bathypélagique, le cycle biologique du domaine souterrain est « ouvert ».

Mais indépendamment du facteur nourriture, il existe un autre facteur biologique qui a une influence profonde sur les troglobies, c'est la microflore des cavernes.

Il y a seulement quelques années, un botaniste de Lille, M. V. CAUMARTIN a découvert que l'argile des grottes et même la dolomie pariétale sont peuplées par une Bactérie anaérobie et autotrophe qu'il a nommée *Perabacterium spelei*. Ce micro-organisme détermine la transformation des carbonates ferreux en sels ferriques et tire de cela l'énergie qui lui est nécessaire. Sans parler du rôle joué par cette Ferrobactériale dans l'évolution des concrétions et des sédiments des grottes, on commence à savoir que sa présence est nécessaire aux troglobies. Il semble qu'elle exerce une action antibiotique sur les Moisissures, *Mucor* ou autres, qui sans elle encombreraient les argiles et seraient contraires au développement des fragiles larves des troglobies.

Il n'y a pas que des facteurs physiques ou biologiques qui conditionnent l'existence des faunes troglobies. Il y a aussi un facteur géographique.

Il est facile de constater qu'il n'y a des groupes entiers de troglobies terrestres, c'est-à-dire des véritables fossiles vivants, que dans l'Europe méditerranéenne et dans l'Est des États-Unis d'Amérique. Nous appelons « région méditerranéenne » l'ensemble de ces deux territoires, car du point de vue biogéographique les Appalaches sont le prolongement des massifs méditerranéens de l'Europe. Or malgré leur éloignement l'un

de l'autre, ces deux fragments de la région méditerranéenne ont un caractère commun, celui de se trouver sur la bordure des grandes extensions des glaciers pléistocènes. Les grottes peuplées de fossiles vivants sont toutes dans des régions qui ont subi de profonds changements de climat au cours du Tertiaire : tropical au début, puis peu à peu refroidi jusqu'au Glaciaire.

C'est l'étude de la faune humicole du Kivu qui m'a donné l'explication de cette localisation des fossiles vivants. Dans la forêt ombrophile de l'Itombwe, l'humus, humide à saturation et dont la température est de 10° C à 10 cm de profondeur, pullule de petits Insectes sténhygrobie, aveugles et dépigmentés, c'est-à-dire en cours d'évolution souterraine, tandis que les grottes de la région (température 25° C) n'ont pas un seul troglobie. On comprend alors ce qui a dû se passer dans la région méditerranéenne.

Nul doute qu'à l'Éocène, lorsque les montagnes des massifs méditerranéens étaient couvertes de forêts, les ancêtres des Bathysciites et des Trechites ont commencé leur évolution souterraine dans l'humus forestier et y sont devenus aveugles et sténhygrobie. Puis au cours du Tertiaire l'aridité du climat a fait disparaître les forêts et leur faune, mais quelques espèces ont pu survivre en s'installant dans les cavernes ou dans les fentes des argiles.

Ainsi il apparaît que malgré la constance apparente des conditions d'existence, le domaine souterrain mondial est loin d'être uniformément peuplé. Des troglobies aquatiques se trouvent partout, mais le peuplement terrestre diffère selon les contrées et il faut l'envisager dans trois régions qui peuvent être désignées de la façon suivante :

1° Région méditerranéenne ou région tempérée anisothermique. — Les grottes y sont relativement froides, mais la région a subi de profonds changements pendant la fin du Tertiaire. Des groupes entiers de troglobies (fossiles vivants) en peuplent les cavernes.

2° Région tempérée isothermique. — Parties de la zone tempérée des deux hémisphères où la température souterraine est froide, mais à l'encontre de la précédente cette région n'a subi aucun changement profond du climat dans le passé. Les troglobies y sont rares, isolés, peu modifiés. Au

Japon, par exemple, aucun Coléoptère troglobie n'est tout à fait anophtalme.

3^o Région tropicale. — La température souterraine est chaude, de sorte que le métabolisme des cavernicoles reste sensiblement le même que celui des lucicoles. Les grottes sont peuplées de myriades de troglaphiles, mais on n'y a jamais trouvé de troglobies terrestres. Des sténhygrobie abondent souvent dans l'humus frais des forêts, mais la température élevée des cavernes n'exerce sur eux aucun attrait. Par contre des troglobies aquatiques sont aussi nombreux dans les régions tropicales que partout ailleurs.

Pour terminer cet exposé, je dirai qu'après avoir poursuivi pendant cinquante années des recherches en quelque sorte « extensives », observant sur place les cavernicoles et leur milieu, j'ai pensé qu'il était temps de passer au stade des recherches « intensives », c'est-à-dire expérimentales. J'ai montré la nécessité d'un laboratoire souterrain dans une caverne naturelle.

J'ai été écouté. Avec beaucoup de compréhension les dirigeants du Centre National de la Recherche Scientifique ont décidé la création d'un tel laboratoire dans les Pyrénées, à Moulis (Ariège). L'imminence de ma retraite m'a empêché de recevoir la direction de ce nouvel organisme, mais il faut se réjouir qu'elle ait été donnée au Professeur A. VANDEL, de la Faculté des Sciences de Toulouse. Les travaux d'aménagement de la grotte et la construction des bâtiments extérieurs ont commencé en 1950 et le laboratoire a été inauguré en 1954.

Sous l'impulsion du Professeur VANDEL, les recherches ont rapidement donné des résultats qui ont dépassé toutes les espérances. Et cela surtout en biologie.

M^{me} S. DELEURANCE a résolu le problème posé par les premiers états des Coléoptères troglobies. Plusieurs espèces de Bathysciites ont été mises en élevage; elles ont fait connaître des modes de développement assez divers, mais tout à fait insolites. Chez un *Speonomus longicornis*, par exemple, espèce répandue dans les grottes de l'Ariège et qui s'est montrée la plus caractéristique, la femelle pond un seul œuf, énorme, d'où sort une larve obèse qui s'enferme dans une logette creusée dans l'argile et y reste pendant des mois, sans s'alimenter ni muer. Puis, toujours dans sa logette, elle se nymphose et l'adulte sort enfin pour mener une vie vagabonde. Les réserves contenues dans l'œuf ont suffi pour assurer la croissance de la

larve jusqu'à l'état imaginal, sans aucun apport de nourriture. Ce mode de développement, qu'on pourrait appeler « endotrophe », est unique dans le monde des Insectes. Il explique pourquoi les larves des troglobies ne se rencontrent jamais dans les grottes.

L'élevage des *Aphaenops*, carnassiers troglobies, a échoué pendant des années, mais M^{me} S. DELEURANCE vient de construire des appareils très ingénieux, réalisant les conditions physiques des fentes profondes, dans lesquels elle a obtenu la ponte et le développement des larves. Il semble que celui-ci soit comparable au mode endotrophe du *Speonomus*, mais, chose étrange, bien plus rapide.

Des Protées, Batraciens urodèles troglobies des eaux souterraines balkaniques, ont été mis en élevage à Moulis. On a pu observer la ponte et la naissance des jeunes. M. VANDEL a récemment décrit ces jeunes larves qui naissent avec des yeux et une peau pigmentée.

En physiologie, M. R. GINET a suivi la biologie des Crustacés aquatiques des cavernes et en a tiré une excellente thèse de doctorat. D'autre part M^{me} DRESKO-DEROUET a pu mesurer, sur des Crustacés aquatiques et sur des Araignées troglaphiles, l'importance du ralentissement du métabolisme chez les animaux des cavernes.

Et M. V. CAUMARTIN poursuit ses recherches sur la microflore des grottes, recherches qui ne sont encore qu'à leur début.

Mis en service il y a six ans, les bâtiments extérieurs du Laboratoire souterrain de Moulis s'avèrent déjà insuffisants. Il faut construire de nouvelles places de travail, des logements pour les chercheurs. Les travaux sont commencés depuis quelques semaines, pour surélever les bâtiments d'un étage.

