

LA
BIOLOGIE DU DOMAINE SOUTERRAIN
ET LA
FAUNE CAVERNICOLE DE LA BELGIQUE⁽¹⁾

AVANT-PROPOS

Sa pauvreté ayant été bien vite reconnue, la faune cavernicole de nos régions fut jugée sans intérêt, sans autre forme de procès. Aussi, jusqu'à ces toutes dernières années, étions-nous fort mal documentés sur ce sujet.

Peuplé ou non d'éléments spéciaux à notre latitude, le domaine souterrain, présentant des conditions d'existence si particulières, nous parut néanmoins mériter plus d'attention; c'est pourquoi nous avons décidé d'en entreprendre l'étude systématique.

Il ne nous a pas fallu moins de six années de recherches pour établir l'inventaire de notre population troglophile. Nous l'avons voulu aussi complet que possible, car il constitue la base indispensable de toute étude ultérieure.

Une centaine d'explorations dans quarante-huit grottes belges nous ont fourni un matériel abondant et varié, étudié par de nombreux spécialistes et décrit, en majeure partie, dans les collections : *Exploration biologique des cavernes de la Belgique et du Limbourg hollandais*, contributions XIV à XXXV et *Études biospéologiques*, n° I à IX.

Nous croyons le moment venu de réunir et de coordonner les nombreuses observations accumulées au cours de nos visites souterraines, de les comparer aux résultats acquis ailleurs et d'en tirer les conclusions dans la mesure où les faits nous y autorisent. Tel est le but de notre travail.

(1) ÉTUDES BIOSPÉOLOGIQUES. Monographie 1.

Pour les *Études biospéologiques*, voir BULL. MUS. R. HIST. NAT. BELG., 1937, t. XIII, n° 2 (I), n° 3 (II), n° 4 (III), n° 6 (IV) et n° 32 (V); — 1938, t. XIV, n° 5 (VI), n° 27 (VII), n° 31 (VIII) et n° 41 (IX).

L'énumération des animaux observés dans nos cavernes constitue la troisième partie de ce mémoire; le point de vue systématique a été complètement laissé de côté, car il relève de la compétence des spécialistes. Nous avons cru plus utile de donner pour chaque espèce des indications aussi précises que possible sur sa biologie, sa répartition géographique, bref, sur tous les facteurs capables de jeter quelques lueurs sur les raisons et la nature de ses tendances à la vie cavernicole.

Le point de vue écologique a d'ailleurs dominé toutes nos recherches et nous a servi de fil conducteur dans la rédaction de cet ouvrage. Nous avons voulu tenter de débrouiller les différents éléments, les associations diverses constituant le complexe « faune-milieu » du domaine considéré.

Ceci justifie le développement donné à la deuxième partie de notre mémoire, spécialement aux chapitres *Biotopes et Associations*, presque entièrement basés sur nos observations.

Ce même souci constant explique la présentation de notre liste (3^e partie) : celle-ci n'est pas un simple catalogue, une énumération sèche de noms de groupes et d'espèces; nous nous sommes efforcé de caractériser suffisamment chaque biote pour pouvoir le replacer dans sa catégorie écologique, le *voir vivre dans le milieu obligatoire, facultatif ou occasionnel* que constitue pour lui le domaine souterrain.

Au cours des premiers chapitres, nous examinons le milieu souterrain en tant qu'habitat de la faune cavernicole, ses conditions de vie et les variations de ces dernières.

Enfin, de nombreux problèmes n'ont pu trouver place dans les chapitres écologiques; ceux qui présentent un intérêt général sont groupés à la fin de la deuxième partie (chapitre X); nos *Conclusions* concernent ceux qui intéressent plus spécialement notre pays.

Nous n'avons évidemment pas la prétention de considérer ce travail comme une mise au point définitive de la faune cavernicole belge. Il représente le résultat de longues et patientes recherches, mais bien des questions restent encore sans réponse, bien des hypothèses paraissent insuffisantes; le champ reste donc très vaste pour des investigations dans cette voie.

*
* *

Il nous reste un agréable devoir à remplir : remercier tous ceux, et ils sont nombreux, sans le concours desquels notre travail n'aurait pu être mené à bon port.

Notre excellent maître, M. le Prof^r L. VERLAINE, de Liège, à qui nous devons tout;

M. le Prof^r A. LAMEERE, de Bruxelles, ne cessa de nous témoigner un intérêt bienveillant et de nous prodiguer ses précieux encouragements;

Notre savant ami, M. le Prof^r P. A. CHAPPUIS, de Cluj, a suivi de très près la mise au point de notre travail et a même poussé l'obligeance jusqu'à relire entièrement notre manuscrit;

M. le Prof^r H. SCHMITZ, S. J., de Valkenburg, l'un des premiers, s'intéressa à nos recherches; sans ses conseils, peut-être n'aurions-nous jamais songé à leur donner une pareille extension;

Notre ami, Albert COLLART, de Bruxelles, s'est dépensé sans compter pour nous procurer une foule de renseignements, spécialement en ce qui concerne la bibliographie;

Nous avons toujours trouvé au Musée royal d'Histoire naturelle (¹) de Bruxelles, et spécialement auprès du Directeur de cette institution, M. le Prof^r VAN STRAELEN, l'accueil le plus bienveillant et l'aide la plus efficace; aussi sommes-nous très heureux de lui témoigner ici toute notre respectueuse gratitude.

De nombreux spécialistes ont étudié notre abondant matériel avec une inlassable obligeance et nous ont communiqué des renseignements intéressants sur les espèces rencontrées :

MM. ARCANGELI, A. (Prof. Dr.), de Turin (*Isopoda*).

BALL, A., du Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles (*Copeognatha*).

BEIER, M. (Dr.), de Vienne (*Pseudoscorpiones*).

BOETTGER, C.-R. (Prof. Dr.), de Berlin-Friedenau (*Mollusca*).

BONET, F. (Dr.), de Madrid (*Collembola*).

CERNOSVITOV, L. (Dr.), de Prague (*Oligochaeta*, p. part.).

CHAPPUIS, P. A. (Prof. Dr.), de Cluj (*Copepoda*, p. part.).

COLLIN, J. E., de Newmarket (*Diptera Empididae*).

CZERNY, L. (Prélat), de Kremsmünster (*Diptera Helomyzidae*).

(¹) Signalons, en vue de recherches systématiques éventuelles, qu'une série de spécimens des espèces récoltées au cours de nos investigations et, entre autres, des paratypes de la majorité des espèces nouvelles, font partie des collections du Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles.

- MM. DE BEAUCHAMP, P. (Prof. Dr.), de Strasbourg (*Turbellaria, Rhabdo-coelida*).
 DUDA, O. (Dr.), de Gleiwitz O. S. (*Diptera Borboridae*).
 FAGE, L. (Prof. Dr.), de Paris (*Traneae*).
 GEIJSKES, D. C. (Dr.), de Wageningen (*Trichoptera*).
 GOETGHEBUER, M. (Dr.), de Gand (*Diptera Chironomidae, Tipulidae et Culicidae*).
 HERING, M. (Prof. Dr.), de Berlin (*Microlepidoptera*).
 HRABĚ, S. (Dr.), de Brno (*Oligochaeta p. part.*).
 JEANNEL, R. (Prof. Dr.), de Paris (*Coleoptera Catopinae*).
 JORDAN, K. (Dr.), de Tring-Herts (*Siphonaptera*).
 KIEFER, F. (Dr.), de Karlsruhe-Baden (*Copepoda Cyclopoida*).
 KLIE, W., de Bad Pyrmont (*Ostracoda*).
 LENGERSDORF, F. (Recteur), de Benel, près Bonn (*Diptera Sciaridae et Mycetophilidae*).
 LESTAGE, J.-A., d'Uccle-Bruxelles (*Trichoptera*).
 MANEVAL, H., de Taulhac en Haute-Loire (*Hymenoptera Serphoidea*).
 MARCUS (Prof. Dr.), de Berlin (*Tardigrada*).
 MARÉCHAL, P. (Dr.), de Liége (*Hymenoptera p. part.*).
 ROEWER, C.-F. (Dr.), de Brême (*Opiliones*).
 SCHELLENBERG, A. (Prof. Dr.), de Berlin (*Amphipoda*).
 SCHMITZ, H., S. J. (Prof. Dr.), de Valkenburg (*Diptera Phoridae*).
 SCHUBART, O. (Dr.), de Recife de Pernambuco (*Myriapoda*).
 SILVESTRI, F. (Prof. Dr.), de Portici (*Thysanura*).
 SCHIJURMANS-STEHOVEN (Dr.), d'Utrecht (*Nematoda*).
 THOMSON, G. B. de Londres (*Diptera Pupipara*).
 TONNOIR, A., de Canberra City, Australie (*Diptera Psychodidae*).
 VAN DER WIEL, P. (Dr.), d'Amsterdam (*Coleoptera*).
 VAN EMDEN, F. (Dr.), de Londres (larves de Coléoptères).
 VIETS, K. (Dr.), de Brême (*Acari Hydrachnella et Porohalacaridae*).
 VILLENEUVE (Dr.), de Rambouillet (*Diptera Muscaria Calyptrata*).
 VITZTHUM, H. (Prof. Dr.), de Munich (*Acari, p. part.*).
 † VREURICK, G. (lieutenant-colonel), de Forest-Bruxelles (*Coleoptera*).
 WILLMANN, C. (Dr.), de Brême (*Acari*).

Les propriétaires des principales cavernes belges aménagées ou les administrateurs-délégués des sociétés qui les exploitent nous ont accordé des

autorisations très larges et les plus grandes facilités pour effectuer nos recherches :

- MM. † BRY, A. (Abîme de Comblain-au-Pont, B. 27).
DE PIERPONT, E. (Grotte de Han-sur-Lesse, B. 38).
EVERARD (Grotte de Pré-au-Tonneau, à Rochefort, B. 37).
MORAUX (Grottes de Pétigny-lez-Couvin, B. 46 et B. 47).
† RAHIR, E. (Grotte de Remouchamps, B. 35).
ROULIN (Grotte « La Merveilleuse », à Dinant, B. 41).

La réunion des documents pour l'illustration de notre mémoire a été grandement facilitée par d'obligeants concours.

Plusieurs collègues ont effectué à notre intention ou nous ont communiqué des dessins ou photographies : MM. C.-R. BOETTGER, A. GOLLART, J. DAMBON, P. DE BEAUCHAMP, R. GURNEY (Oxford), JANSSENS (Bruxelles), R. JEANNEL, F. LENGERSDORF, H. MANEVAL, F. PAX (Breslau), F. ROUBAUD (Paris), A. SCHELLENBERG, H. SCHMITZ, K. VIETS, R. ZIMMERMANN et R. G. SPÖCKER (Nürnberg); — nous avons été autorisé à reproduire des figures extraites d'autres ouvrages : par MM. L. FAGET par la Société Anonyme de l'Imprimerie A. REY, de Lyon, et par M. B. WOLFF de Berlin; — MM. les Professeurs R. BOUILLENE et A. MONOYER, de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, ont aimablement mis à notre disposition les appareils microphotographiques de leurs laboratoires.

Nous prions ces Messieurs d'accepter le témoignage de notre reconnaissance pour leur précieuse collaboration et pour l'aide qu'aucun ne nous a jamais marchandée.

Université de Liège
et Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles.
le 14 octobre 1937.

HISTORIQUE⁽¹⁾

Il y a déjà longtemps que l'on connaît l'existence d'animaux spéciaux dans les cavernes. Le Protée, Urodèle aveugle, troglobie de la région dinasique, fut décrit par LAURENTI en 1768, dans son « *Synopsis reptilium emendata* ». Au cours du XIX^e siècle, près de 500 notes et ouvrages ont été publiés sur ce sujet. Retenons seulement quelques noms que l'on rencontre encore parfois dans les livres récents; la plupart des autres sont oubliés :

En Autriche : von HOHENWARTH, SCHINER, SCHMIDT, MÜLLER, et un peu plus récemment : GANGLBAUER, REITTER et APFELBECK.

En Allemagne : KOCH, FRIES et KRAATZ.

En Yougoslavie : le fameux Docteur JOSEPHI, qui s'est efforcé de décrire des animaux souterrains dans tous les groupes possibles; aussi, ses diagnoses constituent-elles à peu près toutes un véritable problème qui est loin d'être résolu pour la plupart d'entre elles.

En Amérique, citons TELLKAMPF, PACKARD et BANTA.

Les Français ne sont venus que tardivement à la biospéologie; nous trouvons parmi les biospéologues de France quelques noms fameux : BEDEL, SIMON, ABEILLE DE PERRIN, FAIRMAIRE, DEYROLLE, DELAROUZÉE, LESPÈS, LUCAS, ARGOD VALLON et, tout à la fin du siècle, ARMAND VIRÉ.

Malgré cette littérature très abondante, non seulement la faune des grottes était encore très mal connue au seul point de vue statistique, mais, de plus, il régnait entre les différents auteurs de telles divergences de vue sur les problèmes généraux posés par l'étude du monde souterrain qu'il était absolument impossible de se faire une opinion.

RACOVITZA, dans son « *Essai sur les problèmes biospéologiques* », paru en 1907 (*Biosp.*, I), dit qu'il est resté littéralement affolé, après la lecture des travaux de ses prédécesseurs. On était en plein chaos.

Mais, avec cet ouvrage de RACOVITZA s'ouvrit une ère nouvelle. Délaissez les théories pour ne retenir que les faits dûment établis, l'auteur parvint à placer

(1) Nous ne donnons ici qu'un résumé très succinct de la question : on trouvera dans VIRÉ (1899) et dans WOLF (1934), la bibliographie complète du sujet. D'autre part, RACOVITZA a analysé d'une manière critique une partie des travaux du XIX^e siècle.

la question sur son véritable terrain et, sans s'aventurer dans des hypothèses injustifiées, il se contenta de reprendre chaque problème et de montrer, par un examen logique très serré, comment il devait être abordé. Aujourd'hui, près de trente ans après l'apparition de ce mémoire, on peut encore le lire avec fruit, et l'on doit reconnaître que RACOVITZA avait vu juste dans beaucoup de questions. Son travail était le premier de la collection « Biospeologica »; actuellement, 70 mémoires de différents spécialistes ont paru dans cette série qui est assurément le plus bel outil de travail dont dispose le chercheur. L'impulsion donnée en France fut suivie un peu partout; d'autres périodiques ont vu le jour: le « Speläologische Jahrbuch », en Autriche, et les « Mitteilungen über Höhlen und Karstforschung », en Allemagne; des Instituts de biospéologie ont été fondés à Cluj, en Roumanie, et à Postumia, en Italie; on a même transformé des grottes en laboratoires souterrains. Toute une pléiade de chercheurs se sont consacrés à ces études; ne citons que les chefs de file : JEANNEL, FAGE, BROLEMANN et DE BEAUCHAMP, en France; BOLIVAR et BONET, en Espagne; SILVESTRI, en Italie; CHAPPUIS et RACOVITZA, en Roumanie; DUDICH, en Hongrie; KYRLE, en Autriche, etc.

En résumé, on peut dire que le XIX^e siècle a été pour la biospéologie une période assez confuse, propice à l'éclosion de théories prématuées et, le plus souvent, contradictoires. N'en disons pourtant pas trop de mal; toute science nouvelle a eu à ses débuts des difficultés semblables et si, dans ce cas-ci, les erreurs ont eu la vie plus dure, les biospéologues du siècle dernier ne doivent pas en porter seuls la responsabilité.

L'« Essai » de RACOVITZA (1907) marque l'avènement d'une période nouvelle consacrée à l'observation et aux recherches de détail.

Grâce à la somme considérable de documents accumulés au cours du premier quart de ce siècle, de nouvelles tentatives de synthèses, plus justifiées et pourtant combien plus prudentes que les précédentes, ont vu le jour; ce sont : les « Faunes » de CHAPPUIS (1927), JEANNEL (1926) et SPANDL (1926).

Mais le besoin se faisait impérieusement sentir d'une condensation de la bibliographie, très abondante et trop dispersée; le « Catalogus » de WOLF (1934-1937) est un premier pas très important dans cette voie.

Ces dernières années, enfin, les physiologistes ont abordé résolument l'étude de la faune cavernicole et ont ajouté l'expérimentation aux moyens de recherches dont la biospéologie dispose.

La spéléologie actuelle justifie de plus en plus ses prétentions d'être une discipline synthétique capable de parer aux inconvénients d'une spécialisation que la complication croissante de la science rend de plus en plus étroite.

En Belgique, la bibliographie du sujet se résume à fort peu de chose; nous l'avons esquissée dans un travail antérieur (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV), ce qui nous permettra d'être très bref. La première mention d'un animal aveugle dans notre faune souterraine est celle de PLATEAU qui, en 1868, signalait la présence du genre *Niphargus* dans un puits du Jardin botanique de Gand. En 1884, VAN BENEDEN retrouvait un Amphipode de ce genre dans un puits à Liège. Nous ne citons que pour mémoire les communications que l'on trouve à plusieurs reprises dans les Comptes Rendus de séances de la Société entomologique de Belgique à la fin du siècle dernier. Les auteurs y rapportent l'insuccès de leurs recherches dans nos grottes.

En 1902, enfin, paraît une contribution importante de WILLEM sur les Collemboles des grottes de Han-sur-Lesse et de Rochefort.

En 1914, SCHMITZ et BEQUAERT (Ex. biol., VIII) (¹) énumèrent une cinquantaine d'espèces rencontrées au cours de leurs investigations dans quelques cavernes belges. Mais comme ils se sont à peu près uniquement préoccupés de recueillir des Insectes supérieurs, ils n'ajoutent aucun troglobie à ceux que l'on connaissait déjà, à savoir : les *Niphargus* de PLATEAU et VAN BENEDEN et deux Collemboles de WILLEM.

Nous n'avons rien d'autre à signaler jusqu'en 1931, époque à laquelle nous avons commencé nos explorations. Nous avons défini notre but et exposé nos méthodes dans nos travaux antérieurs (LERUTH, 1933 et 1935a, Ex. biol., XIV et XXI). Nous n'y reviendrons donc pas ici.

(¹) Dans tout le cours de ce travail nous avons employé les deux abréviations bibliographiques ci-après :

Ex. biol. *Exploration biologique des cavernes de la Belgique et du Limbourg hollandais* (voir Index bibliographique, à la fin du travail, II).

Biosp. = *Biospeologica* (voir Index bibliographique, I).

PREMIÈRE PARTIE

LE DOMAINE SOUTERRAIN

CHAPITRE I.

Étendue et âge du domaine souterrain.

A. — ETENDUE.

Lorsqu'on parle du domaine habité par la faune cavernicole, on a coutume de n'envisager que les grandes cavités accessibles à l'homme. Celles-ci sont, en effet, les seules régions du monde souterrain dans lesquelles nous puissions observer directement les animaux cavernicoles. Mais nous savons que ces grandes cavités ne constituent pas à elles seules tous les habitats possibles du sous-sol; au contraire, à restreindre ainsi aux grandes cavernes le domaine de la biospéologie, on oublie la majeure partie des espaces hypogés habitables.

Le raisonnement et un grand nombre d'observations indirectes établissent avec certitude dans certains cas (nappes phréatiques), moyennant une hypothèse très plausible dans d'autres cas (fentes), que la vie existe dans des régions souterraines où nous n'avons pas accès.

L'insuffisance de nos moyens d'investigation ne doit cependant pas nous empêcher, au cours de notre exposé, d'envisager dans son entier le domaine de la faune cavernicole.

Si nous voulons être complet, nous devons donc examiner successivement les grottes naturelles, les fentes, les nappes phréatiques et les cavités artificielles.

1. LES GROTTES NATURELLES.

Les grandes cavités sont nombreuses et très répandues. Quelques-unes sont énormes, atteignant un développement de plusieurs kilomètres.

Faut-il citer, en Amérique, la fameuse grotte du Mammouth, dont les 60 kilomètres de galeries sont peu de chose à côté des immenses cavernements connus ou encore à découvrir dans ces régions. SHALER (1875) estime qu'il pourrait y avoir 160,000 kilomètres de galeries souterraines dans le Kentucky.

Et, sans sortir de notre continent, n'avons-nous pas, plus modestes, il est vrai, mais combien impressionnantes encore, la grotte de Postumia en Italie, le Höll Loch en Suisse, l'Aven-Armand en France, et chez nous, la célèbre grotte de Han-sur-Lesse, pour ne citer que les plus connues ?

Mais ces antres énormes ne sont pas les seuls intéressants pour le zoologiste; une cavité longue d'une cinquantaine de mètres ou même moins peut lui réserver des surprises. Or, quel espace ne représentent-ils pas, ces petits « trous » dont il existe des milliers de par le monde ?

De plus, il serait présomptueux de croire que nous connaissons ne fût-ce que la plus grande partie des grottes naturelles existantes. De vastes caverne-ments nous sont certainement inconnus; les uns nous resteront cachés à jamais; le hasard ou les investigations des chercheurs feront découvrir les autres.

Les explorations intensives faites ces dernières années par des Sociétés spécialement outillées et entraînées à ce genre de recherches ont déjà augmenté dans des proportions très considérables le nombre des cavités connues; ainsi, par exemple, le catalogue des grottes de la Vénétie Julienne, publié par les soins de l'*« Istituto italiano di Speologia »* (BOEGEN, 1930), compte 2,745 numéros; un bon nombre de ces grottes sont de découverte ou d'exploration récente. Le développement de l'ensemble de ces cavernes atteint certainement plusieurs centaines de kilomètres, pour une région, sans doute particulièrement riche à ce point de vue, mais qui ne représente tout de même qu'une infime portion de la surface terrestre.

Or, il est prouvé que, même fermées, ces cavités hébergent la même faune troglobie que celle des grottes qui nous sont accessibles.

Mais le domaine des animaux cavernicoles ne se borne pas à ces grandes cavités ouvertes ou fermées.

2. LES FENTES.

Nous pourrons augmenter encore bien davantage l'étendue du domaine souterrain si nous évitons cette habitude qu'a l'homme de tout juger à son échelle, si nous réfléchissons que pour une grotte que nous pouvons visiter, il y en a mille que leurs faibles dimensions rendent impénétrables à des visiteurs de notre taille.

Les massifs calcaires sont, en effet, sillonnés d'un réseau de fentes (cassures, diaclases, joints de stratification, failles, etc.) que le travail des eaux a élargies plus ou moins. Nous avons tendance à considérer ces petits conduits comme insignifiants; c'est une erreur, car, ainsi que l'a très justement remarqué RACOVITZA, point n'est besoin d'une salle grande comme une église pour qu'un cavernicole de quelques millimètres y soit à l'aise.

Au contraire, il est certain que les conditions d'existence recherchées par les biotes sont bien plus constantes dans les fentes au sein des massifs calcaires que dans les grands couloirs, où des causes perturbatrices peuvent venir les modifier plus facilement. C'est ce qui explique que certains troglobies très spécialisés et les larves de presque tous les Coléoptères troglobies (et, en général, les stades jeunes de la plupart des animaux strictement cavernicoles) soient encore inconnus à l'heure actuelle. L'hypothèse de JEANNEL (1926, p. 80) quant à l'existence d'une

faune spéciale dans ces régions est absolument fondée. Nous aurons à y revenir plus loin.

Il est impossible d'évaluer, même très approximativement, l'étendue des espaces habitables représentés par les fissures. Elle doit être énorme, comparée à celle des grottes accessibles à l'homme, puisque ces dernières ne sont que des élargissements locaux du réseau des fentes, élargissements qui n'ont pu se produire, avec une pareille ampleur, que dans des circonstances très favorables, et somme toute, assez rarement réalisées. On aura une faible idée de l'importance du domaine des fissures en considérant que, d'une manière très générale, dans les régions calcaires, les eaux sont très rapidement absorbées par une multitude de minuscules chantoirs permanents ou temporaires. Ce système est si développé dans certains massifs, et la disparition des eaux y est par conséquent si rapide, qu'on leur a donné le nom très suggestif de « massifs-éponges ».

Dans certaines de ces petites cavités, que l'on aurait pu baptiser du nom de « microcavernes », si ce vocable n'avait été adopté, mal à propos, croyons-nous, pour désigner les terriers des animaux fouisseurs, les eaux d'infiltration circulent et forment de petites flaques qui doivent très vraisemblablement héberger une faunule identique à celle des grandes grottes.

Cette zone fissurée de l'écorce terrestre est relativement mince et existe dans toutes les roches « perméables en grand ». En pratique, on la rencontre donc surtout dans les massifs calcaires; cependant, il peut en exister également dans d'autres formations et entre autres dans le granit et le porphyre, où ce système est toutefois beaucoup moins développé.

On peut voir que, d'une manière générale, la région des fentes correspond à la zone d'« altération » des géologues, mais ce grand domaine géologique n'est habitable que là où les fissures sont suffisamment larges, et même dans ce dernier cas, il n'intéresse la biospéologie qu'en partie, car le milieu endogé et le milieu humicole s'y rangent également.

Dans cette « zone d'altération », l'eau s'enfonce plus ou moins directement, selon la nature du terrain. Elle s'accumule au-dessus des couches imperméables du sol, ou parvient à atteindre le niveau hydrostatique; dès lors, son déplacement est surtout horizontal et, en général, beaucoup plus lent. Ces niveaux d'eau constituent un troisième biotope de la faune souterraine.

3. LES NAPPES PHRÉATIQUES.

Le domaine des fentes reste fermé à toutes nos investigations, et nous ne pouvons le considérer comme faisant partie du domaine souterrain habité que par un raisonnement logique et par l'examen d'un certain nombre de faits qui, en dehors de notre hypothèse, resteraient inexplicables; par contre, nous avons la certitude que les eaux phréatiques sont généralement habitables et souvent habitées, sinon dans toute leur étendue, tout au moins en de nombreux points.

Nous pouvons, en effet, acquérir une connaissance, au moins partielle, de la population des eaux des graviers et des sables du sous-sol, par l'étude des puits et des sources.

Sans doute, cette méthode est indirecte, mais elle donne cependant la preuve que la vie est possible dans ces régions qui n'ont avec le monde épigé que des relations très lointaines, à part celles que nous créons pour nos besoins en eau potable.

Le fait que les êtres vivants y sont quelquefois abondants fait tomber l'objection souvent émise à l'existence de la faune phréatique : l'absence ou l'extrême pénurie de la nourriture dans ce milieu.

A titre de simple indication sur l'étendue de ce biotope, rappelons seulement que chaque cours d'eau épigé a des extensions souterraines très considérables dans les terrains meubles qu'il traverse; de plus, les régions désertiques, donc complètement privées d'eau superficielle, au moins pendant la plus grande partie de l'année, contiennent fréquemment dans leur sous-sol des réserves d'eau quelquefois importantes.

Les eaux phréatiques constituent donc de loin la partie la plus importante du domaine souterrain; elles étendent, en effet, au delà des massifs fissurés — en pratique, à peu près uniquement les terrains calcaires — l'habitat de la faune cavernicole, si vraiment il est permis de conserver ce nom à la population des eaux phréatiques.

Nous montrerons plus loin qu'il n'est pas possible de la distinguer de la faune des grottes proprement dites.

4. LES CAVITÉS ARTIFICIELLES.

Depuis des époques assez reculées, l'homme a dû, pour se procurer différentes matières indispensables à ses besoins, creuser dans le sous-sol, et dans des étages géologiques très variés, des galeries d'exploitation allant du simple trou à des excavations très importantes.

Les houillères, les mines de sel, les carrières souterraines, les catacombes hébergent bientôt une population absolument comparable, dans son ensemble, à la faune troglophile et trogloxène des grottes naturelles.

L'étude de ces habitats hypogés créés par l'homme donne de précieuses indications sur le mode de peuplement des cavernes et nous aurons à tenir compte, à propos de ce problème, des observations de J. DENIS (1930 et 1932) sur la faune des houillères du Nord de la France.

L'étendue de ces galeries artificielles est loin d'être négligeable dans les régions industrielles, et surtout dans un pays comme le nôtre, où l'exploitation du charbon a pris un si grand développement.

Les aqueducs et les conduites d'eau peuvent aussi apporter d'utiles données au biospéologue, surtout si les eaux qui les parcourent proviennent d'une nappe souterraine.

Malheureusement, les recherches ne sont pas encore nombreuses dans ces endroits. Il n'est, en effet, pas facile d'accéder aux travaux encore en exploitation : souvent, ces visites présentent des dangers très réels et les dirigeants responsables hésitent à accorder les autorisations nécessaires.

A notre point de vue, nous pouvons donc distinguer deux grandes catégories de cavités artificielles :

1° Celles qui sont creusées dans des terrains non fissurés et qui ne recoupent, par conséquent, aucun biotope terrestre ou aquatique normal de la faune souterraine. Leur peuplement n'ayant pu se faire que par l'extérieur, elles n'hébergent que des formes cavernicoles récentes (troglophiles et trogloxènes), les plus anciennes ayant tout au plus l'âge de la cavité;

2° Celles qui traversent des roches fissurées ou qui sont en rapport avec des nappes souterraines, comme, par exemple, les galeries de captage; dans ce cas, la colonisation a pu se faire par l'intérieur, aux dépens de formes cavernicoles préexistantes entraînées ou venues librement dans les nouvelles régions. Du point de vue biologique, les travaux hypogés de ce second type ne diffèrent pas sensiblement des cavernes proprement dites, surtout si l'on admet, comme nous essaierons de le montrer plus loin, que ces dernières elles-mêmes ne sont, pour les éléments les plus intéressants de la faune troglobie, qu'un habitat secondaire.

B. — AGE DU MILIEU SOUTERRAIN.

Si nous voulons établir l'âge des animaux cavernicoles les plus anciens, il importe avant tout de voir si le milieu lui-même ne nous impose pas une limite inférieure que nous ne pouvons dépasser.

Ainsi, par exemple, si nous nous occupions exclusivement de la faune d'une houillère, il est clair que la population la plus ancienne de cet habitat ne pourrait remonter plus loin que l'époque à laquelle le premier puits d'extraction a été creusé. Cela n'implique pas nécessairement que les habitants actuels proviennent en tout ou en partie des souches introduites au début des travaux, une catastrophe ayant pu se produire qui aurait détruit, à un moment donné, toute la population. Mais ce qui est absolument certain, dans l'exemple choisi, c'est qu'aucune faune de houillère ne pourrait être plus ancienne que l'excavation qui l'héberge, parce que, comme nous venons de le voir, dans un massif non fissuré, le peuplement n'a pu se faire que par les issues et non pas à partir d'un habitat souterrain préexistant⁽¹⁾.

C'est dans le même esprit que nous voulons examiner la question pour le milieu cavernicole.

(1) En ce qui concerne la faune terrestre tout au moins: on sait que tous les travaux souterrains peuvent héberger, en principe, des troglobies aquatiques anciens apportés par les eaux d'infiltration.

Pour les grottes proprement dites, il n'est pas toujours facile de fixer leur âge. On ne pourrait les rapporter avec certitude à une époque géologique déterminée que par l'étude des dépôts meubles qu'elles contiennent, à condition que ceux-ci ne proviennent pas du remaniement de couches plus anciennes entraînées par les eaux dans la cavité, ce qui est malheureusement souvent le cas. D'autre part, les grottes ont fréquemment été vidées de leur contenu le plus ancien, et les dépôts qu'elles renferment encore aujourd'hui ne peuvent servir à les dater. Il est toutefois certain que la plupart de nos cavernes existaient déjà à la fin de l'époque tertiaire et il est possible que certaines d'entre elles soient plus anciennes encore.

C'est ce que les spéléologues ont pu démontrer dans quelques cas favorables. A titre d'exemple, nous résumerons ici les conclusions de VAN DEN BROECK (1910) et de ses collaborateurs concernant l'origine et l'époque de formation probables des « Abannets », les gouffres si curieux et si intéressants de la région de Nismes-Couvin, dans la province de Namur.

On désigne sous le nom d'« Abannets » une série de cavités dont la profondeur dépasse parfois 30 mètres, pour un diamètre atteignant jusqu'à 200 mètres; elles sont disposées le long de deux bandes de calcaire givétien de direction S.O.-N.E., passant, l'une par Nismes, l'autre par Couvin.

L'origine de ces curieux abîmes a constitué une énigme jusqu'au jour où une véritable enquête, tant historique que géologique, des auteurs précités a établi que ces cavités avaient été vidées de leur contenu sableux, dans le but d'exploiter le culot profond de ces poches, constitué par de la limonite. L'étude de creux analogues de la bande couvinienne voisine, restés intacts, c'est-à-dire remplis de ces dépôts sableux, ou incomplètement vidés, a permis à ces spéléologues de fixer avec une certaine précision l'époque de la formation des Abannets, par l'examen des éléments de remplissage. Ils ont pu démontrer que, non seulement les Abannets, mais encore toute une partie du réseau de cavités horizontales de cette région, avaient été utilisés à l'époque éocène et creusés en majeure partie par les eaux du réseau fluvial éocène landénien. A la suite d'une étude tectonique de la région, ces géologues n'hésitent cependant pas à reporter à une époque plus reculée encore l'origine des Abannets et à les considérer comme des « paléo-gouffres des temps antétertiaires », dont certaines tout au moins des cavités actuelles représenteraient les parties inférieures, l'érosion ayant fait disparaître les régions supérieures.

Ce cas n'est certainement pas unique, ni même exceptionnel, mais en fait, nous manquons le plus souvent d'éléments sérieux permettant de dater, même approximativement, les cavernes. C'est pourquoi les exemples démonstratifs de ce genre sont si peu nombreux.

La simple constatation qu'il existait, au début de l'époque tertiaire, des réseaux fluviaux bien plus développés que ceux des temps quaternaires et actuels, parle encore en faveur d'une manifestation particulièrement intense des phénomènes spéléologiques à cette époque, et les mêmes circonstances favorables ont

dû être réalisées à des périodes plus reculées encore. Mais, évidemment, plus nous remontons dans le passé, moins il y a de chance que des vestiges de ces antiques cavernements, respectés par l'érosion, aient pu parvenir jusqu'à nous.

Mais, au fond, la question de l'âge des grandes cavernes n'est pas tellement importante; on connaît, en effet, des cavités artificielles, creusées dans le calcaire depuis quelques dizaines d'années seulement, qui sont néanmoins habitées par une faune troglobie, venue dans ces carrières par les fentes.

C'est donc l'âge des fentes et du domaine phréatique qui importe.

Or, ici, il est bien certain que nous pouvons remonter beaucoup plus loin. Depuis les temps antéprimaires, il existe des massifs calcaires fissurés; à l'origine, la plupart des fentes sont inhabitables parce que virtuelles; il y en a bien quelques-unes dont les parois écartées laissent entre elles un espace suffisant, mais on ne peut parler d'un véritable habitat cavernicole que si ces fissures sont anastomosées en un réseau plus ou moins étendu; aussitôt le massif émergé, le travail des eaux aura transformé ces fentes en un système analogue à celui qui existe de nos jours, et ce, en un temps très court, géologiquement parlant. Dès cette époque, il existait donc un domaine souterrain habitable.

Cet antique milieu cavernicole est-il en continuité avec nos grottes actuelles? Evidemment, oui. Certes, il n'est pas le même; la portion habitable, relativement superficielle, a été rabotée par l'érosion; mais à mesure que cette action rongeait et effaçait lentement le massif par le haut, les eaux continuaient de plus en plus bas leur travail d'évidement.

Il serait puéril d'envisager l'âge du domaine phréatique; il a certainement existé de tout temps. Sans doute beaucoup d'eaux souterraines occupent-elles aujourd'hui des formations récentes; en fait, on en trouve, peuplées de troglobies, dans tous les terrains, même modernes (loess et alluvions des cours d'eau). Il est clair que ces eaux se déplacent continuellement au cours des temps; mais ces modifications se font si insensiblement que la faune a généralement la possibilité de migrer, si l'on peut appeler migration ce déplacement extrêmement lent.

Il nous paraît donc démontré que le milieu souterrain ne peut en aucune façon nous imposer une limite inférieure quant à l'âge de ses habitants, ou du moins, cette limite est si lointaine qu'il est bien improbable qu'elle puisse nous gêner.

CHAPITRE II.

Les conditions d'existence dans le domaine souterrain.

A. — GENERALITES.

On ne peut pas dire que les cavernes sont un milieu obscur, un milieu dans lequel règne une forte humidité, un milieu à température relativement constante, etc.; elles constituent un domaine caractérisé, à la fois, par ces trois facteurs principaux. Nous ne pouvons pas savoir ce que serait le monde souter-

rain si l'une de ces conditions venait à disparaître. Ainsi, il existe bien des grottes sèches; d'autre part, dans la région d'entrée des cavernes, l'éclairement est plus ou moins intense; mais, presque toujours, cette modification d'un facteur important entraînera des changements notables dans les autres conditions du milieu.

De toute façon, le domaine souterrain doit être considéré comme une entité écologique, caractérisée par un *ensemble* de facteurs. Examiner séparément chacun de ces derniers est évidemment une nécessité, mais cette analyse est très artificielle, surtout quand nous étudions l'influence de chaque facteur sur les animaux qui y sont soumis. Quelle que soit la spécialisation d'un groupe de biotes à une des conditions de vie du monde souterrain, nous ne pouvons abstraire celle-ci du complexe écologique du milieu, que ces êtres subiront totalement. Pour que les représentants d'un groupe puissent prospérer dans les grottes, il faut, au minimum, que les conditions qu'ils n'y recherchent pas leur soient indifférentes ou supportables; sinon, ou bien ils n'y pénétreront pas, ou bien, si leurs tropismes positifs sont les plus puissants et les y entraînent, ils ne pourront y prospérer; cette dernière alternative nous permettra d'expliquer l'existence des trogloxènes réguliers et leur comportement (voir p. 89).

Nous n'aborderons donc le développement du présent chapitre qu'avec cette réserve expresse que nous venons de formuler. La plupart des conditions partielles qui y sont énoncées seraient exactes si le facteur considéré était seul à agir, mais son rôle est peut-être tout autre quand il agit simultanément avec les autres conditions physiques et biologiques du milieu.

B. — CONDITIONS D'EXISTENCE DANS LES REGIONS PROFONDES.

I. — Conditions physiques.

1. OBSCURITÉ.

Sauf dans les régions voisines des issues, l'obscurité est absolue dans le milieu souterrain.

Bien que ce facteur soit le seul vraiment constant, il ne semble pas qu'il joue un très grand rôle, ni dans le déterminisme du peuplement des cavernes, ni dans l'évolution de leurs habitants terrestres. Le nombre des espèces simplement lucifuges se trouvant dans les grottes est, en effet, extrêmement réduit; dans la faune terrestre tout au moins, beaucoup d'animaux, aussi bien parmi les troglobies que parmi les trogloxènes, sont même doués d'un phototropisme positif. FAGE, 1931 (Biosp., LV, p. 105), fait d'ailleurs remarquer très justement que des animaux simplement lucifuges ont bien d'autres moyens de se mettre à l'abri de la lumière que de se réfugier dans les grottes.

Plusieurs observations montrent l'indépendance assez grande des cavernicoles vis-à-vis de ce facteur.

Dans la petite grotte connue sous le nom de « Trou du Renard » (B. 15), à Marche-en-Famenne, on observe *Plaesiocraerus lusiscus* E.S., petite Araignée

troglobie, dans la région éclairée de la cavité. JEANNEL (1926, p. 51) a aussi donné des exemples démonstratifs qui prouvent bien que, si les autres conditions sont favorables, on peut observer des cavernicoles typiques dans la zone éclairée.

Mais le rôle négatif de ce facteur paraît évident. Il interdit complètement les grottes à certaines espèces franchement lucicoles ou restreint aux régions voisines de l'entrée la partie du domaine souterrain colonisable par ces dernières.

Le peu que nous comprenons au comportement des cavernicoles occasionnels de la zone éclairée semble bien montrer que, si ceux-ci ne s'enfoncent pas davantage dans les grottes, c'est qu'ils en sont empêchés par leur phototropisme positif.

Nous avons montré (LERUTH, 1934a, Ex. biol., XVI) que les Diptères de la famille des Hélomyzides, qui tiennent une place prépondérante dans l'association pariétale des régions éclairées, ont un phototropisme positif très net. Il en est, sans doute, de même pour certains de leurs compagnons d'autres groupes.

Le rôle positif de l'obscurité est peut-être plus important pour la population aquatique du monde souterrain. La plupart des animaux cavernicoles ne sortent pas de leur milieu là où celui-ci est en continuité avec le monde épigé, c'est-à-dire aux sources et aux résurgences, à moins que le courant ne les entraîne à l'extérieur. JEANNEL a signalé l'existence de cette véritable barrière aux points où les eaux souterraines réapparaissent à l'air libre; il en rend responsable, en tout premier lieu le seul facteur qui, semble-t-il, change brusquement en ces endroits: la luminosité. Sans aller jusqu'à dénier toute importance à ce dernier, nous croyons pourtant qu'il n'est pas absolument indispensable pour expliquer ces faits; un facteur biologique que nous examinerons plus loin doit interdire, bien plus formellement que l'apparition de la lumière, l'accès des eaux de surface aux biotes souterrains : c'est la concurrence de la faune épigée.

Contrairement à beaucoup de cavernicoles terrestres, la plupart des espèces aquatiques fuient nettement la lumière. DE BEAUCHAMP, 1932 (Biosp., LVIII, p. 348), n'hésite pas, sur la base de constatations intéressantes, à attribuer au facteur « lumière » une influence prépondérante chez les Turbellariés troglobies. L'action prolongée de la lumière serait très défavorable aux paludicoles et plus spécialement aux espèces dépigmentées; il est vraisemblable que les rayons ultraviolets sont surtout en cause ici; les téguments décolorés ou dépigmentés se laissent, en effet, traverser beaucoup plus facilement par ces rayons que les téguments pigmentés (MERKER, 1929 et 1929a; DUDICH, 1932).

2. TEMPÉRATURE.

Typiquement, la température de l'air dans le milieu souterrain est très voisine de la température moyenne annuelle de l'endroit, soit environ 9° C dans nos régions.

C'est assez dire, sans examiner les causes perturbatrices locales, ce que nous ferons plus loin, que cette température est fonction de la latitude et de l'altitude.

Les nombreuses explorations des collaborateurs de « Biospeologica » dans les grottes de régions très vastes et dans les montagnes ont permis à JEANNEL (1926) d'établir de très intéressantes courbes à ce sujet. Notre pays est trop petit et ne présente pas de différences d'altitudes suffisantes pour que nous nous y arrêtons ici.

Nous avons noté assez constamment, au cours de nos explorations, une différence d'un peu moins d'un degré entre la température de l'air et celle de l'eau, cette dernière étant donc, en général, un peu supérieure à 8° C chez nous.

De même que l'obscurité, la température joue certainement un rôle négatif dans le peuplement des grottes; elle interdit, évidemment, la colonisation du domaine souterrain aux sténothermes chauds, dans nos pays.

Un exemple intéressant de cette « inhibition » nous est fourni par *Theridion thepidariorum* C. K.; cette Araignée, importée chez nous, où elle vit dans les serres, se développe parfaitement dans les houillères (DENIS, 1930), où la température est élevée. Il est probable qu'elle aurait réussi à coloniser également les cavernes, si le degré thermique n'y était trop bas.

La température a sans doute aussi une importance plus considérable pour la faune aquatique qui paraît comporter un bon nombre de sténothermes froids. Mais il importe, avant de se prononcer définitivement, d'étudier cette question d'une manière plus approfondie, car la sténothermie des biotes des eaux phréatiques a certainement été exagérée dans certains cas. Il ne fait guère de doute, par exemple, que les *Niphargus* ne sont pas plus exigeants que beaucoup d'épigés au point de vue de la température; ce n'est certainement pas leur sténothermie qui les confine dans le milieu souterrain (voir aussi DUDICH, 1932, p. 86).

La sténothermie des troglobies aquatiques a surtout été exagérée par les défenseurs de la théorie des relictus glaciaires. Bien que cette hypothèse n'ait plus guère de partisans aujourd'hui, nous allons la résumer très brièvement ici, puisqu'elle tirait de la sténothermie supposée des animaux phréatiques son plus puissant argument.

Dès que la présence de certains troglobies eut été signalée en dehors des cavernes, on chercha à expliquer ce fait par la théorie dite « résiduelle » ou « glaciaire »; ces animaux, tous des sténothermes très étroits, auraient été très répandus dans les eaux épigées aux époques glaciaires; lors du réchauffement de la température, ils n'ont pu se maintenir que dans les eaux constamment froides, dont les nappes souterraines ne sont qu'un cas particulier; ce ne sont donc pas, à proprement parler, des cavernicoles, mais des habitants de toutes les eaux froides. Cette hypothèse n'a eu qu'un succès assez temporaire. C'est précisément à propos des meilleurs exemples fournis par ses partisans que les doutes les plus formels se sont élevés au sujet de la sténothermie des troglobies; tout récemment encore, DE BEAUCHAMP, 1932 (Biosp., LVIII, p. 347), a montré que la sténothermie des *Dendrocoelum*, relictus glaciaires supposés, était loin d'être aussi rigoureuse qu'on a bien voulu l'affirmer; la plupart des espèces de ce groupe que

cet auteur a pu étudier ont supporté des températures élevées, « pourvu que l'échauffement ne fût pas trop brusque, ni le milieu trop confiné ». D'autre part, la capture, même fréquente, de troglobies dans certains biotopes épigés s'explique bien plus logiquement par un entraînement de ces animaux par les eaux souterraines à leurs points d'émergence.

Ce que les cavernicoles supportent sans doute le plus difficilement, ce sont les variations *brusques* de la température, mais normalement, ces écarts brusques leur sont épargnés dans les cavernes.

Cependant, les rivières exogènes, surtout lorsqu'elles sont jeunes, apportent toujours un certain trouble dans les galeries qu'elles traversent. Elles pénètrent dans les chantoirs avec une température très variable suivant les saisons, et modifient considérablement le degré thermique des cavités qu'elles parcourent. On peut très bien s'en rendre compte dans la grotte de Han-sur-Lesse, par exemple : les salles voisines de la rivière sont sensiblement plus chaudes en été que les galeries plus éloignées.

Le calorique spécifique très élevé de l'eau lui permet de réchauffer ou de refroidir une masse d'air considérable sans que sa propre température en soit grandement modifiée. Ainsi, à Han-sur-Lesse, en été, la traversée souterraine d'un massif calcaire sur une longueur de 2 kilomètres n'abaisse que de 2° C à peine la température de la Lesse.

3. AGITATION DE L'AIR.

Normalement, l'atmosphère est parfaitement calme dans les parties profondes du milieu souterrain. Il y a, toutefois, de nombreuses exceptions; nous les passerons en revue plus loin.

Les cavernicoles ne sont nullement indifférents à l'égard de ce facteur. Sans doute, tous ne sont pas aussi difficiles à ce point de vue que certains *Ceutorhynchus* (Coléopt. Carabidae) observés par JEANNERI (1926, p. 17) : un déplacement d'air relativement léger affecte ces Insectes au point de les faire tomber dans de véritables crises. Cette hyperesthésie doit, toutefois, exister à un degré variable chez un grand nombre de troglobies, puisque beaucoup présentent un développement considérable des organes tactiles, ce qui est, du reste, également le cas pour quelques bons troglophiles.

Les trogloxènes eux-mêmes ne se tiennent pas dans les couloirs trop violemment balayés par un courant d'air; ils se rassemblent, au contraire, à l'abri du vent, dans les poches latérales et dans les anfractuosités.

La répartition des animaux est quelquefois assez bizarre dans les galeries à atmosphère agitée. Ainsi, dans la grotte de Monceau (B. 10), à Esneux, la première partie de la galerie d'entrée est parcourue, jusqu'à une cinquantaine de mètres de profondeur, — point où débouche un conduit latéral, — par un courant d'air d'intensité variable. Un jour qu'il était particulièrement fort, nous avons

trouvé la paroi gauche presque dépourvue de trogloxènes, excepté dans quelques fentes verticales coupant la muraille. A droite, la population était normale. Le courant d'air n'approchait, en effet, pas la roche de ce côté. Quant aux troglophiles, ils se tenaient au pied des parois et sous les pierres.

On peut observer des courants d'air assez violents, même dans les galeries les plus reculées des cavernes.

Dans les grottes à ouvertures multiples, un souffle assez fort balaie souvent la cavité entre les différents orifices.

Lorsque la caverne est en pente ascendante ou descendante, les différences de densité entre l'air de l'intérieur et celui de l'extérieur produisent toujours un courant dont le sens et l'intensité varient suivant la température du dehors, et donc suivant les saisons.

Les rivières exogènes à courant rapide agitent également l'atmosphère des cavernes.

Un couloir très étroit réunissant deux régions vastes est aussi presque toujours le siège d'un courant d'air parfois assez violent.

D'autres dispositions peuvent être la cause de déplacements plus ou moins rapides de l'air des grottes. Citons encore, comme exemple un peu particulier et très curieux, celui du Trou soufflant de Furfooz (prov. de Namur). Cette cavité verticale souffle fortement à certains moments et aspire à d'autres. On a pu établir (VAN DES BROECK, 1910) que ce phénomène était réglé par les variations de la pression atmosphérique agissant sur une nappe d'eau souterraine dont elle modifie le niveau, créant ainsi une pression ou un appel d'air qui se traduit par le courant réversible observé à l'orifice du trou.

L'intensité du courant, quelle qu'en soit la cause, est fort variable, depuis celui suffisant pour rendre inutilisables les bougies qui sont immédiatement éteintes, jusqu'au léger souffle qui fait à peine vaciller le sommet de la flamme, ou qui entraîne lentement la fumée. En deçà de cette limite, l'agitation de l'air n'est plus perceptible pour nous sans l'aide d'instruments spéciaux. En fait, il est probablement très rare que l'atmosphère soit absolument immobile dans une grotte. Elle se renouvelle plus ou moins rapidement.

Cependant, dans quelques cavernes, comme le Trou du Diable (B. 3), à Ramioul, en pente descendante et à fond complètement colmaté par le limon, le remplacement de l'air serait si lent en été que l'anhydride carbonique provenant de la respiration des visiteurs et de la combustion des lampes pourrait y séjourner plusieurs jours.

4. VITESSE DE L'EAU.

On trouve, évidemment, tous les intermédiaires entre les véritables cascades et les bassins fermés absolument calmes.

Les animaux cavernicoles aquatiques fuient en général les eaux à courant rapide. Ils préfèrent de loin les flaques et les bassins fermés. Dans les ruisseaux souterrains, on les trouvera toujours aux endroits les plus calmes. Certains

Amphipodes du genre *Niphargus* (*orcinus* VIREI CHEVR. et *aquilex* SCHELLENBERGI KARAM.) ne paraissent, toutefois, pas incommodés par un courant, même assez prononcé; aussi sont-ils les seuls habitants troglobies de beaucoup de ruisseaux souterrains.

5. ETAT HYGROMÉTRIQUE DE L'AIR.

L'humidité est très forte dans les grottes; en général, elle est voisine de la saturation. Cela s'explique aisément si l'on songe que, dans une grotte normale, tout est mouillé : les eaux d'infiltration perlent à la voûte, glissent le long des parois et ruissellent sur le sol; la surface d'évaporation est donc énorme.

On sait depuis longtemps déjà que l'humidité est le facteur du milieu souterrain qui a l'influence la plus grande sur ses habitants; cette vérité apparaît plus clairement à mesure que les études biospéologiques progressent.

Une observation fréquemment répétée prouve qu'il en est bien ainsi : les grottes sèches sont pratiquement azoïques.

Comme JEANNEL (voir, entre autres, 1931) a pu l'établir par l'étude des Coléoptères troglobies, c'est à la suite d'une adaptation de plus en plus étroite à la vie dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau que ces Insectes ont été obligés de s'enfoncer dans les cavités du sous-sol, le seul habitat qui leur offrit encore des conditions compatibles avec leurs exigences. Le savant biospéologue français a désigné sous le nom de « sténhygrobiose » l'aboutissement de cette évolution adaptative chez les Coléoptères troglobies actuels. Nous en reparlerons plus longuement dans la partie biologique de notre travail.

D'autre part, les animaux terrestres des cavernes que l'on trouve également à l'extérieur sont, pour l'immense majorité, des habitants de lieux humides. FAGE n'admet que quelques très rares exceptions à cette règle pour les nombreuses Araignées troglophiles et trogloxènes. BONET (1931) a également montré que la presque totalité des Collemboles troglophiles ne se retrouvent, en dehors des grottes, que dans les lieux humides.

L'immense foule des trogloxènes des entrées, elle-même, n'est composée en majeure partie que d'animaux victimes de leur hydrotropisme.

L'humidité n'a pas une importance capitale uniquement comme facteur du peuplement des cavernes; elle est également responsable de la plupart des modifications « adaptatives » des troglobies terrestres.

Il n'est pas jusqu'à la cécité et la dépigmentation, mises à première vue sur le compte de l'obscurité, qui ne s'expliquent d'une manière bien plus satisfaisante par l'influence de l'humidité. FAGE, 1931 (Biosp., LV), semble, en tous cas, l'avoir démontré pour les Araignées des grottes.

Grâce au degré hygrométrique de leur atmosphère, les cavernes sont un des refuges où viennent s'abriter les nombreux animaux qui ne peuvent pas, ou ne peuvent plus — à la suite d'un changement climatérique — vivre à l'extérieur, leurs téguments trop perméables les défendant mal contre la dessiccation. D'autres biotes, appartenant parfois aux mêmes lignées ou à des phylums voisins,

ont préféré coloniser le domaine endogé, les mousses ou l'humus, milieux également très humides; c'est ce qui explique qu'il y ait une certaine parenté entre la faune de ces habitats et celle des cavernes.

L'humidité a, de plus, une influence considérable sur la biologie des êtres cavernicoles. JEANNEL qualifie, avec raison, certains d'entre eux d'amphibies. Les Coléoptères dont nous parlions plus haut n'ont-ils pas un mode de respiration aquatique? Non seulement une atmosphère très humide leur est indispensable, mais un dispositif spécial leur permet encore de saturer davantage l'air de la respiration; chez les formes les plus évoluées, l'air est, à cet effet, emprisonné dans une petite cavité limitée par les tergites abdominaux déprimés et les élytres soudés et très bombés (fausse physogastrie) (fig. 1-3).

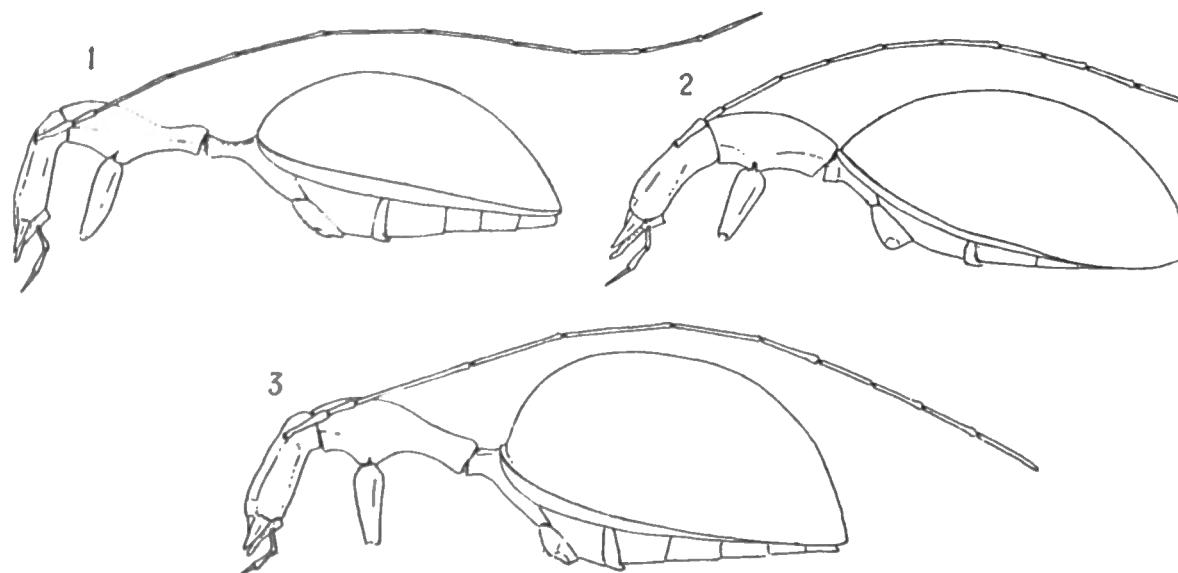


FIG. 1-3. — Trois espèces du genre *Antroherpon* (Coléo., *Bathysciinae*), vues de profil, pour montrer la « fausse-physogastrie » : 1. *A. (Leptomeson) Leonhardi* Reitt. ($\times 14$); 2. *A. (s. str.) primitivum* Abs. ($\times 14$); 3. *A. (s. str.) Lahneri* Matcha ($\times 14$). D'après JEANNEL.

Les limites entre la faune terrestre et celle des eaux sont du reste assez imprécises. On voit des animaux aquatiques de tous les groupes sortir de leur élément et se mêler aux associations de la faune terrestre. Inversement, beaucoup d'animaux terrestres entrent dans l'eau sans en paraître aucunement incommodés (voir p. 56).

Enfin, il est bien difficile de décider de quel côté il convient de placer certaines espèces comme les *Hydraphaenops* (Coléopt. Carabidae) qui vivent dans le voisinage immédiat des nappes phréatiques et se laissent submerger lors des crues.

Les animaux hypogés qui fréquentent les grottes y perdent leur habitude de se tenir sous terre. Les Oligochètes terrestres se trouvent rampant à la surface du sol et des concrétions mouillées; ces mœurs sont bien la conséquence de l'humidité de l'air, car en dehors des cavernes, les Oligochètes viennent également à la surface, surtout pendant la nuit, si l'état hygrométrique de l'atmosphère le permet.

En résumé, non seulement l'humidité est le facteur de colonisation le plus efficace du monde souterrain, mais, en outre, elle est la cause de la plupart des adaptations morphologiques et biologiques de ses habitants.

Cette question de l'humidité dépasse, du reste, celle de la faune cavernicole; c'est réellement un problème biologique au sens le plus large. Il ne sera pas inutile d'en dire quelques mots pour faire mieux comprendre encore l'importance des milieux humides.

Tous les groupes qui, au cours des temps, ont colonisé la terre ferme, ont eu à résoudre ce problème: lutter contre l'évaporation exagérée, qui aurait pour conséquence la dessiccation des téguments et des tissus. Beaucoup d'animaux n'ont pu réaliser complètement cette adaptation et se libérer entièrement de l'élément liquide, soit à l'état jeune seulement, soit à tous les stades. Bien que ne vivant plus dans l'eau, un grand nombre de bioles ne peuvent cependant subsister que dans les milieux très humides: presque tous les Collemboles, la plupart des Isopodes terrestres, les Vers Oligochètes et beaucoup de Mollusques sont dans ce cas. La majorité des représentants de ces groupes n'ont parcouru qu'à moitié le chemin vers la vie terrestre et sont encore si étroitement liés à l'eau-vapeur qu'il serait sans doute plus logique de les tenir pour des êtres semi-aquatiques.

Le nombre des biotopes offrant constamment une atmosphère très humide n'est pas tellement considérable, et, d'autre part, leur étendue a dû se modifier considérablement au cours des âges et s'est, entre autres, fortement réduite après l'époque glaciaire. On comprend l'importance des cavernes pour ces animaux semi-aquatiques, ou du moins, pour ceux d'entre eux qui sont capables d'apprécier, ou même seulement de supporter, les autres conditions de vie du milieu souterrain.

On peut donc distinguer entre ces animaux adaptés primitivement à l'humidité, ou, pour parler plus exactement, qui n'ont jamais pu s'en passer, et ceux qui, comme certains Coléoptères et aussi des Myriapodes, ont fait retour secondairement à la vie semi-aquatique, à la suite d'une évolution spéciale (sténhygrobiose).

II. — Nourriture.

Ces toutes dernières années, depuis que la biospéologie a pris un développement extraordinaire et que certains pays ont aménagé pour son étude des laboratoires souterrains, on a fait des recherches précises sur la manière dont se présentent les ressources alimentaires dans les grottes. Ces recherches ont surtout un intérêt théorique, et nous croyons que DUDICH (1933) va un peu loin quand il propose une classification des cavernes basée sur ces considérations.

L'absence de lumière dans les galeries profondes des grottes rend impossible la fonction chlorophyllienne des plantes vertes, et aucun représentant de ce groupe ne se trouve donc dans ces régions. Dans la zone éclairée des environs de

l'entrée, la flore habituelle du calcaire peut naturellement se développer; elle est même quelquefois luxuriante, favorisée par la forte humidité qui sort de la cavité.

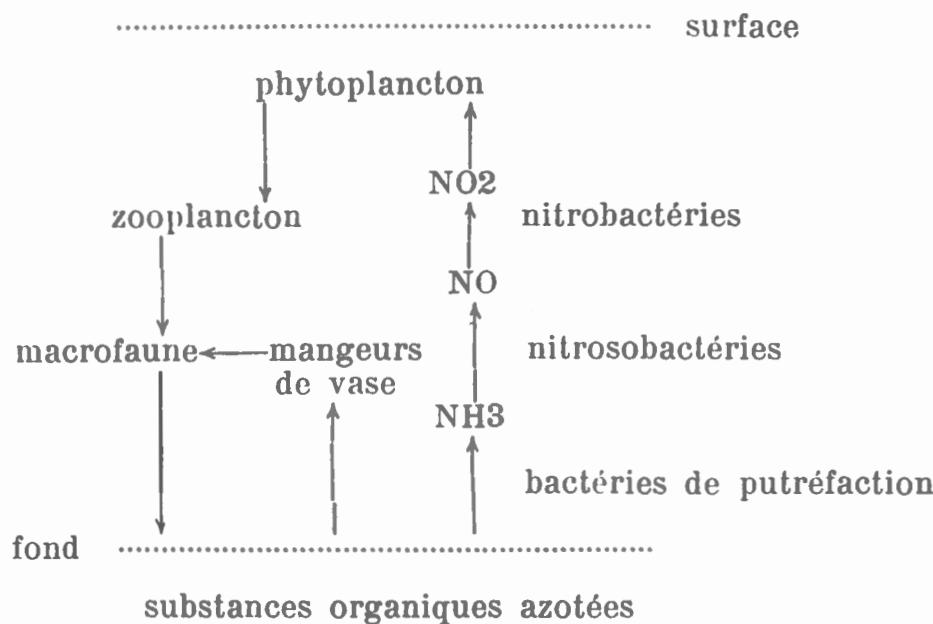
Ces faits ont une importance considérable. Dans la nature épigée, les êtres pourvus de chlorophylle (plantes vertes et phytoplancton) sont pratiquement les seuls capables de transformer les substances minérales en composés organiques, c'est-à-dire d'élaborer eux-mêmes les substances compliquées de leur propre corps, à partir de composés très simples dont les deux principaux sont l'eau et l'anhydride carbonique.

Puisque la lumière y fait complètement défaut, la photosynthèse ne peut se produire au fond des cavernes; il semblerait bien que seules peuvent être utilisées par les biotes qui s'y trouvent, des substances organiques ne provenant, en dernière analyse, que du monde extérieur.

On a montré, ces derniers temps, que cette conclusion n'était pas absolument exacte, théoriquement tout au moins, et qu'une production de substances alimentaires restait possible dans la nuit complète et éternelle des grottes (DUDICH, 1933), grâce à l'existence de certains organismes inférieurs. Ceux-ci trouvent dans l'oxydation de substances minérales l'énergie nécessaire pour réaliser la synthèse des composés organiques.

Dans la grotte « Baradla », en Hongrie, DUDICH a ainsi découvert plusieurs espèces de bactéries oxydant, soit l'hydrogène sulfuré (*Beggiatoa leptomitiformis* Menegh), soit le carbonate de fer hydraté (*Leptothrix ochracea* Kütz et *L. crassa* Chol.), soit encore, très probablement, l'ammoniac (nitroso- et nitrobactéries).

D'autre part, SCHREIBER (1932) a montré, dans un cas particulier, comment l'existence de certains organismes permet d'éviter la dégradation complète des substances organiques azotées; voici le tableau qui accompagne et résume son travail :



(L'absence de phytoplancton dans les grottes rend le grand cycle impossible, mais un cycle réduit « en court-circuit » permet, grâce aux « mangeurs de vase », la réutilisation d'une partie de l'azote.)

Sans vouloir nier l'intérêt théorique de ces observations, il faut cependant bien dire que les conditions de vie seraient fort précaires dans le domaine souterrain si des ressources alimentaires n'y étaient constamment apportées du dehors. C'est à ce point de vue pratique que nous allons examiner le problème dans la suite de ce chapitre, en passant en revue les modes d'introduction de la nourriture assez généraux pour être efficaces.

1° Le plus général de tous est certainement l'apport de particules organiques très ténues par les eaux d'infiltration qui ruissellent sur les parois ou tombent de la voûte. L'importance des ressources apportées de cette façon dépend naturellement de l'épaisseur des couches traversées et de la grandeur des conduits. Si faible que puisse être cet apport, il ne doit être négligeable en aucun endroit, et il faut remarquer que, dans les fissures du domaine phréatique, c'est à peu près la seule origine possible de la nourriture; c'est seulement dans les creux plus vastes, ou plutôt, dans les endroits en relation avec l'extérieur par des conduits plus larges, que peuvent intervenir d'autres apports d'aliments.

2° Dans les grottes au sens strict, les Chauves-Souris sont à ranger parmi les pourvoyeurs de nourriture. Leurs excréments constituent une ressource alimentaire d'autant plus importante qu'elle existe, même dans des régions où d'autres aliments parviennent difficilement.

Ainsi, dans la grande grotte d'Engihoul (B. 5), la faunule très intéressante qui vit dans la région inférieure n'a guère à sa disposition, outre les apports des eaux d'infiltration, que les crottes que les Chiroptères laissent tomber en volant dans ces galeries.

Si elles tombent dans une flaque habitée par des *Niphargus* (*Amphipoda*), ou même dans le voisinage de ces flaques, les Crustacés ont tôt fait de les emporter. Celles qui ont atterri sur le sol et sur les concrétions humides sont bientôt entourées de Collemboles et d'Acariens.

Nous n'hésitons pas à placer les Mammifères et spécialement les Chauves-Souris grégaires parmi les agents capables de troubler l'équilibre du monde souterrain. La description que JEANNEL (1926, p. 61) fait d'une grotte à guano justifiera parfaitement notre point de vue :

« Lorsqu'on pénètre dans une « grotte à guano », on est tout d'abord frappé par une insupportable et forte odeur âcre, où se mêlent l'odeur du Chiroptère et celle de la fermentation ammoniacale. L'atmosphère semble chaude et humide. Malgré la lumière des lampes, l'obscurité paraît impénétrable, car le sol et les parois sont noirs de guano, la voûte est noire de Chauve-Souris; beaucoup de celles-ci volent de tous côtés, remplissant l'air de leurs cris et du ronflement sourd de leurs ailes. Dans leur vol affolé elles heurtent le visiteur et ses lampes qu'elles éteignent... »

» ... En s'avançant, le visiteur doit escalader des collines de guano, dans lesquelles il enfonce parfois jusqu'aux genoux. Par places quelques rochers permettent de prendre pied, mais on a peine à les apercevoir tant ils sont recouverts d'une couche déliquescente infecte. »

D'autres Mammifères, comme les Blaireaux, fréquentent régulièrement les cavernes et leurs excréments accumulés y forment quelquefois une véritable couche de guano. De même qu'il existe des guanobies inféodés au guano de Chauves-Souris, de même quelques espèces se trouvent dans les grottes parce que les Blaireaux les fréquentent.

Le Renard semble pénétrer moins souvent dans les cavernes.

Quant aux Rongeurs, ils y jouent le même rôle que les Chauves-Souris solitaires. Le Lapin s'aventure quelquefois dans les grottes, mais ne s'enfonce pas au delà de la région d'entrée.

Ce n'est pas uniquement par leurs excréments que les Mammifères interviennent dans l'économie du domaine souterrain. Ils sont eux-mêmes porteurs de parasites variés, comme nous le verrons plus loin; en outre, ils établissent quelquefois leur nid — le cas est assez rare, il est vrai — dans les cavernes; les matériaux qu'ils introduisent à cet effet ne seront pas perdus non plus.

3° Les rivières exogènes charrient, lors de leurs crues, des quantités considérables de détritus divers, arrachés à leurs berges dans leur cours supérieur épigé, et, lors de la décrue, elles les abandonnent dans les galeries basses.

Les ressources alimentaires ne font donc jamais défaut dans de telles grottes; la rivière y pourvoit amplement. Mais elle apporte aussi une foule d'animaux épigés terrestres et aquatiques dont nous examinerons le sort dans la partie plus spécialement biologique de ce travail.

Avec le temps, les rivières exogènes se calment quelque peu, mais sont toujours soumises à des variations beaucoup plus brusques que les eaux endogènes.

Cependant, diverses circonstances atténuent quelquefois les accidents qu'elles causent. Ainsi les rivières souterraines de la grotte de Remouchamps (B. 35) et de la grotte Sainte-Anne (B. 25), à Tilff, charrient bien moins de débris, surtout la seconde, que le Styx dans la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38). La disposition des points d'engouffrement et des canaux en amont de la partie de la caverne accessible à l'homme est probablement telle que les débris un peu volumineux sont retenus dans de mauvais filtres, ne laissant passer que de petites particules. De plus, des siphons retiennent les objets flottants. Enfin, à Han-sur-Lesse, c'est une rivière importante qui s'engouffre avec fracas dans le chantoir de Belvaux, tandis que le Rubicon, à Remouchamps, est formé par la réunion au sein du massif d'une foule de petits ruisselets et filets d'eau dont la force vive est bien moindre. La quantité d'aliments amenés de cette façon reste encore très considérable, bien que beaucoup moins évidente pour nous, mais le nombre d'animaux épigés introduits est moins important.

4° Dans les grottes aménagées ou fréquemment visitées, les matériaux (bois, copeaux, etc.) apportés pour l'entretien de la cavité, ainsi que les objets abandonnés par les touristes, fournissent des ressources alimentaires en abondance.

Une flore cryptogamique parfois très riche se développe sur les boiseries et sur le sol. Dans le voisinage immédiat des sources de lumière, on observe

même souvent une plaque de mousse (B. 35 : salle du Précipice) ou une chétive fougère.

5° On pourrait certainement encore trouver d'autres sources de nourriture dans des cas particuliers; nous avons uniquement envisagé ici les cas les plus généraux. D'autre part, nous n'avons examiné que la nourriture introduite telle quelle, mais celle-ci ne convient pas à tous les biotes. Pour les carnassiers et particulièrement les Arachnides et certains Myriapodes, seuls les habitants des entrées sont fournis en proies provenant directement de l'extérieur. Dans les régions profondes, sauf apport par les eaux ou par l'homme, il faut bien s'arranger entre soi; ce sont probablement les Collemboles qui font les frais du festin. Là où ils abondent, on trouve de nombreuses toiles de *Porrhomma* (Araneac), même lorsque les Diptères manquent, comme dans la grande salle de la Grande Caverne d'Engihoul (B. 5); la chute très fréquente de ces petits animaux dans les flaques d'eau fournit sûrement aux carnassiers aquatiques une bonne partie de leur pitance. Les Collemboles ne sont, évidemment, pas les seules proies possibles des carnassiers des cavernes; d'autres groupes paient certainement leur tribut, mais l'abondance de ces Aptérygotes est telle, même là où beaucoup d'autres groupes sont mal représentés ou font complètement défaut, qu'ils méritent bien une mention spéciale.

On ne peut donc pas dire, d'une façon générale, que les ressources alimentaires sont précaires dans les grottes. Il existe des sources importantes de nourriture; si toutes ne fonctionnent pas dans une même grotte, l'apport reste cependant souvent plus que suffisant pour satisfaire aux besoins des biotes. Pourtant, dans quelques cas, il n'en va pas ainsi et nous connaissons des grottes à faune pauvre, très vraisemblablement par pénurie de nourriture. Nous pouvons citer comme exemple la grotte de Monceau (B. 10), à Esneux: l'entrée héberge une faune trogloxène et trogophile normale; mais dans les galeries profondes, on ne trouve plus que quelques rares animaux; dans ces régions, en effet, à part les apports des eaux d'infiltration, assez réduits vu l'épaisseur du massif, on ne peut tenir compte que des crottes isolées des Chauves-Souris et des Rongeurs qui fréquentent cette partie de la grotte. La rivière qui parcourait jadis la cavité a aujourd'hui trouvé un autre chemin et s'est installée dans un étage inférieur inaccessible, sans se montrer en aucun endroit de son ancien lit, sauf après les très fortes pluies; cette importante source de nourriture est donc pratiquement tarie.

Cet exemple montre aussi que la quantité de nourriture d'une grotte n'est pas constante et diminue en général à mesure que l'eau, cette grande pourvoyeuse, abandonne la caverne.

On a prétendu, d'autre part, que les ressources alimentaires devaient être extrêmement pauvres, pratiquement nulles même, dans le domaine des fentes. Des différents modes d'introduction de la nourriture, il est clair, comme nous

l'avons remarqué un peu plus haut, que le plus efficace dans ce cas est l'entraînement de particules organiques par les eaux d'infiltration. Il est probable aussi que des animaux endogés doivent s'égarer assez fréquemment dans les fissures, remplies d'eau ou non, quand il s'en trouve dans le voisinage de leur habitat. Leurs cadavres serviront de pâture aux hôtes des fentes. Enfin les radicelles atteignent certainement les régions supérieures du réseau des fissures.

Ces sources d'alimentation sont-elles suffisantes? La preuve directe n'en peut être faite. Mais pour certaines eaux phréatiques, tout au moins, nous pouvons avoir la certitude qu'il s'y trouve une certaine quantité de nourriture, puisque nous rencontrons dans des eaux de gravier, reconnues très pures et parfaitement potables, une faune parfois abondante. Il n'est pas de meilleur moyen de prouver que la vie est possible quelque part, que de montrer qu'il y existe des êtres vivants. Or, il faut ajouter que les eaux de gravier sont sans doute plus mal partagées au point de vue ressources alimentaires que les fentes des massifs calcaires, puisqu'il est prouvé que les eaux peuvent traverser ces derniers librement et sans être filtrées (sauf dans quelques cas particuliers : par exemple les calcaires crinoïdiques), tandis que les eaux de gravier, très souvent potables, ont été débarrassées de la plus grande partie des débris organiques qu'elles contenaient.

Si nous avons développé assez longuement l'examen de cette question, c'est qu'on trouve encore, dans des travaux biospéologiques récents, des théories trop influencées par l'idée préconçue que le domaine souterrain est pauvre en nourriture.

Il faut d'ailleurs tenir compte, et point n'est besoin pour cela d'admettre une résistance particulière des animaux cavernicoles à l'inanition, de ce que les biotes inférieurs, poikilothermes, ne doivent pas nécessairement se nourrir tous les jours comme les Mammifères, par exemple, dont les dépenses d'énergie sont telles, sauf dans des états très spéciaux et passagers (animaux hibernants), qu'elles doivent être constamment compensées. On sait très bien que certains Insectes, à l'état adulte, ne prennent de la nourriture qu'une ou un petit nombre de fois. C'est le cas pour beaucoup de Diptères piqueurs et pour les Puces qui, pour la plupart, pondent après s'être gorgées une seule fois. Ceci soit dit, non pas pour faire revivre les légendes des premiers temps de la biospéologie sur l'état d'inanition habituel des cavernicoles, mais pour expliquer que l'on trouve des êtres vivants dans des habitats où les ressources alimentaires ne sont pas extrêmement abondantes en tous lieux et en tous temps, sans qu'il soit indispensable de les croire spécialement adaptés à ces circonstances.

III. — Calibre des cavités.

Dans les massifs calcaires, toutes les transitions existent entre les immenses salles de nos grottes célèbres et les petits conduits de quelques centimètres carrés ou même de quelques millimètres carrés de section; les petits êtres cavernicoles n'ont pas de raison de faire de distinction à ce point de vue, ou s'ils en font une,

c'est plutôt en faveur de la petite fissure. Nous n'avons pas à démontrer l'existence de semblables conduits dans les calcaires; les théories spéologiques expliquent aussi bien la formation des petites cavités que des grandes.

Mais est-il permis d'assimiler le domaine des eaux souterraines dans les terrains meubles aux fissures des massifs rocheux? Les eaux n'imbibent-elles pas simplement les premiers?

Avec JEANNEL (1926, p. 11), nous pouvons facilement démontrer qu'il n'en est rien; l'existence dans les eaux phréatiques de nos régions d'animaux d'assez grande taille, comme les *Niphargus* et les *Dendrocoelum*, — les puits artésiens du Sahara rejettent même des poissons, — prouve que l'eau circule localement dans de véritables conduits de calibre assez important.

Ces conduits ne sont peut-être pas très nombreux dans certaines régions, ce qui expliquerait les résultats souvent assez décevants des recherches dans les puits: ainsi, au cours de ses investigations en Suisse, CHAPPUIS (1920) a trouvé une faune souterraine intéressante dans deux pour cent environ des puits étudiés (¹).

Le filtrage des eaux du gravier de la Meuse à Hermalle-sous-Argenteau nous a donné des résultats beaucoup meilleurs: un peu plus de la moitié des pompes qui ont reçu nos filtres nous ont livré des représentants typiques de la faune phréatique, la plupart en grand nombre.

Comment interpréter ces faits: tant la rareté générale des puits productifs que notre succès inusité à Hermalle-sous-Argenteau? Nous croyons que l'explication n'en peut être trouvée que dans la disposition des conduits naturels souterrains.

C'est ce que nous allons examiner. N'oublions cependant pas qu'il s'agit d'eau très pure et parfaitement potable, du moins à Hermalle, ainsi que l'ont démontré les analyses toutes récentes de NYS et LIÉGEOIS (1935). Il est donc indiscutable que c'est une eau élaborée ou, si l'on veut, filtrée. Ce filtrage se fait sans doute verticalement, de sorte que les eaux arrivent pures à la nappe. Mais il n'y a pas de filtrage horizontal, en tous cas, pas partout.

Nous savons que les eaux souterraines ne sont pas immobiles; elles circulent plus ou moins lentement; ce faisant, et particulièrement dans les graviers, elles peuvent déplacer et entraîner de petites particules et, d'autre part, dissoudre les calcaires et aussi, à la longue, les silicates, et creuser ainsi, entre les plus gros éléments du gravier, des conduits sinuieux plus ou moins importants.

Si un forage recoupe un de ces conduits souterrains, il fournira des animaux phréatiques. S'il passe dans le voisinage, après un certain temps, les prélèvements d'eau puisée ou pompée, en créant un appel vers le puits, pourront le mettre en communication avec un conduit naturel et le résultat sera le même.

D'autre part, si le puits ne traverse que des terrains simplement imbibés,

(¹) Cet insuccès relatif peut cependant être dû dans certains cas à des causes purement biologiques, telles que la concurrence des espèces trogloxènes.

Il sera avantageux, ou me conviendra que des animaux venus de l'extérieur, ce qui est le cas le plus fréquent.

Il est possible que des conduits analogues se produisent aussi dans les terrains autres que les graviers, mais ils sont sans doute plus fréquents et aussi plus durables dans ce dernier cas. Ceci expliquerait l'abondance de nos récoltes à Hermalle et la forte proportion de pommes productrices.

D'autres actions peuvent intervenir pour creuser de petites galeries : les racines, après leur mort et leur décomposition, peuvent laisser longtemps leur mouillage en creux, si le terrain n'est pas trop meuble.

Mais nous n'avons pas l'intention de passer en revue toutes les origines possibles des cavités dans le milieu phréatique; il nous suffira d'avoir montré qu'il existe des explications très plausibles de leur existence, parfaitement compatible avec la pureté de l'eau qui exige filtration.

Deux raisons, si nous trouvons des sources au pied des terrasses des fleuves, c'est bien une preuve que les eaux phréatiques doivent se réunir en cours de route. Sans cela, les sources ne pourraient se former et les venues d'eau n'auraient pas l'aspect de sources, mais seraient des horizons humides.

Il nous reste donc à ajouter que la densité du réseau de galeries dans le domaine des eaux souterraines doit être extrêmement variable. Assez grande dans certains graviers, elle dépend évidemment de la nature du terrain contenant la nappe (compacité, cohésion, etc.) et également de la vitesse de déplacement et de la quantité d'eau qui y circule.

Il me faut, en effet, pas tomber dans une erreur plus grave que celle des partisans de l'impossibilité générale et exclusive, en s'imaginant qu'il y a des êtres vivants dans toute l'étendue des niveaux d'eau souterraines. L'expression « nappe phréatique » ne doit pas être prisée à la lettre; les véritables mappes continues sont extrêmement rares et ne peuvent pas être très étendues sous peine d'éboulement des terrains sur-jacents. Il nous semble donc que la représentation la plus logique que nous puissions nous faire des niveaux d'eau souterraines est la suivante :

1. Dans les terrains compacts, un réseau de fissures moyées analogues à celles de la zone d'échange, avec possibilité d'existence de poches d'eau plus importantes et de véritable mappes, du reste peu nombreuses.

2. Dans les terrains meubles, l'eau imprègne toute la masse, mais se trouve localement des conduits plus ou moins vastes et un réseau plus ou moins dense, suffisamment étendu pour un grand nombre de failles.

IV. — Conditions biologiques.

La concurrence vitale et les équilibres biologiques dans le milieu souterrain.

L'opinion des auteurs antérieurs au moins de la plupart d'entre eux, que la concurrence vitale n'existe pas dans le milieu souterrain, est allée rejoindre toutes les théories audacieuses imaginées à l'heure de la biosphéologie.

Ce qui paraît bien exact, c'est que le parasitisme fait moins de victimes dans les grottes que dans le monde épigé. L'absence complète dans les grottes d'Europe de groupes importants de parasites comme, par exemple, les Hyménoptères Ichneumonides, Chalcidides, Proctotrypides, etc., qui jouent un rôle de premier plan dans les équilibres biologiques en dehors des cavernes, doit être prise en considération, mais non pour en conclure qu'il n'y a pas de concurrence vitale dans le domaine souterrain. N'y eût-il pas un seul parasite dans cet habitat, ce qui n'est pas le cas, la lutte pour l'existence n'en sévirait pas moins. Il n'est, en effet, pas possible d'imaginer un milieu où la concurrence ne se manifeste pas, si ce n'est un milieu absolument azoïque. Mais, dès qu'il y a vie, il y a concurrence. Le domaine des cavernes ne fait évidemment pas exception à cette règle; nous n'avons donc pas à démontrer qu'il y a lutte pour l'existence dans cet habitat, mais nous voudrions en rappeler quelques aspects.

On a dit quelquefois que les animaux cavernicoles étaient si bien adaptés à leur milieu que les trogloxènes qui s'y introduisaient étaient voués à une prompte disparition, incapables de résister aux troglobies dans leur habitat. Nous démontrerons que le contraire se produit souvent et que l'introduction de trogloxènes dans une grotte trouble toujours l'équilibre biologique dans la région envahie, même si les conditions physiques n'ont pas été transformées. Certaines espèces supportent cependant très bien cette intrusion; ce sont les carnassiers troglobies pour lesquels ce supplément de nourriture est peut-être, dans certains cas, une excellente aubaine. Mais les petits cavernicoles exclusifs délicats sont incapables de supporter la concurrence de leurs voisins épigés et disparaissent de toutes les régions envahies.

Il est probable, même en mettant à part les facteurs physiques, que les cavernes nous ont conservé certaines formes qui auraient complètement disparu devant un concurrent mieux armé si elles n'avaient eu la chance d'être troglophiles et de ne pas être pourchassées dans le milieu souterrain, impropre à la vie de leur ennemi.

D'autre part, le résultat de nos filtrages des eaux du gravier de la Meuse, à Hermalle-sous-Argenteau, a montré que même entre troglobies et en dehors de tout trogloxène, la lutte existe. Nous avions été surpris de constater que parmi des pompes également riches en individus, le rapport des différentes espèces entre elles était loin d'être le même. Ainsi, certains puits ne nous fournissaient, avec de très nombreux *Niphargus*, que de très rares Entomostracés; là où les *Niphargus* étaient moins nombreux, les Ostracodes et les Copépodes abondaient au contraire.

Les *Niphargus* étant des carnassiers très voraces, les différences observées ci-dessus s'expliquent très bien.

Mais l'intérêt de ces observations augmente si nous ajoutons que les puits du second type sont les seuls où nous avons trouvé de loin en loin un Dendrocoelide; or, on sait que ces Triclades se nourrissent d'Amphipodes; il est clair, dès lors, que c'est la présence de ces Vers qui limite le nombre des *Niphargus*,

favorisant ainsi indirectement le développement des Entomostracés. Où les *Dendrocoelum* n'existent pas ou sont plus rares, les Amphipodes pullulent, au détriment des petits Crustacés inférieurs.

Voilà un exemple très clair d'équilibre biologique dans le milieu souterrain. Tous sont évidemment loin d'être aussi simples; dans le monde terrestre comme dans le monde aquatique des grottes, il doit exister des associations infiniment plus complexes (¹).

Rappelons encore, en terminant ce paragraphe, combien ces équilibres sont faciles à détruire; n'y interviennent normalement qu'un nombre relativement petit d'éléments, toujours les mêmes depuis des époques fort reculées. L'introduction du moindre facteur nouveau est susceptible de bouleverser complètement ces équilibres, comme on a pu s'en rendre compte maintes fois, spécialement dans les cas où l'homme a été l'agent perturbateur.

C. — CONDITIONS D'EXISTENCE AU VOISINAGE DES ISSUES.

Aux points de contact entre le milieu souterrain et le domaine épigé, les conditions d'existence sont évidemment altérées. Si ces perturbations étaient si fortes que les animaux cavernicoles ne puissent plus vivre dans ces endroits, nous n'aurions pas à nous en occuper; nous supprimerions tout simplement ces biotopes comme étrangers à notre sujet. Mais tel n'est pas le cas.

Comme, d'autre part, nous devons souvent nous contenter de chercher aux issues (sources, puits), l'accès des régions plus profondes et plus favorables étant impossible, il est important de bien connaître les conditions que les biotes peuvent y trouver.

Nous avons à considérer ici les entrées de grottes, les chantoirs, les résurgences, les sources et les puits.

1. LES ENTRÉES DE GROTTES.

Il n'est pas facile de délimiter de façon précise jusqu'où s'étend la région d'entrée d'une caverne, c'est-à-dire cette première portion du domaine souterrain dans laquelle les changements météorologiques extérieurs se font encore sentir. Quel que soit le facteur que nous prenions comme base, notre choix ne pourra être qu'arbitraire. Les conditions normales du monde hypogé s'établissent imperceptiblement à mesure que l'on s'enfonce dans une grotte, mais ceci n'a pas lieu d'une manière parallèle pour les trois facteurs essentiels à envisager.

(¹) Le fait que, dans les grottes, nous n'avons jamais observé *N. aquilex aquilex* SCHIÖDTE en compagnie d'autres espèces de ce genre pourrait être interprété comme une conséquence de la concurrence qui confinerait cette espèce délicate dans les petites flaques limoneuses que les autres formes ne colonisent généralement pas.

L'humidité peut déjà être très forte en pleine lumière si la galerie d'entrée est vaste et rectiligne. De plus, ce facteur varie quelquefois d'une manière très considérable à l'entrée d'une même cavité, suivant les saisons. Puisqu'il faut bien fixer les idées, nous choisirons le facteur qui varie le moins dans une même cavité : la luminosité, et nous identifierons avec la région d'entrée la zone éclairée des cavernes.

Or, il se fait que cette zone éclairée correspond précisément à la région colonisée par les trogloxènes des entrées. Cette association est si importante que sa présence, à elle seule, pourrait justifier, dans une certaine mesure, la distinction d'une « zone éclairée ».

Encore une fois, l'étendue de cette région varie considérablement d'une grotte à l'autre. La grotte de Monceau (B. 10), à Esneux, commence par une galerie rectiligne assez vaste; à 70 mètres de l'entrée, on aperçoit encore celle-ci comme un petit point lumineux. Ailleurs, comme au Trou du Renard (B. 15), à Marche, un coude de l'étroite et tortueuse galerie d'entrée intercepte la lumière à quelques mètres de profondeur.

La température est évidemment soumise à toutes les variations extérieures jusqu'à une certaine distance.

L'état hygrométrique de l'air varie considérablement et dépend souvent du calme de l'atmosphère.

L'air est, en effet, souvent agité aux entrées des cavernes. Si le courant d'air souffle du dehors vers l'intérieur, il dessèche complètement la région qu'il balaie et en influence la température. S'il est de sens contraire, il apporte l'humidité jusqu'à l'entrée même et contribue à rapprocher de la moyenne la température qui y règne. En résumé, un courant d'air recule ou rapproche la limite du domaine souterrain.

La zone éclairée des grottes bénéficie de ressources alimentaires très importantes. D'une part, la lumière permet à un certain nombre de plantes vertes et surtout aux mousses et aux fougères de s'y développer. Favorisés par l'humidité, ces végétaux forment parfois d'épais tapis dans les vestibules des cavernes.

D'autre part, de nombreux trogloxènes, appartenant principalement aux Ordres des Diptères, des Lépidoptères et des Trichoptères, s'amassent par centaines aux entrées des cavités, attirés par leur hydrotropisme. Ils sont un des composants, et non le moindre, de l'association pariétale des régions éclairées et constituent la nourriture des carnassiers habituels de cette partie des grottes.

Leur importance décroît très rapidement au fur et à mesure que l'on arrive dans des régions plus sombres et devient pratiquement nulle dans les parties tout à fait obscures du domaine souterrain.

Aux entrées de la plupart des grottes, surtout si elles débutent par une galerie en pente descendante, le vent accumule souvent des feuilles mortes et de menus débris végétaux. Ces tas de détritus, quelquefois considérables, réalisent aux limites du domaine souterrain un habitat spécial, comparable aux accumu-

lations de feuilles des forêts. Ils hébergent des muscicoles et des endogés, mais aussi de véritables cavernicoles.

Les avens, abîmes et, d'une façon générale, toutes les cavités commençant par une portion verticale reçoivent une grande quantité de détritus de toute espèce et trop souvent les charognes d'animaux domestiques dont les gens du voisinage se débarrassent de cette façon, incontestablement fort expéditive, mais presque toujours extrêmement dangereuse, par la pollution qui en résulte de résurgences, hélas ! parfois encore utilisées pour les besoins en eau alimentaire. De nombreux animaux épigés appartenant à tous les groupes y tombent constamment, et tous ceux qui ne sont pas pourvus d'ailes y restent et y meurent.

2. LES CHANTOIRS, LES RÉSURGENCES ET LES SOURCES.

Nous n'avons pas à nous arrêter ici aux points d'engouffrement des cours d'eau, car les conditions de vie à l'extérieur et au chantoir vont, au facteur lumière près, se maintenir ou varier à peine dans toute la partie souterraine de la rivière; nous y reviendrons donc plus loin.

Il en sera de même des résurgences de rivières exogènes; quant aux points de réapparition des cours d'eau endogènes, au point de vue biologique, on peut les considérer comme des sources.

Il ne nous reste donc qu'à dire quelques mots de ces dernières, en fait les seuls points d'émergence naturels de la nappe phréatique.

La température, qui est peut-être le facteur le plus important du domaine aquatique souterrain, ne varie pas brusquement dès que l'eau arrive dans le monde épigé. A partir du point d'émergence, il existe toujours une zone d'importance variable dans laquelle la température restera favorable.

La distance de la source à laquelle la température aura varié d'une manière appréciable, ou, si l'on veut s'exprimer autrement, la vitesse de réchauffement ou de refroidissement dépend, cela va de soi, de la température extérieure, pour une source donnée. Pour une même température extérieure, cette vitesse est fonction du débit, de la rapidité de l'écoulement et de la situation plus ou moins abritée.

Le facteur « lumière » change brusquement et les ressources alimentaires augmentent considérablement dès le point de sortie.

L'apparition brusque de la lumière est évidemment la véritable barrière placée entre les deux mondes, mais il faut remarquer qu'elle tombe pendant la nuit.

Il existe un autre élément très défavorable dans les sources, c'est la présence de la faune épigée.

Voilà, rapidement esquissées, les caractéristiques des sources. Nous verrons plus loin dans quelle mesure ces biotopes restent intéressants pour le biospéologue.

3. LES PUITS.

On confond sous le vocable général « puits » des travaux très différents au point de vue qui nous occupe. Nous les ramènerons à deux types principaux : les puits ouverts et les « puits tubés », dits aussi « puits instantanés ».

Pour obtenir ces derniers, on enfonce dans le sol un tuyau solide et pointu, dont la partie inférieure est percée de nombreux trous. Quand on a atteint la nappe phréatique, on branche sur le tube une pompe à bras ou électrique. Ces opérations ne modifient évidemment en rien les conditions de vie dans les eaux souterraines ; elles ne créent pas un nouvel habitat et il n'y a donc pas lieu d'en parler autrement dans ce chapitre.

Les puits ouverts sont également des sondages dans lesquels la nappe phréatique vient affleurer ; mais ici, les conditions de vie ont été modifiées. Ces collections d'eau ne conviennent pas toujours aux habitants des petits conduits du sous-sol ; ceux que l'on y trouve sont donc des égarés. D'autre part, les espèces ubiquistes peuvent envahir les puits comme elles se répandent dans les bassins des grottes.

Au point de vue des facteurs physiques, il y a très peu de perturbations dans les puits, beaucoup moins que dans les sources.

Quand ils sont assez profonds et surtout s'ils sont recouverts, comme c'est le cas le plus fréquent, par un toit protecteur ou un couvercle hermétique, la lumière n'y parvient pas ou très faiblement ; la température ne s'écarte guère de celle de la nappe souterraine.

Parmi les sources de nourriture, il faut tenir compte de l'apport de menus débris organiques par le vent et la pluie et de la chute de petits animaux terrestres, sans compter ce que les usagers eux-mêmes peuvent y introduire, volontairement ou non.

D. — VARIATIONS DES CONDITIONS D'EXISTENCE.

Les conditions d'existence dans le milieu souterrain, telles que nous venons de les examiner, ne sont nullement aussi constantes qu'on a bien voulu le croire. En réalité, les facteurs météorologiques ne sont probablement à peu près invariables que dans le domaine des fentes ou du moins dans certaines régions de celui-ci ; cette remarque nous porte à croire que la faune des grottes visitables par l'homme nous renseigne imparfaitement sur les habitants des fissures. Aussi calmes que nous paraissent les galeries les plus profondes de la caverne la moins parcourue, elles sont encore soumises à bien plus de causes perturbatrices que l'inaccessible réseau des fentes. Il est donc logique d'admettre que les cavernicoles les plus délicats vivent normalement dans ces dernières et ne se rencontrent qu'accidentellement dans les grandes cavités. L'observation semble, du reste, l'établir, comme nous aurons l'occasion de le montrer dans la suite de ce travail.

Nous avons vu que les rivières souterraines exogènes causent de graves perturbations par leurs crues subites; inondant des régions importantes, elles entraînent tous les biotes qui n'ont pu se mettre rapidement hors d'atteinte, et introduisent une foule d'animaux épigés. Une grande partie de la grotte de Han-sur-Lesse est ainsi envahie presque chaque hiver par les eaux; il en est de même après un violent orage (fig. 6).

Les Chauves-Souris grégaires sont aussi des fauteurs de troubles.

Nous avons étudié ces cas plus haut, ainsi que la bionomie spéciale des régions du domaine souterrain voisines des issues.

Il nous reste à examiner les conséquences de l'intervention de l'homme dans les grottes, d'une part, et les changements qui se produisent au cours des temps dans le monde hypogé, d'autre part.

I. — Conséquences de l'intervention de l'homme.

La plupart du temps, celui qui découvre une grotte y change déjà quelque chose. Les merveilles du monde souterrain, n'en déplaise aux partisans de l'homme « Roi de la création », n'ont pas été faites pour lui. Seul un être immatériel pourrait, avec les habiles Chauves-Souris, glisser dans ces dédales sans y laisser de traces de son passage et sans en altérer la beauté.

Ici, il faut élargir un passage, là briser de fins tubes qui tombent avec un bruit cristallin, ou broyer sous de brutales semelles les bords délicatement ciselés d'un gour. Il existe de ces grottes dans lesquelles la nature s'est si généreusement dépensée qu'il n'est pas possible d'y faire un pas sans leur enlever quelque joyau. La grotte de Rosée, à Engihoul, était de ce nombre.

Quand il s'agit de mettre ces merveilles à la portée du touriste ordinaire, des changements beaucoup plus importants doivent être apportés. La poudre ouvre de nouvelles voies d'accès et élargit les galeries trop étroites; le sol est nivelé; des sentiers sont tracés et soigneusement entretenus. Les endroits dangereux ou réputés tels sont interdits par des garde-corps en bois. On construit des escaliers droits ou tournants, en bois, en béton et en fer. Enfin, un éclairage perfectionné fait scintiller les stalagmites sous un angle minutieusement étudié.

La grotte ainsi aménagée, et pour peu qu'elle acquière une certaine renommée, sera parcourue chaque année par des centaines, voire par des milliers de visiteurs.

Les conséquences de tous ces travaux et de ce trafic sont variées. On pourrait les résumer en disant que les cavernicoles y gagnent un garde-manger toujours bien garni, mais y perdent leur tranquillité.

L'ouverture de nouvelles issues peut créer un courant d'air dans une région très calme auparavant. De ce fait, certaines galeries peuvent aussi se dessécher. Les cavités parcourues par les visiteurs sont éclairées plusieurs heures par jour pendant la bonne saison.

JEANNEL (1926) a montré, d'autre part, où pouvait conduire l'exploitation irraisonnée de cavernes riches en troglobies « bien cotés », par des marchands sans scrupules. Voici le bref tableau qu'il nous fait d'une grotte ainsi traitée et appâtée par un amateur de Coléoptères rares : « les bancs d'argile piétinés et bouleversés, des escargots écrasés répandant une odeur infecte ». Heureusement, il y a peu de chance que de pareils faits se produisent chez nous, les quelques espèces rares qui se trouvent dans nos grottes n'appartenant pas à des groupes « à la mode ».

Les fouilles opérées dans les grottes recélant des niveaux préhistoriques ou des restes de la faune quaternaire ont aussi des conséquences fâcheuses. Le plancher stalagmitique est défoncé, le sol creusé profondément et les dépôts meubles transportés. Les recherches terminées, la caverne présente souvent un aspect chaotique : des tas de pierres se dressent çà et là comme si une partie de la voûte venait de s'effondrer.

II. — L'évolution du domaine souterrain.

Le domaine souterrain n'est pas immuable. Il évolue même d'une manière assez rapide, si nous nous plaçons au point de vue géologique.

Nous n'examinerons ici que les transformations qui se produisent au cours des temps dans les massifs calcaires. Cela ne signifie pas que les autres parties du monde hypogé, les nappes phréatiques des terrains meubles, restent toujours semblables à elles-mêmes, mais il serait téméraire de s'en occuper sans être un géologue spécialisé dans l'étude de ces questions.

Dans les terrains calcaires, le domaine souterrain se présente sous deux aspects : d'une part, les fissures, dont nous ne pouvons pas savoir grand'chose, sinon qu'elles sillonnent les massifs en tous sens, y formant un réseau de menues galeries anastomosées. Ce domaine souterrain un peu mystérieux, presque aussi ancien que le massif lui-même, nous le désignons sous le nom de « domaine des fentes »; d'autre part, nous avons les grandes cavités, désignées sous les noms de grottes, cavernes, avens, abîmes, trous, etc., qui ne sont que des élargissements locaux des fentes primitives. Ces grottes se présentent sous des aspects très variés et l'on peut y distinguer un certain nombre d'habitats. Mais une caverne n'a pas toujours été ce qu'elle est et, en général, ne le restera pas. Ces différents habitats que nous classons aujourd'hui dans l'espace, il est donc possible de les échelonner dans le temps. C'est ce que nous allons tenter de faire.

1. LES FISSURES OU LITHOCLASES.

Sous l'action des mouvements tectoniques de l'écorce terrestre, des pressions diverses que les dépôts sédimentaires ou construits subissent, les roches sont rapidement compartimentées par des cassures d'importance variée, et plus

ou moins régulières. Les fentes, souvent virtuelles à l'origine, parce que les deux parties restent intimement appliquées l'une contre l'autre, mais quelquefois ouvertes en angles dièdres (aux endroits plissés), seront, dans les massifs composés de roches solubles, le point de départ des cavités naturelles, grandes ou petites.

2. CHANTOIRS.

Les premiers stades de la formation d'une grotte échappent à l'observation superficielle. Un ruisseau a établi une partie de son cours sur un sol calcaire. Les eaux s'insinuent lentement dans les fissures au fond de leur lit et corrodent la roche. Petit à petit, elles se fraient ainsi un ou plusieurs passages dans le sous-sol, et bientôt, au travail chimique s'ajoutent des actions mécaniques, l'érosion (frottement de l'eau et des grains en suspension et chocs des cailloux entraînés), qui contribuent à élargir les cavités. Une partie de plus en plus importante du cours d'eau abandonne son lit épigé jusqu'au jour où les pertes deviendront assez considérables pour engloutir complètement le ruisseau. L'ancien lit aérien deviendra alors un « sècheval » qui ne sera plus utilisé qu'à des intervalles de plus en plus longs, lors de crues.

C'est la loi de l'enfoncissement progressif des eaux dans les terrains calcaires.

Cette irruption d'un cours d'eau épigé dans le domaine souterrain a bouleversé complètement les conditions d'existence, jadis si stables, dans la région envahie.

Généralement, les chantoirs sont impénétrables à l'homme; l'eau tourbillonne et s'enfonce lentement dans le sol par un grand nombre de fissures voisines, ou bien les pertes sont échelonnées sur une certaine distance le long du cours épigé et les eaux ne se rassemblent qu'à l'intérieur du massif.

Quelquefois, pourtant, le ruisseau s'engouffre complètement dans un véritable couloir de dimensions très variables, mais qui peut devenir assez vaste pour que l'homme y pénètre jusqu'à une certaine profondeur. C'est le cas pour plusieurs chantoirs du vallon du Sècheval, entre Louveigné et Remouchamps : les chantoirs d'Adseux et de Grandchamps (fig. 4), par exemple, sont accessibles jusqu'à une centaine de mètres de l'entrée en période de basses eaux.

3. LES RÉSERVOIRS SOUTERRAINS.

Ces galeries continuent à s'élargir plus ou moins, selon la résistance à l'érosion et à la corrosion combinées offerte par les roches voisines. Des cavités très vastes peuvent ainsi se créer dans des régions où la roche est particulièrement tendre, tandis que les conduits resteront beaucoup plus modestes en amont et en aval de ces points. Des poches d'eau très importantes existent ainsi dans les massifs calcaires sans que nous nous en doutions. Ce n'est que par hasard, lors du creusement de galeries artificielles, que les travaux ont parfois recoupé une poche de ce genre et que l'existence d'immenses réservoirs sou-

terrains insoupçonnés a été révélée. (Exemple : tunnel de Grange-Moutier en Suisse.)

4. LES RIVIÈRES EXOGÈNES ET LES RÉSURGENCES.

Le plus souvent, cependant, c'est au point de réapparition des eaux souterraines que se forment les cavités assez vastes pour que nous puissions les visiter. Les eaux augmentent en effet de volume à mesure qu'elles s'infiltrent dans le massif, et, de même que les vallées s'élargissent à mesure que l'on s'approche de leur embouchure, la grotte est plus grande au voisinage de la résurgence.

Dans les grottes jeunes arrivées à ce stade, il n'y a que peu ou pas de concrétions; la paroi est souvent nue et creusée de cupules de corrosion; les crues, encore trop fréquentes, ne laissent pas le temps aux cristallisations de se former (fig. 5).

Nous avons montré plus haut quelles étaient les conditions biologiques et écologiques que présentent les cavités de ce genre, et nous aurons encore l'occasion d'y revenir par la suite.

Comme les rivières épigées, les cours d'eau des cavernes tendent vers un profil d'équilibre. D'abord sauvages et torrentiels, ils se calment progressivement en approfondissant leur lit d'aval en amont, jusqu'au moment où, ayant perdu toute force vive, mais les eaux conservant leur pouvoir dissolvant sur le calcaire, ils ne peuvent qu'élargir la galerie plus ou moins régulièrement, au hasard de la résistance des roches rencontrées.

Un abaissement de niveau du thalweg extérieur rendra toute son activité au ruisseau, qui pourra à nouveau creuser son lit.

Ces phénomènes expliquent certaines coupes de galeries observées dans les grottes. On sait que les ruisseaux souterrains empruntent volontiers des diaclases. Tant qu'ils n'ont pas atteint leur profil d'équilibre, ils s'enfoncent rapidement et ouvrent des galeries hautes et étroites dont ils élargiront la base pendant la phase d'équilibre. A la reprise du creusement, une nouvelle fente, profonde et de faible largeur, sera sous-creusée. La galerie aura donc finalement une section haute et étroite présentant à une certaine hauteur un élargissement assez notable. Cette disposition se rencontre fréquemment dans les cavernes; elle est particulièrement typique dans une galerie supérieure du Trou Manto, à Ben-Ahin (B. 6). Toutefois, le creusement ne peut se faire avec une pareille régularité qu'aux endroits où la roche est homogène. La plupart du temps, des différences de composition provoquent des élargissements (salles) et des rétrécissements locaux qui masquent complètement cette structure.

5. LES GROTTES A STALAGMITES.

Lorsque les eaux, même lors des crues, ne remplissent plus entièrement la cavité qu'elles ont creusée, la voûte et les parois peuvent se garnir de dépôts cristallins à la formation desquels nous ne nous arrêterons guère.

D'autre part, un abaissement assez important du niveau du thalweg ne provoque pas nécessairement un surcreusement du lit du ruisseau. Celui-ci peut, comme il l'avait fait dans son lit épigé, atteindre plus rapidement son profil d'équilibre en pénétrant dans les fissures et en abandonnant progressivement sa première galerie.

Par le même mécanisme, il creusera sous celle-ci, à un niveau inférieur, de nouveaux couloirs.

Dans l'étage supérieur, débarrassé de cet agent perturbateur, les conditions vont devenir telles que nous les trouvons dans la plupart de nos grandes cavernes.

Les eaux d'infiltration, qui se sont chargées de calcaire pendant la traversée du massif, abandonnent une partie de celui-ci en s'évaporant lentement dans les grandes cavités. Les gouttes suintent à la voûte, forment les stalactites, et en tombant sur le sol, y construisent lentement des stalagmites. Si deux de ces cônes viennent à se joindre par leur sommet, ils se soudent et s'épaissent en une colonne. Les fissures du plafond se garnissent de draperies; le ruissellement des caux sur les parois les revêt de dépôts parfois très épais affectant le plus souvent l'aspect de tentures ou de cascades pétrifiées. Les bassins endogènes sont presque toujours de véritables cristallisoirs dans les eaux parfaitement calmes desquels s'élaborent lentement les plus purs joyaux des grottes.

A côté de ce processus physico-chimique, le plus général dans la genèse des concrétions, nous devons ajouter que certains organismes inférieurs interviennent parfois, activement ou passivement, dans la formation des stalagmites. Les dépôts de ce type ont une forme particulière et une structure spéciale. Découverts depuis peu de temps, ils sont encore mal connus et certainement bien plus répandus qu'on ne pourrait le croire (voir MAGDEBURG, 1935).

Le calcaire, en se désagrégant, abandonnera de l'argile, dite de décalcification, qui se déposera sur le sol des couloirs.

Les alluvions des grottes peuvent aussi avoir une origine exogène; le ruisseau lui-même a constamment charrié du limon ou du gravier quand il coulait dans la cavité; à sa phase d'équilibre, il y a déposé une partie de ces matériaux. Très souvent aussi, les éléments de remplissage des cavernes proviennent du plateau qui les surmonte et y sont descendus, entraînés par les eaux, par des fissures ou même par de larges cheminées, au pied desquelles on observe fréquemment de véritables cônes de limon mélangé ou non de cailloux roulés. Dans certains cas, des cavités importantes ont même été entièrement comblées de cette façon.

Les eaux d'infiltration s'accumuleront dans les cuvettes du plancher, y formeront des gours, et, si elles sont très abondantes, elles pourront même donner naissance à un petit cours d'eau endogène.

Nous assistons ici à l'apparition de trois biotopes importants du domaine

souterrain : les régions stalagmitées, les bancs d'argile et les bassins et ruisseaux endogènes.

La partie de la grotte abandonnée par les eaux courantes ne se développera plus; au contraire, elle tendra à se combler, les dépôts calcaires l'enveloppant progressivement. Les conditions se rapprochent de ce qu'elles étaient à l'origine, dans les fissures.

6. LES GROTTES SÈCHES.

Les grottes très anciennes, situées très haut par rapport au niveau actuel de la vallée voisine, terminent quelquefois leur évolution tout autrement, lorsqu'elles sont situées dans des massifs très fissurés. Les eaux d'infiltration traversent sans aucune difficulté ces régions supérieures et n'y séjournent pas (massifs-éponges). Les cavités qui y existent sont parfois remarquablement sèches : les concrétions prennent une teinte d'un gris terne et s'effritent; le limon devient pulvérulent. La caverne ne retrouvera un peu de sa beauté passée qu'à de très rares occasions, après les fortes pluies, mais ces périodes seront de plus en plus distantes et courtes. La vieille cavité demeurera inchangée jusqu'au jour où sa voûte, amincie par l'érosion, s'écroulera et la comblera.

7. ASPECT DES GROTTES.

L'allure d'une caverne ne dépend pas uniquement de son âge, mais également de la direction et de l'inclinaison des bancs calcaires, de l'importance du massif où elle est creusée et aussi de la nature de la roche.

Ainsi, pour n'envisager que ce dernier cas, on sait que les calcaires de différentes époques et de différentes formations ne se laissent pas tous attaquer de la même façon. Leur compacité, leur homogénéité et surtout le fait qu'ils sont plus ou moins fissurés facilitent ou retardent le travail des eaux et influencent considérablement l'allure générale des cavités qui s'y développeront.

Par exemple, presque toutes les grottes belges, creusées dans le calcaire frasnien, que nous avons visitées, sont très irrégulières et très tortueuses; elles sont surtout constituées d'un labyrinthe de boyaux sinuieux et accidentés à parois profondément et irrégulièrement corrodées. La voûte y est instable et les éboulements y sont fréquents. L'humidité apparente est souvent très variable, suivant l'époque, dans ces cavités.

Il est clair que la coupe d'une galerie dépend pour une bonne part de celle de la fissure originelle. Les cavités creusées suivant une diaclase auront surtout un grand développement en hauteur et seront relativement étroites, tandis que celles qui résultent de l'agrandissement d'un joint de stratification auront une section large et surbaissée.

E. — HABITATS VOISINS.

Il existe un certain nombre d'habitats, hypogés ou non, qui ont avec le domaine cavernicole de grandes ressemblances.

1. LE MILIEU ENDOGÉ.

Celui de ces habitats qui offre le plus d'analogies avec les grottes est sans doute le milieu endogé. On désigne sous ce nom le réseau de fissures sillonnant l'argile dans la zone de pénétration des racines. Les conditions météorologiques y sont les mêmes que dans les cavernes. Néanmoins, les conduits sont toujours très petits; aussi les animaux endogés sont-ils souvent aplatis. Malgré les ressemblances entre le milieu endogé et les cavernes, particulièrement le domaine des fentes, des considérations surtout biologiques, que nous examinerons plus loin, s'opposent à leur fusion complète.

2. LES MILIEUX HUMICOLE ET MUSCICOLE.

Avec l'humus et les mousses, habitats de plus en plus superficiels, les conditions physiques, tout en étant voisines de celles des grottes, deviennent plus variables. D'autre part, le facteur « nourriture » prend une importance plus grande dans la bionomie de ces milieux et la spécialisation alimentaire donnera une phisionomie particulière à une partie de leur population.

3. LE MILIEU DES TERRIERS ET DES NIDS.

Mais cette spécialisation se manifeste surtout dans le domaine, assez malencontreusement nommé « microcavernicole », qui comprend les terriers et les nids des animaux fouisseurs. De plus, la plupart des terriers sont très superficiels, de sorte que les conditions physiques, ici aussi, peuvent être fortement influencées par les variations extérieures.

Le fait que tous ces habitats sont en général fort humides et obscurs permet cependant de compter sur une certaine analogie au point de vue faunistique. C'est ce que nous verrons dans un chapitre ultérieur.

RESUME.

Le milieu normal de la faune cavernicole, celui qui présente les conditions de vie optimales, c'est le domaine terrestre et aquatique des fentes, mais il est inaccessible. Nous ne pouvons prendre une connaissance imparfaite de sa faune qu'en étudiant ce domaine à sa frontière avec le monde épigé, c'est-à-dire dans les sources, ou en profitant en quelque sorte de sondages naturels (grottes) ou artificiels (puits) qui s'y enfoncent plus ou moins profondément.

Un seul mode de sondage ne modifie pas les conditions de vie du milieu souterrain et peut donc nous renseigner fidèlement sur la composition de la faune phréatique : c'est le puits « tubé ».

Tous les autres modes, par le fait qu'ils créent une communication plus large entre les deux mondes, troublent plus ou moins l'équilibre physique et biologique du monde hypogé. Ces perturbations ne sont pas suffisantes pour que les endroits que nous pouvons explorer soient absolument proscrits à la majorité des animaux cavernicoles. Nous avons la conviction, au contraire, que, sauf dans certains cas extrêmes signalés antérieurement, la plupart des biotes peuvent s'en contenter. Une bonne raison qui peut les attirer dans les lieux où nous les trouvons, c'est l'abondance de la nourriture.

Mais il est bon de se pénétrer de cette idée : nous n'observons généralement pas les cavernicoles chez eux, mais dans une série d'habitats présentant, plus ou moins altérées, les conditions idéales qui règnent dans les fissures.

Les conditions d'existence ne restent pas semblables à elles-mêmes dans une grotte ; elles varient selon le stade d'évolution de la cavité.

Les milieux endogé, humicole, muscicole et des terriers présentent certaines analogies avec les grottes, mais ne font pas partie du domaine cavernicole.

CHAPITRE III.

Le domaine souterrain de la Belgique.

L'étude du domaine souterrain de notre pays au point de vue biologique est encore loin d'être terminée. En dehors des cavernes dont nous avons visité une bonne partie, les recherches dans les nappes phréatiques sont à peine commencées. Jusqu'à présent, nous n'avons guère pu explorer d'une manière suivie que la nappe du gravier de la Meuse, à Hermalle-sous-Argenteau, et, occasionnellement, quelques réservoirs, captages et sources.

C'est donc surtout de nos cavernes que nous allons nous occuper. Comme, d'autre part, nous avons donné dans nos deux premières séries de grottes visitées. — LERUTH, 1933 et 1935 a (Ex. biol., XIV et XXI) — des renseignements aussi complets que possible sur les 40 premières stations examinées, nous nous bornerons à rassembler ici, en les résumant, les observations rapportées dans nos travaux antérieurs.

Au point de vue spéléologique, la Belgique est certainement une région favorisée. La partie haute du pays comporte, en effet, d'importants massifs calcaires, et, dans certains d'entre eux, les phénomènes spéléologiques se sont produits avec une telle intensité, d'un autre côté, ils ont été si bien mis en lumière par les magnifiques travaux de VAN DEN BROECK, de MARTEL et de RAHIR, que nous pouvons dire sans exagération que ces régions sont devenues classiques pour les spéo-

logistes et les hydrologues, par exemple, le Vallon des Chantoirs, entre Louveigné et Remouchamps, et la région de Jemelle-Rochefort-Han-sur-Lesse.

Quant à nos beautés souterraines, elles sont célèbres dans le monde entier. La grotte de Han-sur-Lesse, qui était considérée par les auteurs de « Cavernes et Rivières souterraines de Belgique » comme une des dix plus longues cavernes du monde, jouit d'une réputation absolument méritée pour la richesse de ses cristallisations, l'écrasante majesté de ses salles et particulièrement de l'immense « Dôme » : « une montagne dans une montagne », selon l'expression si juste de RAMIR, et la poésie de la navigation qui ramène le visiteur à la lumière du jour.

Les grottes de Remouchamps, de Rochefort, de Comblain-au-Pont et de Dinant ont chacune leur charme et l'on ne peut se lasser de les admirer. Même celles que nous avons vues et revues pour les besoins de nos recherches, nous arrachaient, à chaque visite, de nouveaux cris d'admiration.

Pour ceux qui ne craignent pas les fatigues et les dangers d'une visite sans guide dans une cavité non aménagée, notre sous-sol offre encore bien d'autres merveilles à peu près ignorées.

Il reste encore de jolis coins dans la grotte Sainte-Anne, à Tilff-sur-Ourthe, et dans le Trou Manto, à Ben-Ahin, pour celui qui veut se donner la peine de les découvrir, bien que le vandalisme en ait fait disparaître à peu près tout ce qui était accessible.

Mieux protégées, l'une par les grilles d'une propriété privée, l'autre par son entrée insignifiante et peu engageante, la grotte de Brialmont, à Tilff (B. 34), et la grotte Nys, à Aisne (B. 31), ont conservé dans toute leur pureté les joyaux que le temps et le patient travail des eaux y ont accumulés.

Nos deux premières listes de grottes visitées énumèrent 40 cavernes dont 38 sont situées en Belgique. Il faut y ajouter 10 cavernes qui seront décrites dans notre troisième liste en préparation, ce qui porte à 48 le nombre des cavités belges dont nous avons étudié la faune. En tenant compte du fait que de nombreuses stations ont été explorées à plusieurs reprises, c'est donc sur un total d'une centaine d'explorations qu'est basé notre travail.

A. — GEOGRAPHIE ET TOPOGRAPHIE.

Notre pays est trop petit pour qu'une division de notre domaine cavernicole d'après les régions naturelles et surtout d'après les provinces puisse avoir quelque intérêt. C'est uniquement pour faciliter à ceux qui utiliseront ce travail la localisation des stations citées que nous les grouperons, par provinces d'abord, par vallées ensuite.

Les grottes naturelles que nous avons étudiées sont toutes situées dans les provinces de Liège, de Namur et de Luxembourg. Le Limbourg belge et le Limbourg hollandais ne possèdent que des cavités artificielles.

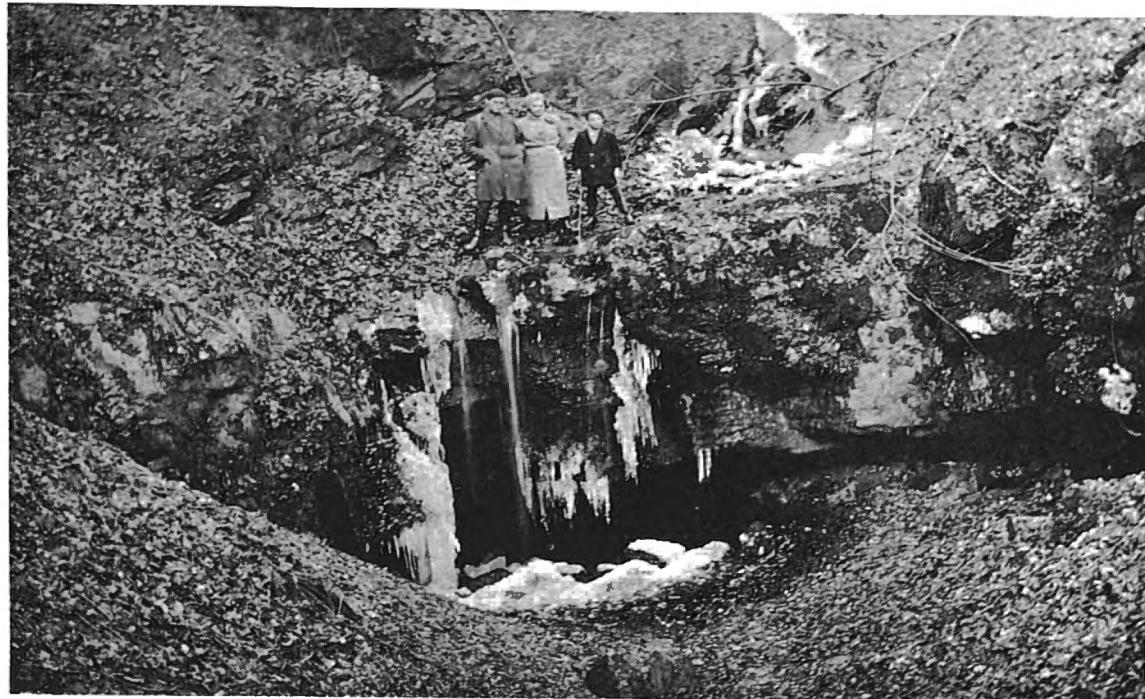


FIG. 4. — Fond de la dépression du « Chantoir » de Grandchamps,
près d'Adseux (Sècheval), décembre 1932.

Cliché J. Damblon.

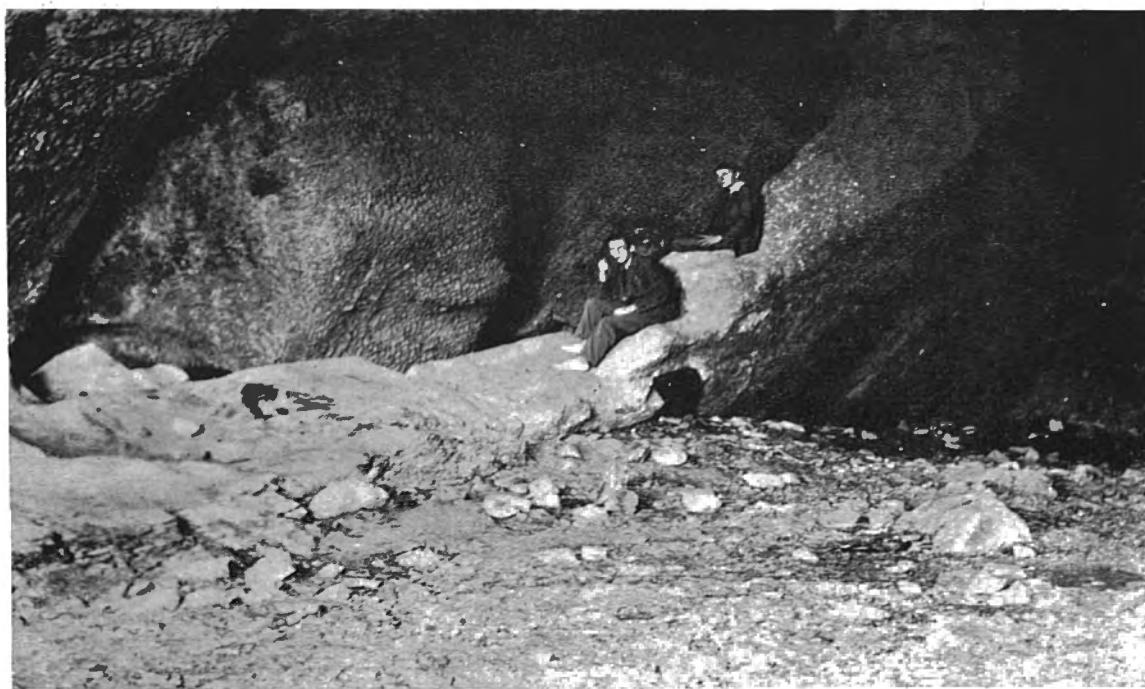


FIG. 5. — *Région éclairée.* — Salle d'entrée du Trou de Nou-Molin (B. 17),
à Rochefort, montrant les parois creusées de cupules de corrosion.

Cliché R. Leruth.

R. LERUTH. — La biologie du domaine souterrain.

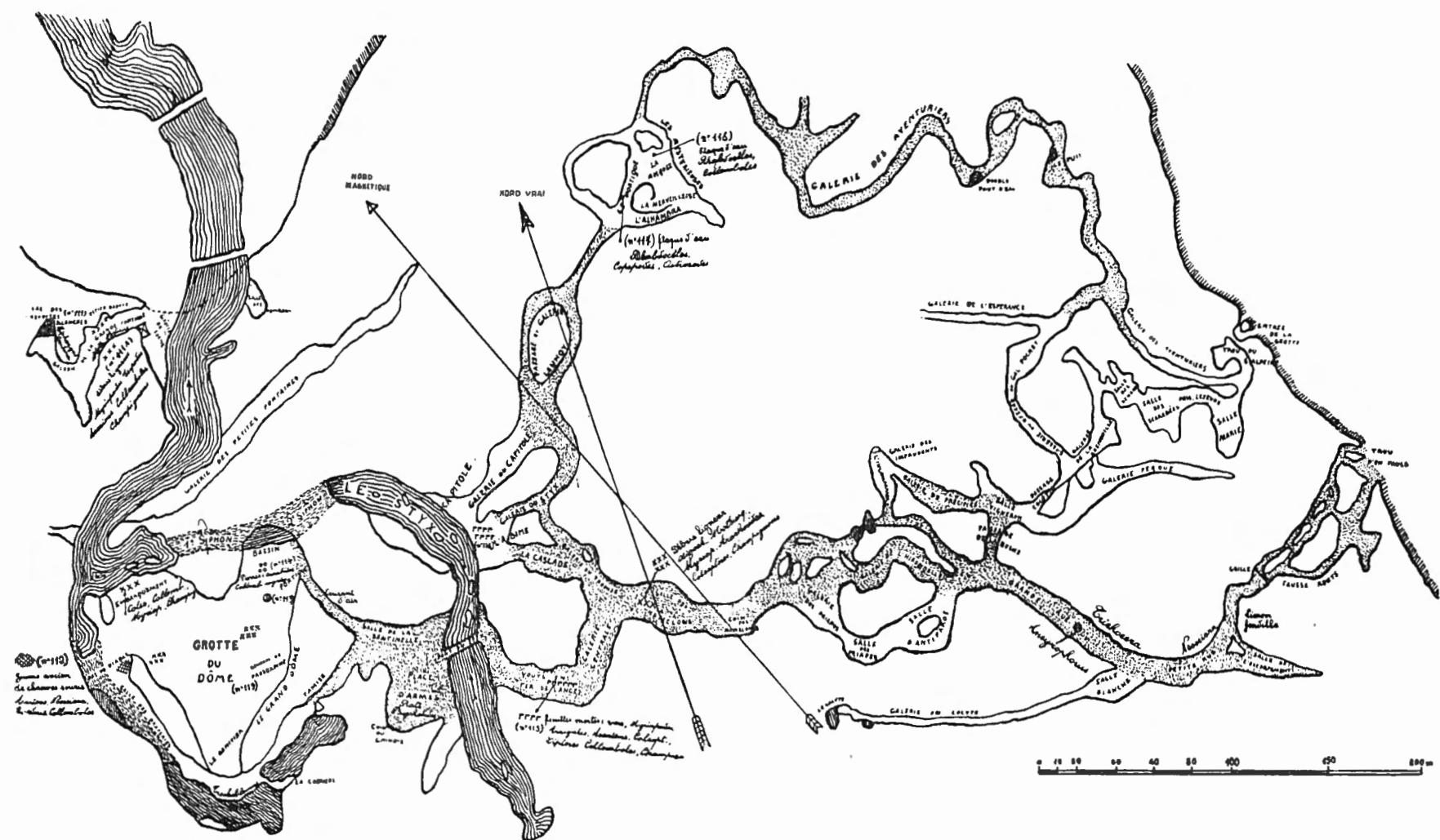


FIG. 6. — Plan de la Grotte de Han-sur-Lesse (B. 38). — Les régions périodiquement inondées sont marquées par un pointillé

(d'après VAN DEN BROECK, MARTEL et RAHIR, 1910; les indications biologiques à la suite de nos recherches des 3 et 5 octobre 1933).

Il existe également quelques cavernes naturelles dans le Hainaut et d'anciennes carrières souterraines dans le Brabant, mais nous ne les avons pas encore explorées.

Nos deux premières « listes de grottes visitées » (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV et 1935a, Ex. biol., XXI) comptent 40 cavités. Dix stations, explorées plus récemment, marquées d'un astérisque dans l'énumération qui suit, feront l'objet d'un travail actuellement en préparation.

PROVINCE DE NAMUR.

Vallée de l'Eau Noire (Viroin) :

- *Pétigny : grotte de l'Adugeoir (B. 46).
- *Ibidem : petite grotte préhistorique au-dessus du village (B. 47).

Vallée de la Meuse :

- *Falmignoul, ravin du Colèbi : grotte de Falmignoul (B. 42).

Vallée de la Lomme (Lesse) :

- Rochefort : grotte de Pré-au-Tonneau (B. 37). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 52.)
- Ibidem : Trou du Nou-Molin (B. 17). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 14; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 28.)
- Ibidem : grotte en pente (B. 18). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 14; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 29.)
- Ibidem : grotte Poubelle (B. 19). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 15; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 31.)
- Ibidem, Le Gerny : grotte de Tridaine (B. 20). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 15; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 31.)

Vallée de la Lesse :

- Grotte de Han-sur-Lesse (B. 38). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 54.)

Vallée de la Meuse :

- *Dinant : grotte « La Merveilleuse » (B. 41).
- Petit-Godinne : grotte inférieure de Chauvaux (B. 40). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 62.)
- Tailfer-Lustin : grotte Alexandre (B. 39). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 60.)

PROVINCE DE LUXEMBOURG.

Vallée de l'Eau d'Heure (Ourthe), Marche-en-Famenne et environs :

- *Heure, Sinsin : Trou des Nutons (B. 49).
- Marche-en-Famenne : abîme ou « Trôti aux Fosses » (B. 16). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 13; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 31.)
- Ibidem : Trou du Renard (B. 15). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 13; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 26.)
- Ibidem : Trou des Nutons (B. 32). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 43.)

Vallée de l'Ourthe :

Hotton, Ménil-Favay : Trou du Blaireau (B. 14). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 12; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 25.)
 *Barvaux : grotte de Bohon (B. 43).

Vallée de l'Aisne (Ourthe) :

Aisne-Heydt-lez-Bomal : grotte de Hohière (B. 21). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 15; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 32.)
 Ibidem : grotte Nys (B. 31). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 41.)
 Ibidem : Trou sans Nom (B. 30). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 40.)

Vallée de l'Ourthe :

Tohogne, Verlaine-lez-Sy : Trou des Nutons (B. 11). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 11; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 24.)

PROVINCE DE LIÉGE.**Vallée de la Meuse :**

Ben-Ahin, ravin de Solières : Trou Manto (B. 6). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 8; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 18.)
 Grotte de Clermont-sous-Huy (B. 33). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 44.)
 Ehein : grande caverne d'Engihoul (B. 5). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 7; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 16.)
 Ivoz-Ramet, Ramioul : Trou du Diable (B. 3). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 6; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 15.)
 Ibidem : grotte Laminoir (B. 4). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 7; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 15.)
 Ibidem : caverne aux Végétations (B. 2). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 5; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 13.)

Vallée de l'Ourthe :

Vieuxville, Logne-lez-Sy : grotte-derrière-chez-Verdin (B. 13). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 12; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 25.)
 Ibidem : Trou du Renard (B. 12). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 12; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 25.)

Vallée de l'Amblève (Ourthe) :

Grotte de Remouchamps (B. 35). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 46.)

Vallée de l'Ourthe :

Comblain-au-Pont : abîme (B. 27). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 38.)
 *Ibidem : grotte Steinlein (B. 45).
 Esneux, massif de Beauregard : grotte de Monceau (B. 10). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 10; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 22.)
 Tilff-sur-Ourthe : grotte de Brialmont (B. 34). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 45.)
 Ibidem : grotte Sainte-Anne (B. 25). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 34.)

Vallée de la Vesdre :

Andrimont-lez-Verviers : Trou des Sottais (B. 29). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 39.)

Grotte de Flaire-lez-Nessonvaux (B. 9). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 10; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 22.)

Forêt : grande grotte de Fond-de-Forêt, gauche (B. 7) et droite (B. 8). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 9; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 20.)

LIMBOURG BELGE.**Vallée de la Meuse :**

*Lanaye : grotte du Pylône 136 (B. 48).

Ibidem : grotte supérieure (B. 23). (LERUTH, 1933, Ex. biol., XIV, p. 5; 1935a, Ex. biol., XXI, p. 33.)

Ibidem : grotte inférieure (B. 24). (LERUTH, idem.)

Petit-Lanaye : ancienne champignonnière (B. 22). (LERUTH, idem.)

Ibidem : grotte carrière (B. 1). (LERUTH, idem.)

Ibidem : grotte carrière du château (B. 36). (LERUTH, 1935a, Ex. biol., XXI, p. 51.)

*Petit-Lanaye et Sint-Pieter, près Maastricht : grotte de Castert (B. H. 50); de part et d'autre de la frontière hollando-belge.

Vallée de la Herck (Démer) :

*Vechmael-lez-Oreye : grottes d'Henisdael (B. 44).

LIMBOURG HOLLANDAIS.**Vallée de la Meuse :**

*B. H. 50 (voir plus haut).

B. — GÉOLOGIE.

Nous ne croyons pas inutile de donner un aperçu très succinct de la géologie des terrains calcaires de la Belgique.

Les régions calcaires de notre pays sont disposées en deux grands bassins :

Le plus important, méridional, est le bassin de Dinant.

L'autre, au Nord, est le bassin de Namur.

En Belgique, toutes les cavités naturelles sont creusées dans les calcaires de l'époque primaire. Il existe bien des cours d'eau souterrains dans nos massifs de craie d'âge secondaire, mais dans aucun cas, à notre connaissance, ils n'ont creusé de galeries assez vastes pour être accessibles à l'homme.

Nos calcaires primaires appartiennent au Dévonien et au Carboniférien.

Dans le Dévonien, ils constituent partiellement les trois étages : Frasnien, Couvinien et Givétien; dans le Carboniférien, ils sont représentés par le Tournaisien et le Viséen.

Ce sont surtout le Givétien, d'une part, et le Viséen supérieur, d'autre part, qui présentent les caractères les plus favorables au développement des phénomènes spéléologiques; composés de calcaire très pur, ils sont, en effet, facilement dissous par les eaux; aussi, est-ce dans les massifs appartenant à ces deux étages que se rencontrent la plupart et les plus importantes de nos cavernes : citons simplement les grottes de Han-sur-Lesse (B. 38), de Rochefort et de Remouchamps (B. 35), dans le Givétien, et celles de Comblain-au-Pont (B. 27), d'Engihoul (B. 5) et de Dinant (B. 41), dans le Viséen.

Le calcaire frasnien, qui est un calcaire construit et de composition beaucoup plus hétérogène, se prête, au contraire, très mal au creusement des cavernes. On y trouve pourtant, par suite de dispositions locales très spéciales, des cavités atteignant parfois un certain développement, comme la grotte de Clermont-sous-Huy (B. 33); mais, ainsi que nous avons eu l'occasion de l'expliquer plus haut (p. 43), elles présentent toujours un aspect très particulier.

Quant au Tournaisien, ainsi qu'en général le Viséen inférieur, la circulation des eaux y est beaucoup moins active, et nous n'y connaissons pas de véritables cavernes.

C. — CLASSIFICATION ECOLOGIQUE DES GROTTES BELGES.

Comme nous l'avons déjà dit, une grotte ne comporte généralement pas un seul type d'habitat; il ne faut donc pas s'étonner de trouver la même caverne citée sous différentes rubriques.

1. CHANTOIRS ET GROTTES-GOULES.

Les chantoirs proprement dits n'offrent aucun intérêt pour le biospéologue. Certaines cavités que nous avons visitées présentent pourtant ce caractère, mais temporairement seulement, par exemple le trou du Noû-Molin (B. 17), à Rochefort, qui n'est envahi par les eaux qu'à la suite des fortes crues.

2. RIVIÈRES SOUTERRAINES EXOGÈNES.

De nombreuses grottes de notre liste sont parcourues par des eaux d'origine épigée : l'abîme de Marche (B. 16), le trou du Noû-Molin (B. 17), la grotte Sainte-Anne (B. 25), la grotte de Remouchamps (B. 35), la grotte de Pré-au-Tonneau (B. 37) (temporairement), la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38), la grotte de Bohon (B. 43), la grotte de l'Adugeoir à Pétigny (B. 46).

Les caractères propres à ces cours d'eau sont considérablement atténués dans la grotte de Remouchamps (B. 35) et surtout dans la grotte Sainte-Anne (B. 25). Dans ce dernier cas, le chantoir est si voisin de la source que le faible parcours du ruisseau à l'air libre est insuffisant pour l'influencer beaucoup. Aussi, la tempé-

rature des eaux de la grotte Sainte-Anne, tout en oscillant quelque peu autour de la moyenne annuelle, ne paraît-elle pas s'en écarter beaucoup.

3. LES ANCIENS LITS DE RIVIÈRES SOUTERRAINES.

Pierreux : trou du Nou-Molin (B. 17), à Rochefort, une partie de la grotte Sainte-Anne, à Tilff (B. 25), grotte de Pré-au-Tonneau (B. 37).

Limoneux : grotte de Monceau, à Esneux (B. 10).

4. GROTTES A RÉGIONS PÉRIODIQUEMENT INONDÉES.

La plus typique de nos grottes à inondations périodiques est la grotte de Han-sur-Lesse.

Presque chaque hiver, une partie importante de cette grande caverne est envahie par les eaux du « Styx », nom de la portion souterraine de la Lesse. Non seulement la rivière gonfle et inonde les salles voisines, mais les eaux pénètrent dans la cavité par d'anciennes issues aujourd'hui abandonnées en régime normal et qui s'échelonnent le long d'un « sècheval » réutilisé par la Lesse lors des crues.

Toutes ces eaux se réunissent dans les régions basses de la grotte.

Sur le plan que nous reproduisons ici (fig. 6), les galeries inondées sont ponctuées.

5. LES RUISSEAUX ET BASSINS ENDOGÈNES.

Les cours d'eau franchement endogènes, uniquement formés par les eaux d'infiltration, sont peu fréquents dans les grottes que nous avons explorées.

Il existe un petit ruisseau temporaire dans la grotte de Monceau (B. 10), qui nous semble bien avoir cette origine. Il est possible qu'il en soit de même des ruisseaux plus importants de la grotte de Tridaine (B. 20) à Rochefort et de la grotte « Alexandre » à Tailfer (B. 39).

Les bassins ou flaques d'eau alimentés par les eaux d'infiltration sont évidemment bien plus répandus. Nous n'en signalerons que quelques exemples.

Comme bassins stalagmités, citons les « gours » de la grotte de Remouchamps (B. 35), malheureusement à sec pendant plusieurs mois chaque année; ceux de la grotte Nys (B. 31), à Aisne, assez grands et d'une rare beauté; la « Grande Fontaine » de la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38); le petit lac de l'étage supérieur de la grotte Sainte-Anne (B. 25), etc.

Parmi les bassins à parois limoneuses dont nous aurons à nous occuper plus loin, mentionnons tout spécialement la cuvette de la région inférieure de la grande caverne d'Engihoul (B. 5).

Les petites flaques d'eau sur le sol ou dans les creux des stalagmites ne doivent pas être négligées, car dans les grottes dépourvues d'eau courante, elles sont souvent les seuls endroits où l'on puisse rechercher la faune aquatique; de

plus, nous montrerons plus loin que certains troglobies délicats préfèrent généralement ces flaques, même très petites, aux bassins plus importants.

6. LES GROTTES A STALAGMITES.

Rares sont les cavernes qui ne possèdent pas quelques concrétions; il en existe pourtant d'assez grandes, comme la grotte de Monceau (B. 10), à Esneux, qui en sont à peu près complètement dépourvues. Les stalagmites sont, en général, peu développées dans nos grottes creusées dans le calcaire frasnien.

Nos grottes à concrétions les plus caractéristiques sont celles de Han-sur-Lesse (B. 38), — particulièrement la région dite «Les Mystérieuses», — de Remouchamps (B. 35), et de Rochefort, et, de dimensions plus modestes : la grotte de Brialmont (B. 34), à Tilff, et la grotte Nys (B. 31), à Aisne.

7. LES GROTTES A NAPPES LIMONEUSES.

Cet habitat n'est vraiment intéressant pour le biologiste que s'il est situé dans une région reculée et très calme des grottes, comme c'est le cas pour la région inférieure de la grande caverne d'Engihoul (B. 5) : le sol et souvent même une partie des parois y sont recouverts d'une argile à grains très fins, extrêmement adhérente. L'humidité y est très forte, et des flaques d'eau peu profondes mais fort étendues couvrent le sol par endroits. Les empreintes des coudes et des genoux des visiteurs se conservent intactes pendant très longtemps ou se remplissent d'eau.

Le Trou du Diable (B. 3), à Ramioul; le fond de la grotte d'Andrimont (B. 29), près de Verviers; la grotte de Falmignoul (B. 42), dans le ravin du Colébi, près de Waulsort, et le Trou des Nutons, à Sinsin (B. 49), offrent encore de bons exemples de grottes colmatées par le limon. Ces régions limoneuses sont souvent parfaitement horizontales, ou bien le sol est bombé dans l'axe des galeries et au milieu des salles et se dérobe quelque peu au voisinage des parois. Dans la seconde cavité citée plus haut (B. 29), la région limoneuse est en pente très forte, car il s'agit d'un ancien éboulis d'alluvions descendues du plateau par des cheminées.

8. LES GROTTES SÈCHES.

Nous n'avons visité que deux cavernes présentant ce caractère : le Trou du Renard (B. 12), à Logne, et la grotte de Flaire-lez-Nessonvaux (B. 9).

9. LES GROTTES ARTIFICIELLES.

Toutes les cavités artificielles que nous avons visitées appartiennent au même type: ce sont d'anciennes carrières souterraines creusées dans des terrains crayeux (tuffeau de Maastricht) d'âge sénonien. La plupart sont situées dans le Sud du

Limbourg belge, aux environs de Lanaye et de Canne : ce sont les numéros : B. 1, B. 22, B. 23, B. 24, B. 36, B. 48 et B. H. 50 de notre liste.

On retrouve toutefois des carrières de ce genre dans d'autres régions : nous en avons visité une à Vechmael, près d'Oreye (B. 44).

Ces cavités se ressemblent beaucoup : elles sont généralement très vastes, composées de galeries rectilignes se coupant à angle droit, formant un labyrinthe inextricable dans lequel il ne faut s'engager qu'avec un bon guide ; à défaut de ce dernier, la plus grande prudence s'impose.

Les conditions météorologiques y sont les mêmes que dans nos grottes naturelles. L'humidité de l'air est également très élevée, mais, à la différence de ce qui a lieu dans nos cavités naturelles, on n'y voit pas l'eau ruisselant partout sur les parois et le sol n'est jamais boueux, à moins que la caverne ne soit en pente descendante et ne puisse être envahie par les eaux de pluie. Contrairement au calcaire, la craie est, en effet, perméable en petit, ce qui explique aussi que le réseau de fentes est sensiblement moins développé dans ces terrains et que les cavités naturelles y sont rares. Mentionnons, toutefois, sans nous y arrêter, les curieuses cavités verticales connues sous le nom d'« orgues géologiques », toutes comblées par un conglomérat de cailloux roulés unis par un ciment.

10. LES GROTTES A GUANO.

Le guano de Chauves-Souris est rare chez nous et, même dans les quelques cavités où nous en avons observé, il n'existe pas en quantité suffisante pour transformer complètement les conditions du milieu et inspirer un tableau comme en a brossé JEANNEL des grottes à guano de France.

Cette réserve faite, nous avons rencontré du guano de Chauves-Souris dans l'abîme de Comblain-au-Pont (B. 27), dans la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38), (au lieu dit « Pas du Diable ») et dans une cavité artificielle du Limbourg : la grotte de Castert (B. H. 50).

Parmi les cavernes fréquentées par d'autres Mammifères, nous citerons seulement le Trou du Renard (B. 15), à Marche-en-Famenne, et le Trou du Blaireau (B. 14), à Ménil-Favay, toutes deux habitées par des Blaireaux.

11. LES GROTTES AMÉNAGÉES.

Voici les grottes aménagées pour les touristes que nous avons étudiées :

La grotte de Han-sur-Lesse (B. 38) : la moitié seulement de cette immense caverne est montrée aux visiteurs ; des régions importantes ne sont donc parcourues qu'assez rarement ; les principales de ces zones privilégiées — à notre point de vue, s'entend — sont : l'ancienne galerie d'entrée, depuis le Trou d'En-Faule jusqu'à la « Grande Rue » inclusivement, et ses dépendances, dont l'étroite galerie du Cocyté ; toute cette partie de la caverne n'est plus visitée depuis que

L'entrée des touristes se fait par le Trou du Salpêtre; la longue galerie des Aventuriers qui réunit « Les Mystérieuses » à un couloir très voisin de l'entrée actuelle, avec une bifurcation (galerie Pochet) aboutissant à la « galerie de la Grenouille »; la « galerie de la Grande Fontaine » et la « galerie des Petites Fontaines », toutes proches de la sortie de la grotte.

La grotte de Remouchamps (B. 35) : presque toute la grotte est parcourue par les visiteurs, en dehors de quelques couloirs latéraux assez insignifiants, se terminant en cul-de-sac; le plus intéressant est la galerie Pactole, aboutissant au lac du même nom.

L'abîme de Comblain-au-Pont (B. 27), complètement visité, sauf une petite région comprenant la salle de l'Arsenal et une galerie richement cristallisée, conduisant à un gour magnifique et assez profond.

La grotte « La Merveilleuse » (B. 41), à Dinant, à peu près complètement parcourue.

L'aménagement n'a évidemment pas été conçu de la même façon dans ces cavernes : sans entrer dans les détails, disons seulement que le bois a été surtout utilisé dans les deux premières, tandis que le béton intervient presque exclusivement dans les deux autres. Cette remarque a une certaine importance au point de vue écologique.

DEUXIÈME PARTIE

LA FAUNE CAVERNICOLE

En abordant la partie biologique de ce travail, nous voudrions attirer l'attention sur un point important : l'expression « faune cavernicole » englobe tous les animaux vivant dans les différentes parties du milieu souterrain tel qu'il a été défini plus haut. Ce serait une grossière erreur de croire, comme l'ont fait les premiers biospéologistes, que cette communauté d'habitat implique nécessairement une grande homogénéité de la faune qui s'y trouve. Rien n'est plus faux.

En réalité, on devrait plutôt parler des « faunes cavernicoles », car il existe dans les grottes des éléments n'ayant absolument rien de commun entre eux, hormis l'habitat.

Ils diffèrent par leur biologie, par leur âge en tant que cavernicoles, par leur origine, par leurs réactions vis-à-vis du milieu, par les raisons de leur présence dans les grottes.

Comment comparer entre eux, par exemple, un groupe quelconque de troglobies, les guanobies des cavernes et les trogloxènes de l'association pariétale ?

Nous n'insisterons pas sur cette question; d'autres l'ont examinée avant nous. Mais cette hétérogénéité une fois admise, et personne à présent ne songera plus à la nier, on ne peut songer à appliquer les mêmes lois à l'ensemble des animaux des cavernes.

Notre premier souci doit donc être de débrouiller les différents éléments dont cette faune se compose, de façon à obtenir des groupes relativement homogènes au sein desquels certaines généralisations soient permises. Ceci n'exclut pas que nous puissions rassembler deux ou plusieurs de ces catégories pour l'examen de quelques problèmes.

LA FAUNE TERRESTRE ET LA FAUNE AQUATIQUE

Sans doute il paraîtra naturel à un zoologiste peu familiarisé avec l'étude de la faune cavernicole que nous fassions dès le début la séparation entre les habitants des eaux et ceux de la terre ferme. Ce n'est, cependant, pas la coutume chez les biospéologistes de commencer par cette distinction. Ils ont pour cela des raisons assez plausibles; la principale est qu'en fait, il n'existe pas de barrière absolue entre les deux habitats.

Dans les grottes, grâce à l'humidité très forte, les animaux aquatiques sortent fréquemment de leur milieu et viennent se mêler à la population terrestre.

D'autre part, beaucoup de troglobies terrestres ne sont pas incommodés par un séjour prolongé dans l'élément liquide.

Voici, prises au hasard dans la bibliographie, quelques observations qui le prouvent :

On a vu très souvent des Crustacés aquatiques vivant hors de l'eau dans les grottes.

Fréquemment, des *Niphargus* (Amphipodes) rampent sur l'argile humide ou même sur les concrétions mouillées; grâce à cela, il leur est possible d'atteindre des bassins très isolés ou même de petites flaques temporaires.

Cavelti (1920) a observé *Moraria varica* Gr. (Copépode) en nombre sur des sacs détrempés enveloppant des charognes, dans une grotte de Suisse.

Nous avons également signalé (LERUTH, 1934b, Ex. Biol., XVIII) la capture de *Cyclops* (*Diacyclops*) *languidoides clandestinus* Kiefer (Copépode) dans un champignon éloigné de toute eau, dans la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38).

Plus récemment, nous avons pris *Bryocamptus* (s. str.) *typhlops* Mrazek (Copépode) dans un tas de feuilles mortes, à l'entrée de la grotte de Tridaine (B. 20), à Rochefort.

D'autre part, des Coléoptères des genres *Aphaenops* et *Antroherpon* se laissent volontiers submerger par les crues, *Hadesia*, Silphide troglobie d'Herzégovine, vivrait de préférence sur les parois complètement recouvertes par un ruisseau d'eau. C'est également dans ces conditions que nous avons rencontré le plus souvent nos meilleurs Staphylinides troglophiles, comme les *Ancyrophorus* et les *Lesteva*.

Nous avons déjà signalé les mœurs d'un autre Coléoptère troglophile de nos régions : le Carabide *Trechoblemus micros* Herbst; on le trouve presque toujours dans le voisinage immédiat des rivières souterraines, sous des pierres enfoncées dans la vase ou sous des détritus végétaux détrempés (LERUTH, 1935b, Ex. Biol., XXIV).

Les Coléoptères ne sont, toutefois, pas les seuls animaux des cavernes qui puissent supporter ou même, plus souvent, qui recherchent ces conditions. Ne parlons pas des Oligochètes, dont beaucoup d'espèces, dans le monde épigé comme dans les grottes, fréquentent indifféremment les biotopes aquatiques ou les amas de détritus et l'humus. Racovitză (1907, Biosp., XXXIX, p. 293) a observé, dans les grottes de Carniole, des Isopodes terrestres du genre *Titanethes* pénétrant dans des flaques d'eau et s'y comportant exactement comme sur la terre ferme. Ils pouvaient même y séjournier assez longtemps sans dommage. Des habitudes identiques ont été constatées chez des *Trichoniscus* (Isopodes) cavernicoles, en Algérie et en Bulgarie, et chez des *Mesoniscus*, en Hongrie (DUDICU, 1932). Enfin, JEVNEK (1926, p. 40) a fait des remarques analogues, mais à propos, cette fois, de Diplopodes des genres *Polydesmus* et *Brachydesmus*, dans les grottes de France et de Carniole.

Ces faits présentent indiscutablement un grand intérêt et c'est peut-être une des constatations les plus curieuses qui aient été faites que celle des mœurs pour ainsi dire amphibiies de beaucoup de cavernicoles.

Pourtant, nous croyons devoir examiner séparément la faune aquatique et la faune terrestre, car, à notre avis, des raisons plus importantes encore nous y obligent.

En effet, si l'humidité permet aux habitants des eaux souterraines de se comporter d'une manière anormale dans le domaine hypogé, ce n'est là qu'un fait secondaire. L'humidité atmosphérique des cavernes ne fut en rien la cause de la colonisation du monde souterrain par la faune aquatique; elle n'est pas non plus responsable des adaptations de ses représentants, cela va de soi. Or, c'est précisément ce facteur qui a joué le rôle essentiel dans le peuplement des cavernes par les animaux terrestres, et d'autre part, les adaptations si remarquables des biotes terrestres, même celles qui, à priori, semblaient avoir le moins de rapport avec ce facteur, sont en réalité dues à l'action de l'humidité. Les recherches de ces dernières années ont apporté beaucoup de preuves à cette manière de voir.

Il y a donc là une différence fondamentale qui justifie notre point de vue.

Les cavernicoles terrestres sont avant tout des hygrophiles; les aquatiques, des sténothermes et des lucifuges.

Cela étant, beaucoup de problèmes vont indubitablement se poser différemment pour ces deux groupes; le rapprochement créé secondairement par les conditions spéciales qui règnent dans les cavernes ne peut rien y changer.

Cette remarque, très simple, nous permettra d'interpréter plus facilement certaines observations et nous conduira à modifier quelque peu les définitions des groupes écologiques dans la classification de la faune aquatique et de la faune terrestre.

Nous ne justifierons pas plus longuement notre manière de faire; la suite de notre travail fera ressortir, pensons-nous, la nécessité d'examiner séparément la population terrestre et la population aquatique des grottes.

CHAPITRE IV.

La Faune cavernicole terrestre.

A. — CLASSIFICATION.

La classification la plus généralement admise pour la faune cavernicole est celle de RACOVITZA. Il y eut plusieurs essais avant celle-ci, mais il n'y a pas lieu de les rappeler, car ils sont à peu près oubliés.

RACOVITZA (1907, Biosp., I) a utilisé le premier une base écologique pour définir ses groupes; c'est pourquoi sa division est la seule acceptable.

Nous nous garderons donc bien de nous écarter des principes qui ont guidé

cet auteur. Mais, sans vouloir compliquer inutilement cette classification, la simplicité étant une qualité désirable d'un tel système, il nous paraît indispensable d'y apporter l'une ou l'autre modification de détail.

Le groupe des troglobies, défini par le savant biospéologiste, reste suffisamment homogène; le groupe des trogloxènes est également assez bien délimité; mais la section intermédiaire, celle des troglophiles, est fort hétérogène : elle contient, somme toute, ce qui ne peut rentrer dans les deux autres.

Il nous semble assez facile de débarrasser ce groupe au moins d'une section plutôt encombrante, en faisant une distinction préliminaire dont nous allons justifier l'opportunité.

L'essentiel dans le milieu souterrain, ce sont les conditions météorologiques. La première question qui se pose est donc de savoir si tous les animaux terrestres que nous y observons recherchent ces conditions. Or, ce n'est pas le cas.

Toute une série de biotes fréquentent les grottes pour de toutes autres raisons. Il y a lieu de les écarter tout d'abord.

Nous proposons donc la distinction suivante parmi les cavernicoles terrestres :

a) *Les vrais cavernicoles.* — Ce sont les animaux qui ont colonisé anciennement ou qui recherchent aujourd'hui le milieu souterrain pour ses conditions météorologiques et spécialement pour sa très forte humidité, s'accommodant ensuite des autres conditions — alimentaires particulièrement — qu'ils y trouvent.

b) *Les faux cavernicoles.* — Les biotes que nous rangeons dans cette catégorie pénètrent dans les grottes pour des raisons variées, mais pas spécialement pour les conditions météorologiques qui les caractérisent.

Pour employer une expression très juste de JEANNEL, ces animaux subissent le milieu des cavernes bien plus qu'ils ne le recherchent. La plupart sont des spécialisés au point de vue alimentaire, souvent inféodés à un ou plusieurs hôtes.

I. — Les vrais cavernicoles.

1. LES TROGLOBIES.

Animaux adaptés au milieu souterrain et ne se trouvant que là.

Il y a lieu de distinguer, avec JEANNEL, entre les troglobies très anciens et les troglobies récents.

Les premiers n'ont plus de proches parents dans la faune épigée; ou bien ils appartiennent à un groupe dont tous les représentants sont confinés dans les grottes (ou encore partie dans celles-ci, partie dans d'autres domaines hypogés voisins), ou bien les formes épigées de la même origine sont éteintes ou n'existent plus que dans des régions fort éloignées.

Dans tous ces cas, il s'agit manifestement de lignées vieillies, pour lesquelles, dans une partie au moins de leur aire de dispersion, les possibilités de vie étaient devenues précaires. Ne pouvant vivre que dans un milieu extrêmement humide,

à la suite d'une spécialisation progressive vers ce mode d'existence, ces biotes devaient nécessairement disparaître du monde épigé dans les régions qui, après un changement de climat, ne leur offraient plus assez d'humidité.

Ils ont survécu d'abord dans le milieu souterrain et quelquefois à l'extérieur, dans les régions les plus favorables à leur existence. On a, à juste titre, qualifié de « relictus » ces cavernicoles anciens.

Pour les troglobies récents, le processus n'est pas différent, mais il a commencé plus récemment, ou, plus souvent, il se continue pour ainsi dire sous nos yeux.

Les troglobies anciens appartiennent à des groupes éteints dans la nature épigée par suite de leur trop grande spécialisation aux milieux humides; les troglobies récents à des groupes déjà très spécialisés, mais qui trouvent encore à l'extérieur des biotopes favorables. Les représentants de ces dernières lignées qui mènent encore une vie épigée montrent toujours une préférence très nette pour les endroits humides (sténhygrobiose).

La dernière partie de notre définition, « ne se trouvant que dans les grottes », ne doit pas être comprise trop étroitement; nous n'entendons nullement limiter strictement le sens du terme « troglobie » à celui de « cavernicole exclusif ». En effet, d'une part, il existe des guanobies qui ne se trouvent pas en dehors des grottes, et cependant nous les avons rejetés du groupe des troglobies. Au contraire, certaines espèces doivent, à notre avis, conserver la qualification de troglobies, bien qu'elles se rencontrent quelquefois dans le milieu endogé. C'est au spécialiste à décider dans chaque cas s'il doit ou non faire usage de cet amendement.

Presque tous les troglobies terrestres appartiennent à l'embranchement des Arthropodes. En dehors de ceux-ci, on ne pourrait guère citer que quelques Mollusques et un petit nombre d'Oligochètes.

Toutes les classes d'Arthropodes, au contraire, possèdent des troglobies.

Parmi les Crustacés, les Isopodes terrestres sont représentés dans les grottes par des troglobies appartenant aux familles des *Trichoniscidae* et des *Oniscidae*.

Chez les Arachnides, citons les Palpigrades de la famille des *Koeneniidae* en Europe et des *Tartaridae* en Afrique; parmi les Araignées, les *Leptonetidae* comportent deux genres remarquables : *Telema* et *Leptoneta*, dans la région méditerranéenne; les *Dysderidae* ont le genre *Stalita*, représenté par de nombreuses espèces troglobies dans le Sud-Est de l'Europe; les *Argiopidae* comptent beaucoup de troglobies, la plupart assez récents, particulièrement dans les genres *Troglohyphantes* et *Porrhomma*. Des Pseudoscorpions du genre *Blothrus* et des Opilions du sous-ordre *Laniatores* sont exclusivement cavernicoles dans le Sud de l'Europe. Il est plus difficile de se prononcer pour les Acariens : en dehors des *Rhagidia*, dont un petit nombre d'espèces pourraient être troglobies, on a décrit ces dernières années plusieurs formes cavernicoles dans les genres *Veigaia* et *Belba*, mais on pourra peut-être en retrouver ultérieurement quelques-unes en dehors des grottes.

Les Myriapodes troglobies sont nombreux et plusieurs doivent être tenus pour des relictus fort anciens; parmi les Diplopodes : des *Gervaisiidae*, des *Craspedosomidae*, les *Polydesmidae* des genres *Polydesmus*, cavernicoles récents et *Devillea* très anciens, et, enfin, des *Blaniulidae*, surtout du genre *Typhloblaniulus*.

On ne connaît pas de Symphyles ni de Pauropodes confinés dans les grottes.

Quelques Chilopodes du genre *Lithobius*, entre autres, sont probablement troglobies.

La classe des Hexapodes est de toutes la plus richement représentée.

Plusieurs *Campodeidae* et un très grand nombre de Collemboles sont spéciaux aux cavernes. Parmi ces derniers, le genre *Pseudosinella* est particulièrement remarquable.

Si nous passons aux Insectes Ptérygotes, nous n'avons pas d'Orthoptères à signaler en Europe, — les *Dolichopoda* sont plutôt considérés comme des troglobiles, — mais il existe des Blattides troglobies très curieux en Afrique et en Asie.

Il n'y a rien non plus à mentionner dans les Ordres des Copéognathes, des Pseudonévroptères, des Hémiptères, des Trichoptères, des Lépidoptères et des Hyménoptères. Ces lacunes s'expliquent du reste, en général, par la biologie des Insectes de ces groupes, peu propre à en faire des cavernicoles exclusifs. Il est déjà bien assez extraordinaire qu'on rencontre régulièrement des espèces de ces ordres dans les grottes.

Les Coléoptères sont de loin les animaux les mieux représentés dans les cavernes. Les troglobies de ce groupe sont surtout des *Carabidae* de la tribu des *Trechinae*, des *Silphidae* de la sous-famille des *Bathysciinae*, et des *Pselaphidae*. En dehors de ces trois sections, on peut encore citer, mais beaucoup plus isolés, des « accidents spécifiques », selon l'expression de JEANNEL (1926, p. 241) : quelques *Pterostichini* et des *Sphodrini* chez les *Carabidae*, les *Catopinae* des genres *Adelops* et *Speonemadus*, chez les *Silphidae*, et quelques rares *Staphylinidae*.

Quoiqu'on en ait prétendu, nous ne croyons pas qu'il existe de Diptères vraiment troglobies.

2. LES TROGLOPHILES.

Débarrassés des « faux cavernicoles », les troglobiles renferment encore des groupes assez disparates, mais les animaux que nous y rangeons présentent tous ce caractère commun d'être attirés dans les grottes par les facteurs météorologiques du milieu souterrain.

D'autre part, ils peuvent tous s'y reproduire, ce qui les distingue des trogloxènes.

Les troglobiles présentent parfois des caractères d'« adaptation » analogues à ceux des troglobies, mais se retrouvent en dehors des grottes, la plupart du temps dans des endroits très humides.

Ainsi, on trouve dans les cavernes des animaux qui, à l'extérieur, fréquentent les mousses, les feuilles mortes, le domaine endogé, l'humus; comme nous le

verrons, ces espèces s'observent fréquemment aux entrées des grottes; une faible minorité pénètre plus profondément dans le domaine souterrain.

On peut désigner par l'expression « troglophiles des entrées » ces animaux qui ne s'enfoncent généralement pas au delà de la région éclairée des cavernes.

Nous nous sommes aussi servi, quelquefois, dans nos travaux antérieurs, des mots « troglophiles occasionnels », ou simplement « occasionnels », pour distinguer des troglophiles « réguliers » les espèces qui se rencontrent assez rarement dans les grottes, tout en étant parfaitement capables de s'y reproduire. Quelques biotes rangés, en général, parmi les trogloxènes, comme certains *Cryptophagus* et les *Mycetaea* (Coléoptères), par exemple, seraient peut-être mieux à leur place dans ce groupe des troglophiles occasionnels des cavernes.

Il est clair, toutefois, que ces distinctions dans le groupe des troglophiles sont secondaires. Dans la pratique, on peut se contenter de donner la classe principale. Pourtant, l'adjonction d'un qualificatif présente l'avantage de nous renseigner en peu de mots sur l'essentiel de la biologie de l'espèce considérée.

Tous les groupes qui ont des troglobies dans les cavernes y sont également représentés par des espèces troglophiles, mais la réciproque n'est pas nécessairement vraie.

Il existe de nombreux Mollusques et beaucoup d'Oligochètes troglophiles; d'autre part, les Orthoptères ont un genre trogophile en Europe : les *Dolichopoda*; des *Curculionidae* et des *Scydmaenidae* endogés sont régulièrement caver-nicoles. Enfin, un grand nombre de Diptères sont de bons troglophiles.

3. LES TROGLOXÈNES.

On a quelquefois tendance à employer ce terme comme synonyme d'« hôte accidentel » des cavernes. Il vaut mieux accorder un sens différent à ces deux expressions. Du reste, à présent que l'on connaît mieux cette faune trogloxène véritable, quelqu'un oserait-il encore la qualifier d'« accidentelle », alors qu'elle est certainement un des éléments les plus réguliers et les plus constants de la population des grottes ?

Il y a un monde entre les êtres dont la présence fortuite dans le domaine souterrain ne peut s'expliquer que par une circonstance locale très particulière, ou par le hasard, et les membres de l'association pariétale des entrées, semblable à elle-même dans des régions très vastes.

Définissons donc les trogloxènes : les biotes pénétrant volontairement dans les grottes, où ils sont attirés par leurs tropismes (en général leur hydrotropisme), mais incapables de se reproduire dans ce milieu.

Nous réservons, d'autre part, la qualification d'« accidentelles » aux espèces introduites malgré elles dans le domaine souterrain, à la suite d'une chute dans une cavité verticale, d'un transport par les eaux, etc., c'est-à-dire victimes d'un « accident ». En général, ces hôtes accidentels des cavernes ne présentent pas le moindre intérêt pour le biospéologue; d'ailleurs, sauf dans quelques cas particuliers (grottes-goules, abîmes), on rencontre très rarement dans une grotte nor-

male un animal que l'on puisse dire « accidentel ». Si nous en parlons, c'est surtout pour éviter une confusion avec les véritables trogloxènes, car ces derniers méritent toute notre attention.

Les trogloxènes réguliers ne sont pas aussi nombreux qu'on pourrait le croire, bien qu'ils appartiennent à plusieurs groupes. La grande majorité font partie d'une association spéciale : l'association pariétale des entrées; nous l'étudierons plus loin.

4. Quant aux endogés et aux muscicoles qui fréquentent les cavernes, il n'y a pas d'inconvénient à classer les plus réguliers parmi les troglophiles, les autres parmi les trogloxènes; mais on peut aussi, comme l'a fait JEANNEL, désigner, même dans une liste de cavernicoles, sous les noms d'endogés ou de muscicoles, les espèces caractéristiques de l'un de ces milieux. L'adjonction du mot trogophile ou trogloxène indiquera si l'espèce est régulièrement cavernicole ou non.

II. — LES FAUX CAVERNICOLES.

Les animaux que nous groupons dans cette section sont avant tout des « spécialisés au point de vue alimentaire ».

Les plus nombreux sont ceux que RACOVITZA appelait les « xénophiles » des cavernes. Leur présence dans les grottes n'est pas due à la recherche des conditions spéciales à ce milieu; ils sont inféodés à un Mammifère qui pénètre dans le domaine souterrain, et ils l'y suivent. Ce sont de véritables pholéophiles.

Suivant les rapports existant entre ces animaux et leur hôte, nous distinguerons entre les guanobies et les parasites. Nous retrouverons cette faune plus loin en parlant des Mammifères des cavernes. Mais nous voulons insister, dès à présent, sur le sens que nous accordons au mot « guanobie », car nous n'avons pas l'intention de classer parmi les faux cavernicoles tous les animaux du guano des grottes, mais uniquement les membres exclusifs de cette association.

A côté de ceux-ci, la minorité, on trouve dans le guano un grand nombre d'espèces troglophiles pouvant vivre ailleurs dans d'autres conditions, mais profitant occasionnellement de ces ressources alimentaires à leur disposition.

Lorsque nous avons décidé d'isoler les guanobies des autres cavernicoles dans la classification écologique, nous avions admis comme théoriquement possible l'existence d'animaux qui, tout en étant strictement guanobies, ne répondraient pas à la définition du groupe des « faux cavernicoles », c'est-à-dire qu'ils ne seraient nullement indifférents aux conditions du milieu.

En effet, si la plupart des guanobies, avant leur entrée dans les grottes, étaient déjà plus ou moins spécialisés au point de vue alimentaire et inféodés à un ou plusieurs hôtes, de sorte que cette spécialisation n'a eu qu'à se maintenir ou à s'exagérer dans le domaine souterrain, il est parfaitement légitime de supposer que d'autres espèces, à tendances coprophages, ont pu coloniser les cavernes pour leurs facteurs physiques, et s'adapter secondairement aux conditions si spéciales du guano des cavernes. Rien ne s'oppose à ce que semblable évolution

se soit accomplie dans le milieu cavernicole; toutefois, nous hésitions à faire cette distinction, peut-être trop théorique; d'ailleurs, en admettant même qu'il y ait des guanobies de ce type, serait-il possible, pratiquement, de les séparer des autres? Nous avons donc fouillé les travaux des biospéologistes modernes, à la recherche d'un indice quelconque pouvant être interprété dans ce sens.

Nous avons trouvé mieux parmi les Collemboles : plusieurs espèces de ce groupe sont des guanobies exclusifs; pourtant ces formes présentent les mêmes modifications adaptatives que les Collemboles troglobies : réduction des yeux (*Mesogastrura*), pouvant aller jusqu'à l'anophthalmie complète (*Typhlogastrura*) et dépigmentation partielle ou totale. D'autre part, ces guanobies viennent se placer dans les mêmes séries phylétiques que les troglobies, ou dans des phylums parallèles; ils sont donc absolument inséparables de ceux-ci et doivent être tenus eux-mêmes pour de bons troglobies. BONET (1931, p. 249), à qui nous empruntons ces renseignements sur les Collemboles du guano des cavernes, remarque d'ailleurs très justement que ces Insectes constituent une exception intéressante parmi les guanobies, qui, dit-il, d'autre part, et en parfait accord avec JEANNEL, « ne peuvent être considérés comme typiquement cavernicoles ». Cette exception peut fort bien s'expliquer si l'on admet que la spécialisation au guano a été secondaire et postérieure au peuplement des grottes par ces Collemboles, et si elle n'a pas été la cause de cette colonisation, comme c'est le cas chez les guanobies proprement dits.

Il en va probablement de même pour des représentants d'autres groupes. Nous proposons de les désigner par l'expression « troglobies-guanobies », ceux-ci ne constituant, bien entendu, qu'un sous-groupe des troglobies, n'ayant avec nos faux cavernicoles que des rapports de voisinage ou d'association, résultant d'une sorte de « convergence biologique ».

D'autre part, nos « guanobies » des cavernes peuvent parfaitement se retrouver à l'extérieur. Tous les cas se présentent, depuis les espèces étroitement inféodées aux Chauves-Souris et à peu près inconnues en dehors du domaine souterrain, jusqu'aux formes coprophages se rencontrant rarement dans les déjections, presque toujours aux entrées des grottes, en passant par les hôtes des Carnivores et des Rongeurs qui s'observent également dans les terriers de ces Mammifères.

A côté de ces xénophiles, on pourrait peut-être ranger aussi dans ce groupe de faux cavernicoles, les *détriticoles*, en vérité assez peu nombreux, que l'on trouve quelquefois dans les grottes et pour lesquels le rôle des facteurs météorologiques est au moins douteux. La plupart sont bien plus ou moins lucifuges, mais ils vivent aussi bien dans des endroits très secs que dans des lieux fort humides; ce sont les hôtes habituels des celliers, des granges, des caves, des grottes sèches ou humides, etc. Nous ne voyons guère à mentionner dans ce groupe que les Ptinides (Coléoptères) et ceux d'entre les Microlépidoptères qui peuvent se développer dans les grottes (il ne faut pas les confondre avec les trogloxènes réguliers de ce groupe), c'est-à-dire quelques espèces des genres *Hoffmannophila* et *Monopis*.

III. — VUE D'ENSEMBLE SUR NOTRE CLASSIFICATION.

Nous voudrions répondre à l'avance à un reproche qu'on pourrait nous faire d'avoir compliqué inutilement la classification de RACOVITZA.

Nous ne croyons pas que ce soit le cas pour notre classification, établie à partir d'idées très simples, avec le plus grand souci de prendre comme bases l'écologie et la biologie du monde souterrain; voici, pour résumer ce chapitre, ces idées qui constituent en quelque sorte le squelette du système que nous adoptons :

Le domaine souterrain étant caractérisé par ses conditions d'existence, nous partons donc de là pour établir une première division en vrais et faux cavernicoles.

1° Les vrais cavernicoles sont plus ou moins spécialisés au milieu :

Ou bien ils ne peuvent s'en passer (*troglobies*);

Ou bien ils sont moins exigeants et vivent aussi à l'extérieur (*troglophiles*);

Ou bien ils sont si mal adaptés qu'ils ne peuvent s'y reproduire (*trogloxènes*).

2° Les faux cavernicoles ne sont pas spécialisés au milieu souterrain, dont ils se soucient fort peu :

Certains sont inféodés à un hôte qu'ils exploitent :

directement (*Parasites*);

ou indirectement (*Guanobies*).

D'autres recherchent les débris de toutes espèces dans les conditions les plus variées (*Détriticoles*).

En pratique, nous ne tenons nullement à voir l'expression « faux cavernicole » employée pour caractériser une espèce. Il est plus utile d'indiquer si l'on a affaire à un guanobie, à un détritique ou à un parasite.

Puisque nous en sommes à parler de l'utilisation pratique de la classification des cavernicoles, nous nous permettrons d'insister sur l'intérêt qu'il y a à indiquer, pour chaque espèce, le groupe écologique auquel elle paraît se rattacher. C'est ce que JEANNEL a fait dans sa *Faune cavernicole de France* et beaucoup d'auteurs l'ont suivi dans cette voie avec raison. Ce renseignement a l'avantage de nous apprendre beaucoup de choses en peu de mots, et il est surtout précieux pour les représentants de groupes que le lecteur n'étudie pas spécialement.

Ainsi l'expression « trogloxène de l'association pariétale » fait immédiatement image chez celui qui est un peu familiarisé avec les recherches dans les grottes et renseigne tout autant qu'une relation circonstanciée sur les conditions de capture de l'animal considéré.

Il serait difficile de comparer notre classification à celle de DUDICH (1932, pp. 208-213), la plus récente qui ait été proposée, à notre connaissance. En effet, bien que le premier principe fondamental de la classification de DUDICH soit, comme le nôtre, basé sur l'écologie et l'éthologie, sa division s'applique à une

grotte déterminée et non au domaine souterrain dans son ensemble. Cet auteur insiste du reste sur le fait qu'à son avis « Die Einteilung ist immer höhlenindividuell, bezieht sich nur auf eine gewisse Höhle und sie kann nur mit Vorbehalt verallgemeinert werden » et prétend en outre que « Nicht die Art als solche, sondern nur der Bestand der Art in der betreffenden Höhle ist zu kategorisieren ». Ce sont là deux points de vue trop particuliers; nous ne pouvons les admettre. Nous nous expliquerons plus longuement sur ce point lorsque nos recherches nous permettront de proposer une classification détaillée et définitive; le présent exposé en donne seulement les idées directrices et les grandes catégories.

En attendant, pour permettre de juger des différences qui existent entre la classification de DUDICH et celle généralement admise, nous pouvons établir plus ou moins les correspondances suivantes :

- a) Les « Eutroglobiontes » de DUDICH répondent à peu près aux troglobies de RACOVITZA, mais le premier auteur y fait entrer quelques éléments, entre autres des Diptères, que nous reléguons parmi les troglophiles;
- b) Les « Hémitroglobiontes » comprennent une partie de nos troglophiles;
- c) Les « Pseudotroglobiontes » sont divisés par DUDICH en deux sous-groupes: le premier contient à peu près tous nos trogloxènes réguliers, et particulièrement les éléments de l'association pariétale des entrées; le second comporte une partie de nos troglophiles, les guanobies et les parasites;
- d) Quant aux « Tychotroglobiontes », ce sont les hôtes accidentels du milieu, les éléments introduits et sans intérêt.

CHAPITRE V.

La Faune cavernicole terrestre (*suite*).

B. — LES BIOTOPES ET LES ASSOCIATIONS⁽¹⁾ DES REGIONS PROFONDES.

Ce chapitre a été rédigé, autant que possible, d'après nos observations dans les grottes belges, excepté pour les habitats à faune pauvre ou inexistante chez nous.

1. LA FAUNE DES FENTES; PREUVES DE SON EXISTENCE.

Nous avons dit, dans la première partie de ce mémoire, que les massifs calcaires étaient parcourus par un réseau de fentes. Au point de vue biologique, plusieurs questions se posent à propos de ce domaine.

⁽¹⁾ Notons, une fois pour toutes, que le mot « association » est pris ici dans le sens général de « groupe d'animaux fréquentant un même biotope », sans préjuger des rapports existant entre les différents éléments qui la constituent. A proprement parler, la plupart de ces groupements ne sont que des « foules » ou des « faunules », ce qui ne les empêche pas d'être suffisamment constants et caractéristiques pour présenter un grand intérêt écologique.

a) Théoriquement, la plupart des cavités d'un même massif calcaire peuvent donc n'en former qu'une seule, mais, en pratique, ce dédale de galeries plus ou moins exiguës est-il une voie de communication possible pour les animaux cavernicoles, ou bien existe-t-il réellement une barrière entre les grandes cavernes d'une même formation ?

L'étude de la faune troglobie dans les pays où elle est bien représentée démontre que les troglobies utilisent les fissures pour se répandre. En effet, les cavernes d'un même massif, à condition qu'il soit entièrement constitué de calcaire, sont souvent habitées par une faune troglobie à peu près identique. On a démontré ce fait à propos de plusieurs groupes d'animaux, de sorte qu'il est difficile d'invoquer le hasard pour l'expliquer.

BONET (1931, p. 241) nous propose comme exemple la Sierra de Aralar, massif énorme dans toutes les cavernes duquel « la faune est d'une monotonie désespérante »; en ce qui concerne les Collemboles, dont l'auteur s'occupe spécialement, « on rencontre partout la même *Pseudosinella*, la même *Typhlogastrura*, le même *Onychiurus* ».

JEANNEL (1926, p. 70) dit également à propos des *Aphaenops* (Coléoptères, *Carabidae*) que « les diverses colonies ne sont pas isolées les unes des autres et qu'elles communiquent par le réseau des fentes ».

Un argument beaucoup plus convaincant encore nous est apporté par l'étude des galeries artificielles creusées en terrain calcaire. Certaines d'entre elles hébergent une faune troglobie très riche, plus riche même parfois que les cavités naturelles voisines.

Leur peuplement n'ayant pu se faire que récemment, force nous est bien d'admettre, puisque les troglobies ne sortent jamais des grottes, qu'il s'est effectué par l'intérieur, c'est-à-dire par les fentes.

Personne ne songe plus aujourd'hui à s'élever contre cette conclusion, car il existe beaucoup d'arguments analogues, prouvant que les troglobies parcouruent certainement les fissures des massifs calcaires.

b) Mais nous n'avons pas encore établi l'existence d'une faune des fentes proprement dite; nous avons simplement montré que ce domaine était accessible à certains cavernicoles. Ceux-ci se contentent-ils de l'utiliser pour se répandre dans les différentes cavités d'un massif, ou bien peuvent-ils réellement y vivre ? En d'autres termes, les fissures sont-elles seulement une voie d'accès ou constituent-elles un véritable habitat ?

Sous cet aspect, l'existence de la faune des fentes est une véritable hypothèse, car elle n'est appuyée que par quelques faits négatifs, pourtant d'un poids indiscutable, vu les circonstances.

On ne connaît pas les larves des Coléoptères troglobies très spécialisés, c'est-à-dire de l'immense majorité des *Bathysciinae* et des *Trechinae* cavernicoles, et on n'a non plus jamais trouvé les premiers stades larvaires des Diplopodes troglobies. Nombre de ces espèces sont pourtant extrêmement communes à l'état

adulte dans les grottes. Ainsi, JEANNEL (1926, p. 86) rapporte qu'il a pris en peu de temps quelques milliers de *Speonomus* sans l'aide d'aucun appât, dans une grotte des Pyrénées; d'autre part, les Blaniulides (Myriapodes) troglobies du genre *Typhloblaniulus* viennent souvent en si grand nombre aux appâts, qu'on a pu comparer leur masse grouillante à des « pelotes de vermicelle ».

Or, les cavernes sont facilement explorées à fond; certaines sont même visitées pour ainsi dire constamment par des chercheurs ou des marchands d'Insectes; si ces larves vivaient dans les grottes, aussi inattendu que puisse être leur mode de vie, on les aurait trouvées. Le développement larvaire de ces troglobies se passe donc sans aucun doute en dehors des cavités accessibles à l'homme.

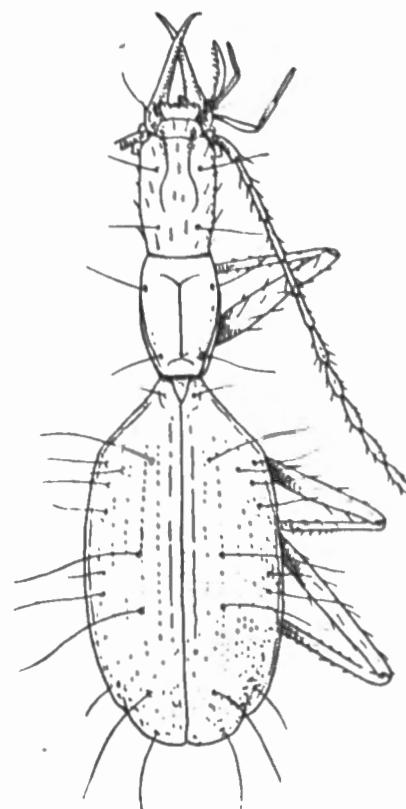


FIG. 7. — *Aphaenops (Hydraphaenops) Ehlersi* Abeille,
un élément de la « faune phréatique terrestre », des grottes de l'Ariège.
D'après JEANNEL.

Il n'y a que deux suppositions possibles : ou bien il a lieu dans un habitat épigé, ou bien dans les fentes⁽¹⁾.

La première hypothèse est insoutenable; il reste donc le domaine des fentes comme milieu possible du développement de ces animaux.

⁽¹⁾ Il y a encore l'argile du sol des grottes, mais les fissures de ces dépôts peuvent parfaitement se rattacher au domaine des fentes; de plus, aucune observation accidentelle, ou faite à l'occasion de fouilles préhistoriques — qui entament profondément les bancs d'argile — ne nous autorise à considérer ce biotope comme le milieu de développement des larves.

c) Ces considérations ont conduit à se demander si, à côté de ces cavernicoles fréquentant les fissures, au moins à l'état larvaire, il n'existerait pas des espèces plus délicates encore que les troglobies les plus évolués; pour celles-ci, même à l'état adulte, les conditions de vie dans les grottes les plus calmes seraient encore trop instables, et ces animaux n'y viendraient jamais, sinon accidentellement.

Cette supposition est très plausible et expliquerait l'extrême rareté de certaines espèces troglobies dont on ne connaît que quelques exemplaires capturés dans des grottes pourtant bien explorées et que de nombreuses recherches ultérieures n'ont pas permis de retrouver.

A titre d'exemple un peu particulier, nous dirons quelques mots ici des « espèces de la zone périodiquement inondée par les eaux souterraines »; leur existence a surtout été démontrée par JEANNEL (1926, pp. 76 et suiv.). Cette petite faune spéciale ne comprend, dans l'état actuel de nos connaissances, que des Coléoptères *Trechinae* des genres : *Hydraphaenops*, *Trichaphaenops* et *Anophthalmus*; elle vit normalement dans des galeries inaccessibles à l'homme, toutes proches du niveau des eaux phréatiques. Ces animaux supporterait facilement une immersion prolongée lors des crues et trouveraient leur nourriture dans les détritus abandonnés par les eaux, après le retrait de celles-ci. Des inondations particulièrement fortes peuvent refouler ces biotes dans des galeries supérieures visitables par l'homme, ce qui explique les quelques captures, du reste extrêmement peu fréquentes, de rares représentants de cette faunule. Les rapports évidents qui existent entre ces *Trechinae* et la nappe d'eau souterraine permettent de les considérer comme faisant partie de la faune phréatique; nous la désignerons dans ce cas sous le nom de « faune phréatique terrestre », pour distinguer ces espèces des régions périodiquement inondées des habitants de la nappe souterraine proprement dite. Ceci demande quelques explications complémentaires, car la même expression a été employée par JEANNEL dans un sens plus général.

Le nom de nappe phréatique a été donné à l'ensemble des eaux souterraines de toutes les formations géologiques, que nous pouvons atteindre par des puits (*phreatos*), d'où les expressions de « domaine phréatique » et de « faune phréatique » pour désigner ce milieu biologique et sa population. JEANNEL a cru pouvoir appeler « habitat phréatique terrestre » le réseau des fentes qui sillonnent les massifs calcaires. Nous comprenons très bien les intentions du savant biospéologue, mais pourtant ces termes nous semblent mal choisis, dans ce sens tout au moins. Les expressions « domaine » et « faune » des « fentes » ou des « fissures » nous paraissent suffisamment claires et beaucoup plus logiques. Celles d'habitat et de faune « ultracavernicoles », imaginées par le même auteur, bien qu'inutiles, seraient encore à préférer à la qualification de « phréatique terrestre »; nous proposons donc de réservier celle-ci aux espèces de la zone périodiquement inondée, puisque la présence et la biologie de ces dernières sont étroitement liées à l'existence de la nappe souterraine.

d) Si l'on admet l'existence d'une faune des fentes, on peut donc lui supposer la composition suivante :

1° Une faune spéciale d'« hypertroglobies », vraisemblablement assez réduite en espèces, ne se trouvant que là; seul le hasard peut nous en donner une connaissance fragmentaire;

2° Les premiers stades d'un grand nombre d'animaux troglobies. Les adultes, moins délicats que ceux du groupe précédent, peuvent se rendre dans les grandes grottes; rien, toutefois, ne nous oblige à croire qu'une partie ne passent pas toute leur vie dans les fissures. Si tous n'y restent pas, c'est qu'ils sont attirés dans les grandes cavités par l'abondance relative de la nourriture. De toute façon, les femelles retournent sans doute dans les fentes pour la ponte;

3° Enfin, il n'est nullement impossible, mais ceci est absolument indémontrable, que des troglophiles puissent vivre dans les fentes comme ils vivent dans les grottes.

Si l'on ne fait plus guère d'objection sérieuse, en principe du moins, à l'hypothèse du domaine des fentes, il s'en faut que l'accord soit réalisé sur l'importance de la partie habitable de ce milieu. Est-elle limitée aux fissures voisines des grandes cavernes, comme d'aucuns le voudraient, ou s'étend-elle à tout le réseau ? Question d'autant plus oiseuse que personne n'a jamais été voir dans les fentes ce qui s'y passe. Pour nous, sans même essayer de contester la concentration, du reste impossible à vérifier, des biotes en certains endroits, nous préférons considérer tout le domaine des fentes comme habitable en principe. Vouloir pousser plus loin l'analyse d'un milieu qui nous est hermétiquement fermé, jusqu'à présent du moins, est presque de la fantaisie. Les conclusions tirées de l'opinion que telle partie du réseau doit être azoïque par défaut de nourriture doivent être abandonnées, car elles reposent sur une base invérifiable pratiquement, et théoriquement très contestable.

Il n'y a aucun fait en faveur de l'existence d'une faune *terrestre* strictement confinée dans les fentes dans nos régions.

L'extrême pauvreté de notre faune troglobie terrestre rend peu probable la présence chez nous de formes plus évoluées encore qui n'appartiendraient qu'au domaine des fentes.

Comme ce milieu présente chez nous les mêmes conditions que partout ailleurs, il est tout aussi habitable et est sans doute fréquenté par nos quelques troglobies et une partie de nos troglophiles. Mais, vu la pénurie des premiers et l'absence probable de tout élément spécial, il n'en constitue pas moins une véritable place vide.

2. LA FAUNE DES NAPPES D'ARGILE.

Ce n'est certainement ni par sa variété, ni en général par son abondance que se caractérise chez nous l'association des sols argileux humides. Il faut souvent de longues recherches pour apercevoir quelques êtres vivants sur la boue.

Le plus souvent, ce sont de minuscules Collemboles, pratiquement invisibles si une flaue d'eau ne se trouve pas dans le voisinage; à la surface de celle-ci, avec un peu d'habitude, on peut distinguer même les espèces les plus petites. Les *Oncopodura* et quelques *Onychiurus* sont parfois assez abondants dans ces pièges naturels. *Hypogastrura (Schaefferia) Willemi* Bonet et *Kalaphorura Burmeisteri* Lubbock, le premier troglobie, l'autre troglophile, s'observent aussi très régulièrement dans les flaues d'eau; le premier se trouve souvent en nombre autour des crottes de Chauves-Souris ou de petits débris quelconques. On voit assez souvent des Acariens : *Eugamasus*, *Rhagidia*, *Veigaia*, s'enfuir avec vélocité pour aller se tapir dans une fissure de l'argile.

Nos Diplopodes troglophiles les plus caractéristiques des genres *Brachydesmus* et *Polydesmus* fréquentent très régulièrement ces régions, et une mention toute spéciale doit être réservée aux genres *Archiboreoiulus*, *Boreoiulus* et *Macrosternodesmus*, qui s'observent presque exclusivement dans ces conditions chez nous. Cette constatation présente un certain intérêt, car les grottes du Jura français sont habitées par des formes troglobies des deux premiers genres qui vivent également sur les nappes d'argile.

Les Chilopodes se trouvent beaucoup plus rarement dans ces stations, mais y sont pourtant représentés quelquefois.

Quant aux autres groupes, leur apport est insignifiant : parmi les Diptères, il n'y a guère que *Triphleba (Pseudostenophora) antricola* Schmitz (Phorides) qui s'aventure dans ces parages, et seules les Araignées des genres *Porrhomma* et *Plaesiocraerus* s'y trouvent, assez disséminées d'ailleurs.

En résumé, la population de ce biotope en Belgique comprend surtout des Collemboles, des Acariens et des Diplopodes, sélectionnés parmi les meilleurs représentants cavernicoles de ces groupes dans nos régions.

Pour permettre une comparaison, ajoutons qu'en France, les nappes d'argile sont l'habitat d'élection des *Aphaenops* (Coléoptères, *Carabidae*) et des *Campodea* troglobies; comme chez nous, les Collemboles et les Diplopodes les recherchent volontiers.

3. LA FAUNE DES RÉGIONS STALAGMITÉES; L'ASSOCIATION PARIÉTALE DES RÉGIONS PROFONDES.

Ce sont encore les Collemboles qui dominent ici; on les voit souvent en grand nombre au sommet des bornes stalagmitiques ou flottant sur l'eau des cuvettes et des gours. Les Diplopodes Iulides, Blaniulides et Polydesmides s'y rencontrent aussi très fréquemment et nos Trichoniscides (Isopodes) troglophiles n'y sont pas bien rares.

Les creux des stalagmites et des parois humides sont les repaires habituels de nos Araignées troglobies et troglophiles du genre *Porrhomma*, qui y tissent une petite toile très ténue, au milieu de laquelle elles se tiennent. On voit encore quelquefois des Diptères courir rapidement sur les concrétions; ce sont des Scia-

rides (*Neosciara forcipulata* Bezzi), des Phorides (*Triphleba (Pseudo.) antricola* Schmitz), ou des Borborides du genre *Limosina*, ou encore le Mycétophilide *Polylepta leptogaster* Winn., le seul représentant de cette famille qui pénètre profondément dans les grottes à notre latitude. L'adulte n'est pas très fréquent, mais on trouve beaucoup plus souvent la larve, fil transparent retenu à la paroi par un peu de soie disposée lâchement et sans ordre apparent.

Parfois aussi, des *Ixodes* (Acari) à jeun, probablement à la recherche de leur hôte, s'avancent lentement sur les stalagmites.

Si la grotte est parcourue par un cours d'eau, on a quelque chance d'observer, sur les cristallisations les mieux arrosées par les eaux d'infiltration, des Staphylinides des genres *Lesteva* et *Ancyrophorus*; dans nos pays, ils sont à ranger parmi les hôtes les plus typiques des parois très humides, stalagmitées ou non.

Des Oligochètes (*Eiseniella*, *Bimastus*) s'élèvent parfois à plusieurs mètres de hauteur à la surface des concrétions, laissant derrière eux une traînée brunâtre d'excréments qui tranche fortement sur la blancheur des stalagmites.

Voilà à peu près le bilan de nos chasses dans les régions stalagmitées de nos cavernes. Une comparaison avec la population de cet habitat dans les cavités du Sud de l'Europe serait écrasante; dans ce biotope se donnent, en effet, rendez-vous l'immense majorité des troglobies terrestres: *Bathysciinae*, *Tracheae* des genres *Leptoneta* et *Troglohyphantes*, Opiliens, Chernètes, Myriapodes *Typhlobianiulus*, Isopodes *Trichoniscidae*, etc.; non seulement ces groupes n'ont pas un seul représentant troglobie chez nous, mais pour la plupart, ils n'y sont même pas remplacés par de bons troglophiles.

Il n'existe, du reste, pas seulement une différence qualitative entre la faune des stalagmites de nos pays et celle des régions méridionales; celle-ci s'expliquerait, les troglobies terrestres étant à peu près inexistantes chez nous. Il y a, en outre, le plus souvent une pauvreté extrême d'individus, pouvant aller jusqu'à l'absence totale de vie dans des régions considérables, comme c'est le cas dans une partie du Trou Manto (B. 6), à Solières.

Ces régions stalagmitiques pratiquement azoïques ne sont pas exceptionnelles dans notre pays; on peut souvent examiner soigneusement de grandes surfaces concrétionnées sans y rien trouver, si ce n'est quelques rares Collemboles. Cette observation prouve qu'en dehors des espèces spéciales à ces biotopes, peu de troglophiles ou même de troglobies peuvent vivre dans ces conditions; sinon ces derniers devraient y être d'autant plus abondants chez nous qu'ils y ont moins de concurrents.

Si pourtant, au début de ce paragraphe, nous citons assez bien de groupes comme hôtes des stalagmites de nos cavernes, il ne faut pas perdre de vue que nos observations sont basées sur les visites répétées d'une cinquantaine de grottes belges; la plus grande partie de ce que nous disons de la population de ce biotope n'est vraie que pour quelques-unes de nos cavités.

3. LA FAUNE DES DÉBRIS LIGNEUX ET DES DÉTRITUS VÉGÉTAUX.

Une accumulation de substances alimentaires dans les cavernes produit évidemment une concentration de la faune en cet endroit. Les hôtes des habitats précédents vivent en grand nombre dans ces détritus ou dans leur voisinage. On y observe, en outre, très souvent le Staphylinide troglophile *Quedius mesomelinus* Marsh., que nous pourrions d'ailleurs citer dans tous les habitats, car cette espèce est, si nous osons ainsi dire, un véritable « cosmopolite » dans les cavernes.

Quelques autres Coléoptères fréquentent aussi ces endroits (*Atheta trinotata* Kr.).

Les Acariens sont généralement très abondants dans les débris végétaux et de nombreux Diptères s'y développent : les plus réguliers sont des Sciarides. Toutefois, nous avons obtenu d'éclosion quelques Diptères qui passaient pour des guanobies typiques avant cette observation : l'Hélomyzide *Thelida atricornis* Meig. et les *Limosina Racovitzai* Bez. et *L. Bequaerti* Vill. (Borborides).

Les Champignons se développent surtout dans les grottes fréquemment visitées ; ils ne paraissent exploités que par un petit nombre de biotes appartenant principalement aux groupes des Acariens et des Collemboles.

Voici la liste des espèces récoltées dans divers Champignons recueillis dans la « Salle du Dôme », de la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38, n° 111b) :

Copepoda :

Cyclops (Diacyclops) languidoides clandestinus Kief.

Zercoseius remiger Kram.

Belba aurita C. L. K.

Acaris :

Eugamasus lunulatus J. Mül.
Veigala herculeana Berl.

Diptera (larves de Borborides ?).

Collembola (à l'étude).

5. LA FAUNE DES RÉGIONS PARCOURUES PAR UNE RIVIÈRE SOUTERRAINE.

Les salles parcourues par un cours d'eau peuvent évidemment être riches en cristallisations, et nous avons vu plus haut que c'était dans ces conditions que l'on observait quelques-uns de nos Staphylinides troglophiles les plus caractéristiques (*Lesteva* et *Ancyrophorus*).

Le ruisseau peut également traverser des régions à sol limoneux recouvert de cailloux. C'est la station préférée de notre Trechine troglophile : *Trechoblemus micros* Herbst.

Il n'y a pas d'autres animaux spéciaux à signaler sur les berges des ruisseaux endogènes, mais dans certaines grottes parcourues par un cours d'eau exogène, un petit nombre d'espèces sont introduites dans la caverne lors des crues ; ces animaux sont évidemment quelconques, mais une minorité résistent et s'adaptent plus ou moins au milieu dans lequel ils ont été introduits. Ainsi, dans la grotte de Han-sur-Lesse, on trouve constamment et en nombre deux Carabides dans les

régions parcourues par le « Styx »; ce sont *Platynus ruficornis* Goeze et *Trechus quadristriatus* Schrank. Le fait que les exemplaires cavernicoles du premier sont, en général, un peu décolorés, présentant, comme nous l'avons signalé (LERUT, 1935b, Ex. Biol., XXIV), l'aspect d'immatures, semble indiquer que cette espèce se reproduit dans la grotte.

6. LA FAUNE DES DÉTRITUS D'INONDATION.

Les détritus végétaux charriés et abandonnés par les rivières exogènes hébergent une faune autrement riche. Nous avons pu étudier à fond la population de tas de feuilles mortes introduites de cette façon dans les régions basses de la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38) et nous allons examiner d'un peu plus près cette faune spéciale, car elle présente un certain intérêt.

C'est dans la galerie dite à « Voûte en Fer de Lance » que nous avons prélevé les échantillons; ils ont été inspectés soigneusement à domicile. Le sol de ce couloir est recouvert d'une boue assez fluide en dehors du sentier médian emprunté par les touristes. Nous y étant engagé imprudemment, nous avons pris un bain de boue jusqu'à mi-jambes. Par places, on voit de grandes accumulations de détritus végétaux où dominent les feuilles mortes. Un souillis d'Agaricacées à chapeau microscopique et à pied d'une longueur extraordinaire s'entrelacent à la surface.

Le jour de notre visite à Han, au mois d'octobre 1933, il y avait longtemps que la grotte n'avait plus été inondée. Ces débris et une partie des animaux qu'ils contenaient avaient donc été apportés en cet endroit depuis plus d'un an.

Voici la faune que nous y avons observée (B. 38, n° 115) :

Oligochaeta :

- Bimastus Eiseni* Lev.
- Bimastus tenuis* Eisen
- **Buchholzia fallax* Michaels.
- Fridericia Ratzeli* Eisen
- Henlea ventriculosa* Udek.
- Michaelseniella nasuta* Eisen

Mollusca :

- Carychium minimum* Müll.
- **Pisidium caserlanum* Poli
- Vertigo* (s. str.) *pygmaea* Drap.
- Vitrea crystallina* Müll.

Diplopoda :

- Brachydesmus superus* Latz. CCC.
- Craspedosoma simile* Verh.

Isopoda :

- Trichoniscus pusillus* C. B.

Cyrtolaelaps mucronatus Canestr.

Eugamasus magnus Kramer CC.

**Eviphis ostrinus* Koch.

Geholaspis longulus Berl.

**Hoploderma magnum* Ne.

**Hypochthonius rufulus* Koch

**Notaspis colcopratus* Lin.

**Nothrholaspis carnata* Koch

**Pachysetus angustiventris* Willm.

Pergamasus sp.

**Phthiracarus anomum* Grdj.

**Phthiracarus ligneus* Willm. C.

**Prodinychus fimbicolor* Berl.

**Rhagidia pratensis* Koch

Veigaia herculeana Berl.

**Zercon triangularis* Koch CC.

Collembola (à l'étude).

Diptera :

Larves de *Sciaridae*.

Coleoptera :

Quedius mesomelitus Marsh. (larves)

**Bythinus bulbifer* Reichb.

Corticaria fulva Com.

Araneae :

- Porrhomma Proserpina* E. S.

C.

Acari :

- **Belba geniculosa* Oudem.
- **Calyptostoma expalpe* Herm.

Au total, nous avons donc récolté dans ces détritus 36 espèces parmi lesquelles 20 seulement sont connues d'autres cavernes belges ou étrangères. Les 16 autres, marquées d'un astérisque dans la liste, ont toutes été apportées par les eaux et vivent pourtant dans la grotte depuis de longs mois. Comment expliquer cette anomalie ? Très simplement, si nous remarquons que cette faunule comprend uniquement des habitants normaux des feuilles mortes ou de l'humus, n'ayant aucune raison de ne pas survivre ici, puisque leur habitat y a été transporté avec eux. Pour des animaux qui passent toute leur existence enfouis dans ces détritus, peu importe que le monde extérieur soit la nature épigée ou une cavité souterraine. Toutefois, il y a indubitablement eu élimination d'un certain nombre d'espèces, et entre autres de celles qui ne passent qu'une partie de leur existence dans les détritus, car une fois cette phase de leur vie terminée, elles se sont trouvées dans des conditions qui ne leur convenaient plus. Ces disparus ont été remplacés par quelques habitants normaux de la grotte, attirés en grand nombre par l'abondance de la nourriture.

CHAPITRE VI.

La Faune cavernicole terrestre (*suite*).

C. — LES MAMMIFERES DES GROTTES ET LEURS SATELLITES.

Un certain nombre de Mammifères fréquentent plus ou moins régulièrement les cavernes ou s'y abritent pendant la mauvaise saison. Ils attirent avec eux dans les grottes une faune spéciale qui leur est attachée à différents titres.

Ils transportent des parasites qu'ils perdent quelquefois au cours de leurs pérégrinations; on les trouve errant sur le sol et les parois, ou enfouis dans les détritus. Plusieurs de ces parasites quittent volontairement leur hôte à un moment donné de leur existence; d'autres sont libres pendant la première partie de leur vie et ont donc à compter alors avec les conditions spéciales du domaine souterrain qui influencent leur biologie.

Les déjections de ces Mammifères sont exploitées par un petit nombre d'espèces spéciales, mais profitent aussi à beaucoup de troglophiles.

Enfin, s'il s'agit de Mammifères construisant des nids, les matériaux de construction de ces derniers seront le gîte et le couvert de nombreux biotes.

I. — Les Chauves-Souris des grottes belges.

Les Chiroptères sont assez nombreux dans nos grottes pendant la mauvaise saison. On les voit, pendus à la voûte ou à la muraille, dans une situation qui est parfois loin d'être bien favorable, quelquefois en plein courant d'air. En général, cependant, ils sont plus fréquents dans les niches latérales et dans les cheminées;

ainsi, dans la grande grotte d'Engihoul (B. 5), les Chauves-Souris se rassemblent presque toutes dans une dépendance de la salle principale, à l'abri du courant d'air qui balaie la cavité.

Durant la bonne saison, les Chauves-Souris semblent absentes de nos grottes; en fait, il est possible qu'un certain nombre n'y rentrent pas et se cachent pendant le jour dans d'autres abris. Celles qui reviennent dans la grotte s'envolent à l'approche du visiteur et vont se réfugier dans des crevasses inaccessibles.

On nous a affirmé que les nombreuses Chauves-Souris de la grotte de Han-sur-Lesse occupent des régions différentes de l'immense Salle du Dôme en hiver et en été. Pendant la mauvaise saison, elles se tiendraient à une voûte très haute, au lieu dit le « Pas du Diable », ce qui est attesté par l'existence en cet endroit d'un tas de guano. L'été venu, elles couvrent de leur colonie bruyante la voûte au-dessus du lac d'embarquement, criant et se débattant au passage des barques chargées de visiteurs.

Les Chiroptères qui habitent nos grottes appartiennent aux familles des Rhinolophides et des Vespertilionides.

FAMILLE RHINOLOPHIDAE.

Il est exact, comme l'a dit JEANNEL (1926, p. 50), que les Rhinolophes sont des animaux fort peu sociables, hargneux et méchants. Nous avons rapporté ailleurs (LERUTH, 1931, Ex. Biol., XIII) la mésaventure qui nous arriva un jour où, ignorant le caractère détestable de ces Chiroptères, nous avions voulu en transporter plusieurs dans une même boîte; quand nous avons ouvert la prison quelques heures plus tard, nous n'avons retrouvé qu'une masse informe, engluée de sang coagulé; toutes nos captures étaient mortes ou mourantes et les lambeaux de peau arrachés disaient assez la férocité qui avait présidé au carnage.

Petits et grands Fers-à-Cheval ne semblent pas beaucoup plus recommandables l'un que l'autre à ce point de vue. Si l'on en saisit un bien éveillé, il se débat furieusement et cherche à mordre la main qui le tient. Le pose-t-on sur le sol, cela ne le calme pas; il se roule sauvagement, mordant à même la terre. Cette scène est accompagnée d'une sorte de crissement rageur fort peu harmonieux.

Aussi, dans les cavernes, trouve-t-on, la plupart du temps, les Rhinolophes très dispersés. Nous avons pourtant deux exceptions à signaler: nous avons dit dans un travail précédent (LERUTH, 1933, Ex. Biol., XIV) qu'au fond de l'abîme qui termine le Trou Manto (B. 6), à Ben-Ahin, une trentaine de *Rhinolophus hipposideros* Bechst. étaient accrochés au plafond bas et plat. Ils ne se touchaient pas, mais se tenaient à une petite distance l'un de l'autre. Une autre fois, nous avons retrouvé toute la colonie dans une galerie supérieure en forte pente aboutissant à l'orifice supérieur de l'abîme.

D'autre part, dans la Grande salle de la grande grotte d'Engihoul (B. 6), dont nous parlions plus haut, plusieurs Rhinolophes, grands et petits, sont tou-

jours pendus très près les uns des autres; nous avons même remarqué, une seule fois, il est vrai, deux *Rhinolophus ferrum-equinum* Schreb., agrippés l'un à l'autre, mais il est possible que le premier arrivé était déjà endormi quand le second s'est installé, car ces Chauves-Souris ont le sommeil profond; le réveil aura peut-être été assez orageux.

En tous cas, ces rassemblements sont rares chez les Rhinolophes, qui ont presque toujours des mœurs absolument individualistes. Ces Chiroptères s'enveloppent complètement, au repos, dans leurs ailes membraneuses, qui se referment même par-dessus la tête. On croirait voir de petits sachets sombres suspendus au plafond. Si l'on approche la bougie de l'un d'eux, est-ce l'effet de la lumière vive ou plutôt de la légère augmentation de température au voisinage de la flamme, on remarque souvent un mouvement de balancier assez ample de l'animal, qui se produit même chez des Rhinolophes très engourdis que l'on peut ensuite dépendre sans qu'ils se réveillent. C'est donc certainement une réaction inconsciente à un changement extérieur.

JEANNEL suppose que les mœurs peu sociables de ces Chauves-Souris sont une conséquence de cette faculté qu'elles ont de se protéger en s'entourant de leurs ailes; cela les dispenserait de rechercher le contact d'autres individus; cette explication paraît vraisemblable.

Il y a encore lieu de signaler ici un fait très curieux à propos de la biologie des Rhinolophides. Dans les poches à phosphorites du Quercy, que l'on interprète comme d'antiques cavernes comblées, et dont les dépôts sont très riches en fossiles, on a trouvé, par endroits, d'importantes brèches ossifères composées exclusivement de squelettes de Chauves-Souris. Le volume de ces brèches atteint parfois plusieurs mètres cubes, si bien qu'il est difficile d'en attribuer la formation à des Chauves-Souris solitaires. Il faut que des colonies très peuplées de Chiroptères aient vécu dans ces cavités, ce qui n'a en soi rien d'extraordinaire; mais, chose très remarquable, ces Chauves-Souris grégaires étaient des Rhinolophides. Ceux-ci n'ont-ils perdu qu'assez récemment leurs mœurs sociales? En tous cas, ces documents paléontologiques semblent prouver qu'ils ont eu jadis des représentants aussi sociables que nos Vespertilionides grégaires actuels.

GENRE RHINOLOPHUS.

1. *Rhinolophus ferrum-equinum* LINNÉ.

Dans la plupart de nos grottes, souvent en petit nombre, parfois même un seul individu par caverne.

2. *Rhinolophus hipposideros* BECHST.

Comme le précédent, plus répandu encore. Ainsi que nous le signalons ci-dessus, une sorte de « pseudo-colonie » de ce Chiroptère existe au fond du Trou Manto (B. 16), à Ben-Ahin.

FAMILLE VESPERTILIONIDAE.

Contrairement à ce qu'affirme JEANNEL, à la suite de ses nombreuses explorations dans les grottes de France, les Vespertilionides solitaires se rencontrent très communément dans nos cavernes. Nous n'avons même encore vu jusqu'ici qu'une seule espèce grégaire en Belgique. La seule cavité dans laquelle nous ayons observé une véritable colonie de Chauves-Souris est la grotte de Han-sur-Lesse, mais elle est inaccessible et nous ne connaissons pas la ou les espèces qui la composent.

On a également signalé (*Natuurhist. Maandbl.*, 1935, p. 68) une colonie de Chiroptères assez importante dans une grotte artificielle du Limbourg, la grotte de Castert, s'étendant de part et d'autre de la frontière belgo-néerlandaise (B. H. 50); nous avons visité cette carrière souterraine pour voir de nos yeux ce spectacle si rare chez nous; nous avons bien trouvé un tas assez important de guano, mais les Chauves-Souris avaient délogé.

M. CREMERS, le président de la *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg*, plus heureux que nous, a exploré la caverne alors que ses habitants s'y trouvaient; la colonie se composait de plusieurs centaines d'individus de l'espèce grégaire bien connue : *Myotis myotis* Bechst, dont on connaît des colonies très importantes, entre autres dans les grottes françaises.

En réalité, il y a dans la partie hollandaise de la grotte de Castert deux groupes de Chauves-Souris qui ont leur quartier général à une assez grande distance l'un de l'autre. Le plus peuplé, comptant environ trois cents individus, ne comprendrait, toujours d'après M. CREMERS, que des femelles. L'autre colonie, plus réduite, ne serait composée que de mâles. Nous n'avons malheureusement pas pu constater nous-même ces faits intéressants.

Nous avons donc très peu de renseignements sur les Chauves-Souris grégaires de notre pays; du reste, elles y sont exceptionnelles, et leur rôle dans la bionomie du domaine souterrain est donc assez insignifiant dans nos régions.

Beaucoup plus répandues, les espèces solitaires fréquentent la plupart de nos cavités, au moins pendant l'hiver.

Les Vespertilionides, même les espèces dites solitaires, sont tous infiniment moins maussades que les Rhinolophes. Aussi, si la plupart ne constituent pas de véritables colonies, les trouve-t-on très souvent rassemblés par deux ou quelques individus dans la même encoignure ou dans le même trou. Ce sont surtout les *Myotis dasycneme* Boie que l'on observe fréquemment par petits groupes. Un recoin bien abrité est même souvent occupé par un petit groupement hétérogène, comprenant deux et parfois trois espèces différentes, serrées étroitement l'une contre l'autre. On peut y voir une tendance à la vie en colonies qui s'est développée beaucoup plus chez les formes vraiment grégaires.

Mais la différence de caractère entre les Vespertilionides et les Rhinolophides ne se manifeste pas seulement par les moeurs moins individualistes des premiers.

Si l'on s'empare d'un *Myotis*, il cherche bien à s'échapper, mais sans les démonstrations de rage impuissante d'un Fer-à-Cheval; posé sur la main, si on ne le serre pas, il ne cherche pas à mordre; remis en liberté sur le sol, il reste immobile ou avance, d'abord lentement, avec de grands gestes gauches de ses ailes repliées; puis il s'agit: ses mouvements deviennent saccadés et une sorte de palpitation fébrile lui parcourt tout le corps; quelques petits sauts infructueux, et il réussit, enfin, à s'envoler. Il est difficile de se faire une idée de la vie intense qui anime ces petits êtres, si l'on n'a assisté quelquefois à ce charmant spectacle de *Myotis* prenant leur vol.

Dans nos grottes naturelles, le grand *Myotis myotis* est le Vespertilionide que nous rencontrons le plus régulièrement, presque toujours par individus isolés comme les espèces solitaires; *Myotis dasycneme* Boie est également assez fréquent.

Dans les cavités artificielles du tuffeau de Maastricht, au contraire, le petit *Myotis mystacinus* Leisl. est de loin l'espèce la plus commune.

Du reste, voici la liste des Vespertilionides trouvés dans nos cavernes; faisons cependant remarquer qu'en général, nous n'avons pas recherché spécialement les Chiroptères. Cette énumération n'est donc pas complète; elle comprend certainement au moins toutes les formes assez régulières dans nos cavités, mais des investigations plus approfondies y ajouteraient sûrement quelques espèces plus exceptionnellement cavernicoles. Ainsi, SCHMITZ (1909, Ex. Biol., III) cite des grottes artificielles du Limbourg hollandais, outre toutes les espèces de notre liste, les Chauves-Souris suivantes: *Barbastella barbastellus* Schreber, *Myotis Bechsteini* Kuhl et *Myotis Nattereri* Kuhl, que nous n'avons pas encore observées dans nos cavités; on les y rencontrera certainement par la suite.

GENRE PLECOTUS.

1. *Plecotus auritus* LINNÉ.

L'Oreillard n'est pas très fréquent dans nos grottes; nous l'avons toujours observé dans le voisinage des issues ou dans des cavernes peu profondes.

Il paraît plus commun dans nos cavités artificielles, mais nous les avons rarement visitées en hiver. La seule fois que nous l'ayons fait (B. 44), nous avons vu plusieurs exemplaires de *Plecotus*.

Au repos, les *Plecotus* ont leurs grandes oreilles rabattues sur le dos et cachées sous les ailes. Comme l'oreillon est très grand, on peut, à première vue, le prendre pour l'oreille et ne pas se douter que l'on a affaire à cette curieuse espèce. Quand on réveille un de ces animaux sans le dépendre, ses oreilles se dégagent lentement, semblent se gonfler, car l'extrémité est encore retenue sous les ailes, puis, brusquement, après avoir formé deux demi-couronnes de l'effet le plus curieux, les grands pavillons se dressent.

Nous avons noté la présence de *Plecotus auritus* Lin. dans les cavernes suivantes, toujours dans la région éclairée, comme il a été dit plus haut :

- Ivoz-Ramet, Ramioul : caverne aux Végétations (B. 2).
Esneux, massif de Beauregard : grotte de Monceau (B. 10).
Lustin, Tailfer : grotte Alexandre (B. 39).
Vechmael-lez-Oreye : Trou d'Henisdael (B. 44).

GENRE MYOTIS.

1. *Myotis dasycneme* BOIE.

Peu fréquent, nous l'avons presque toujours trouvé par petits groupes de deux à quatre individus.

- Ben-Ahin, ravin de Solières : Trou Manto (B. 6).
Vechmael-lez-Oreye : Trou d'Henisdael (B. 44).

2. *Myotis emarginatus* E. GEOFFROY.

Nous avons vu une seule fois cette espèce, dans le Trou d'Henisdael, à Vechmael-lez-Oreye (B. 44).

3. *Myotis mystacinus* LEISLER.

Cette jolie petite Chauve-Souris est assez peu commune dans nos grottes naturelles; elle abondait, au contraire, dans le Trou d'Henisdael (B. 44), où nous en avons compté plus de 80 exemplaires, tous solitaires.

La seule grotte naturelle où nous en ayons trouvé constamment, mais toujours en très petit nombre, est la grande caverne d'Engihoul (B. 5). En outre, nous en avons remarqué un ou deux exemplaires dans les deux cavernes suivantes :

- Ivoz-Ramet, Ramioul : caverne aux Végétations (B. 2).
Ben-Ahin, ravin de Solières : Trou Manto (B. 6).

4. *Myotis Daubentonii* LEISLER.

Commun dans le Trou d'Henisdael (B. 44).

D'après nos observations, c'est l'hôte d'élection du Pupipare *Nycteribia (Lis-tropodia) Latreillei* Leach, remarque qui avait déjà été faite par Scumitz à la suite de ses recherches dans les carrières souterraines du Limbourg hollandais.

5. *Myotis myotis* BECHST.

Cette Chauve-Souris est la plus grande de nos régions, du moins parmi celles qui fréquentent les grottes, et est en même temps le Vespertilionide de loin le plus commun dans nos cavités naturelles, où il pénètre presque toujours très profondément.

Voici quelques cavernes dans lesquelles nous l'avons trouvé très régulièrement, mais toujours par exemplaires isolés, comme les espèces solitaires du genre :

- Ivoz-Ramet, Ramioul : caverne aux Végétations (B. 2).
- Ehein : grande caverne d'Engihoul (B. 5).
- Ben-Ahin, ravin de Solières : Trou Manto (B. 6).
- Esneux, massif de Beauregard : grotte de Monceau (B. 10).
- Lustin, Tailfer : grotte Alexandre (B. 39).
- Vechmael-lez-Oreye : Trou d'Henisdael (B. 44).

D'après M. CREMERS, ce serait ce *Myotis* qui vit en colonie dans la partie hollandaise de la grotte de Castert (B. H. 50).

Il est également possible que la colonie de la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38) soit composée d'individus de cette espèce éminemment grégaire.

II. — Autres Mammifères fréquentant les grottes.

Bien que de loin les Mammifères les plus fréquents dans les cavernes, les Chauves-Souris ne sont nullement les seuls à s'y abriter.

Quelques Carnassiers et des Rongeurs y pénètrent assez souvent. Parmi les premiers, c'est le Blaireau (*Meles meles* L.) qui fréquente le plus volontiers le domaine souterrain; il recherche particulièrement les petites cavités peu profondes, dans lesquelles sa présence ou son passage se signale par l'existence d'une odeur de tanière quelquefois assez prononcée; de plus, les empreintes de l'animal sont imprimées dans l'argile du sol, et ses excréments, en s'accumulant, peuvent former une véritable couche de guano.

Le Renard entre aussi parfois dans les grottes, mais en dehors des cavités artificielles du Limbourg, nous n'avons relevé ses traces avec certitude dans aucune de nos cavernes naturelles.

Des Rongeurs pénètrent dans le domaine souterrain; ce sont surtout des Rats et des Souris, mais, comme le remarque JEANNEL, nous n'avons aucun renseignement sur leur identité, car si l'on voit fort souvent des indices sûrs de leur présence, on ne les aperçoit eux-mêmes que très rarement. Nous avons déjà signalé que le plancher était presque complètement miné par les Rats (?) dans certaines salles de la grotte de Monceau (B. 10), à Esneux; pourtant, nous n'avons jamais pu surprendre les auteurs de ce travail.

Nous n'avons observé des Rats qu'une seule fois dans une grotte, mais dans des conditions très spéciales; il n'est nullement prouvé qu'il s'agisse du même animal que cet hôte un peu mystérieux de nos autres cavernes. La salle d'Armes, dans la grotte de Han-sur-Lesse (B. 38), est située à peu près à mi-chemin du parcours imposé actuellement aux touristes. On y a construit des bancs rustiques et des tables, et les visiteurs peuvent s'y restaurer. Après le départ de chaque groupe de touristes, on voit les Rongeurs sortir d'entre les pierres et venir marau-

der les reliefs du « festin ». Quelquefois, ils ne s'en contentent pas et s'approprient un plus riche butin; ainsi, le jour de nos investigations à Han, nous avons bu notre café sans sucre. Les Rats venaient d'en « déménager » toute la provision.

Nous n'avons pas pu nous emparer d'un de ces animaux, mais nous les avons vus d'assez près — ils sont presque apprivoisés ! — pour y reconnaître le « Surmulot » (*Epimys norvegicus* Erx.) (?). D'après notre guide, ces Rongeurs parviendraient dans cette salle assez éloignée des issues en remontant la rivière; on prétend aussi qu'ils disparaissent complètement en hiver, la grotte étant moins visitée. Il y aurait certainement des observations intéressantes à faire sur ces « cavernicoles » bénévoles, mais il faudrait être sur place pendant une assez longue période.

Les Lapins n'habitent pas nos grottes naturelles, sauf, quelquefois, la région éclairée. Ils pénètrent beaucoup plus loin dans les carrières souterraines du Limbourg, où l'on remarque des quantités de terriers de ces Rongeurs.

Du reste, ces cavités du tuffeau de Maastricht sont très fréquentées par tous les Mammifères que nous venons de citer; c'est peut-être une des raisons pour lesquelles leur faune est un peu particulière : presque exclusivement une faune des entrées.

Enfin, il n'est pas possible de passer complètement sous silence les résultats des recherches paléontologiques dans les grottes. En effet, nos Mammifères cavernicoles actuels sont bien peu représentatifs à côté des grandes espèces qui s'y abritèrent à une époque qui vit l'avènement et la lente progression de l'humanité. Sans compter l'homme préhistorique lui-même, qui, depuis l'époque moustérienne jusqu'au magdalénien, donc durant le paléolithique moyen et supérieur, chercha un abri dans nos cavités naturelles, toute une faune surprenante, en majeure partie complètement éteinte ou reléguée bien loin de ses anciennes possessions, fréquentait régulièrement l'entrée et même souvent les régions profondes de nos cavernes. Parmi les plus réguliers chez nous, l'Hyène et le grand Ours des cavernes méritent d'être signalés. Comme nos Mammifères cavernicoles d'aujourd'hui, il n'est pas douteux que ces grands Carnassiers entraînèrent à leur suite dans le domaine souterrain tout un petit monde de satellites; ils auront sans doute disparu avec eux et nous n'en connaîtrons peut-être jamais rien, constatation qui, soit dit en passant, fait bien ressortir le caractère essentiellement accidentel et temporaire de la population xénophile des grottes.

III. — Les Parasites.

Les Mammifères emportent avec eux dans les grottes un certain nombre de parasites. C'est, évidemment, en capturant l'hôte et en examinant sa fourrure que l'on a le plus de chance de découvrir les petits êtres qui vivent à ses dépens. Mais ce procédé n'est possible qu'avec les Chiroptères, sur lesquels on peut ainsi accumuler petit à petit des observations précises.

Le matériel récolté au cours de nos investigations est encore à l'étude, et nous ne pourrons donner actuellement que des indications générales sur certains groupes.

Nos Chiroptères sont fréquemment porteurs d'Acariens, et l'espèce de loin la plus commune est sans contredit *Ixodes (Eschatocephalus) vespertilionis* C. L. K., espèce de grande taille qui parasite un grand nombre de Chauves-Souris dans toute l'Europe, en Afrique et même en Australie. Nous l'avons surtout observée sur les deux espèces de *Rhinolophus*.

JEANNEL (1926, p. 165) a donné d'intéressants détails sur la biologie de cet Acarien; retenons seulement qu'il n'est pas parasite pendant tout le cours de son existence, mais seulement à l'état de larve et de nymphe hexapode et également de femelle adulte. La métamorphose, toute la vie du mâle adulte et une partie de celle de la femelle, la ponte et le début de l'existence de la jeune larve ne se passent pas sur l'hôte. Aussi rencontre-t-on très souvent des adultes libres et à jeun errant sur les parois des cavernes. Dans la grotte de Hohière (B. 21), à Aisne, à chaque visite, nous avons vu, toujours sur la même muraille (paroi gauche de la Grande salle), plusieurs *Ixodes* ♂♂; sans doute les fissures de cette région servent-elles de refuge aux nymphes adultes et aux femelles non fécondées?

Les *Ixodes* se fixent en enfonçant leur rostre dans la peau de leur hôte; il est absolument impossible de les en arracher intacts; la tête se détache plus facilement du corps que le rostre ne se retire de la peau. Il faut inciser cette dernière si l'on veut obtenir le parasite en bon état. En général, nous n'avons trouvé qu'un ou deux Acariens par Chauve-Souris; une fois pourtant, nous en avons observé cinq, dont deux grosses nymphes, sur un *Rhinolophus hipposideros* Bechst. réduit à un état de maigreur extrême par l'effet des saignées répétées pratiquées par cette vermine.

Un autre groupe d'Acariens se rencontre très fréquemment sur les Vespertilionides de nos grottes : celui des *Spinturnix*, que nous avons trouvés sur les membranes alaires de presque toutes les espèces de cette famille. Ces petits parasites de forme losangique se tiennent généralement immobiles, appliqués parfaitement contre la membrane alaire, à laquelle ils sont solidement maintenus au moyen de leurs griffes.

Les Puces sont un peu moins fréquentes sur les Chiroptères, sans pourtant être bien rares. Nous avons fini par en trouver à peu près sur toutes les espèces; toutefois, les Rhinolophes semblent en général bien moins parasités par ce groupe que les Vespertilionides. Peut-être leur individualisme, défavorable à la propagation des Siphonaptères, pourrait-il expliquer ce fait. On leur connaît un seul parasite de ce groupe, qui leur est du reste particulier : le *Rhinolophopsylla unipectinata* Tats., que nous avons pris rarement sur *Rhinolophus ferrum-equinum*

Schreb. M. SCHMITZ nous a aimablement communiqué qu'il avait également pris cette Puce sur *Rhinolophus hipposideros* Bechst. dans les grottes hollandaises.

Si les Rhinolophes sont rarement parasités, par contre, presque tous les *Plecotus* que nous avons pris étaient porteurs de Siphonaptères : *Ischnopsyllus hexactenus* Kol., *I. simplex* Roths. et *Nycteridopsylla pentactenus* Kol.

Nous avons également rencontré cette dernière forme, ainsi que des *Ischnopsyllus* sur *Myotis myotis* Bechst.

Les Pupipares qui forment le troisième groupe important de parasites des Chiroptères paraissent fort peu communs dans nos grottes.

Nous avons pris une seule fois *Penicillidia Dufouri* Westw. sur *Myotis myotis* Bechst.; c'est la seule capture d'un Nyctéribiide que nous ayons à mentionner dans nos grottes naturelles.

Par contre, une autre espèce : *Nycteribia (Listropodia) Latreillei* Leach, est relativement fréquente dans nos carrières souterraines du Limbourg. SCHMITZ (1909, Ex. Biol., III) l'avait déjà citée de Hollande. Nous l'avons retrouvée en nombre dans une grotte semblable, près d'Oreye (B. 44), sur différents Vespertilionides : *Myotis myotis*, *Myotis Daubentonii*, *Plecotus auritus*. Mais aussi bien dans les grottes belges que dans les cavernes hollandaises, *M. Daubentonii* est son hôte de prédilection; elle est beaucoup plus rare sur les autres espèces.

Nous n'avons jamais observé de Pupipares errant librement sur les parois ou sur le sol, comme JEANNEL en a rencontré assez souvent dans les grottes de France.

On trouve parfois des parasites d'autres Mammifères des grottes, surtout des Siphonaptères, dans les détritus végétaux accumulés aux entrées des cavernes.

Ainsi, nous avons pris *Spilopsyllus cuniculi* Dale, parasite du Lapin, comme son nom l'indique, à l'entrée du Trou du Renard, à Marche-en-Famenne (B. 15), et *Typhloceras Poppei* Wagner, surtout inféodé au Mulot (*Apodemus sylvaticus*), dans le Trou des Sottais (B. 29, n° 154), à Andrimont-lez-Verviers.

Il ne sera sans doute pas inutile de donner, pour terminer ce paragraphe, une liste des parasites observés sur nos Chauves-Souris; nous les rangerons par hôte, ce qui dispensera le lecteur de faire des recherches assez longues dans la liste faunistique.

RHINOLOPHIDAE :

RHINOLOPHUS FERRUM-EQUINUM SCHREB.

Acaris :

Ixodes (Eschatocephalus) vespertilionis
C. L. K.

Siphonaptera :

Rhinolophopsylla unipectinata Tasch.

RHINOLOPHUS HIPPOSIDEROS BECHST.

Acaris :

Ixodes vespertilionis C. L. K.

VESPERTILIONIDAE :

PLECOTUS AURITUS LIN.

Acaris :

Spinturnix murinus Walck.

Diptera :

Nycteribia (Listropodia) Latreillei Leach

Siphonaptera :

Ischnopsyllus hexactenus Kol.
Ischnopsyllus simplex Roths.
Nycteridopsylla pentactenus Kol

MYOTIS MYOTIS BECHST.

Acari :

Liponyssus sp.
Spinturnix murinus Walck.

Diptera :

Nycteribia Latreillei Leach
Penicillidia Dufouri Westw.

Siphonaptera :

Ischnopsyllus hexactenus Kol.
Ischnopsyllus simplex Roths.
Ischnopsyllus intermedius Roths.
Nycteridopsylla pentactenus Kol.

MYOTIS DAUBENTONI LEISLER

Acari :

Spinturnix murinus Walck.

Diptera :

Nycteribia Latreillei Leach

Siphonaptera :

Ischnopsyllus intermedius Roths.
Ischnopsyllus simplex Roths.

MYOTIS DASYCNEME BOIE

Acari :

Spinturnix murinus Walck.

Siphonaptera :

Ischnopsyllus intermedius Roths.

MYOTIS MYSTACINUS LEISLER

Acari :

Spinturnix murinus Walck.

Siphonaptera :

Ischnopsyllus simplex Roths.
Ischnopsyllus hexactenus Kol.

IV. — Le guano et sa faune.

Nous avons déjà signalé, à propos des ressources alimentaires du domaine souterrain, le rôle important joué par les excréments de Chauves-Souris, qui servent de nourriture à de nombreux cavernicoles.

Les crottes isolées sont parfois la seule nourriture apparente dans les régions peu favorisées; on observe toujours quelques biotes dans leur voisinage.

Mais ce n'est pas sous cet aspect que nous voulons envisager la question ici. Nous n'examinerons que le cas où l'accumulation des déjections crée un milieu nouveau : le guano, habité par une faune spéciale : les guanobies.

Seules les grottes habitées par des colonies de Chauves-Souris grégaires peuvent évidemment présenter ce biotope. C'est assez dire qu'il est peu fréquent dans nos régions. En fait, nous n'avons vu du guano que dans trois de nos cavernes, mais nulle part il ne présentait les conditions classiques de ce milieu, sinon très atténuees.

A Han-sur-Lesse (B. 38), le guano accumulé au Pas-du-Diable a l'aspect d'un terreau très noir, farci de débris d'insectes de couleurs métalliques, surtout des Scarabéides du genre *Geotrupes*, d'après ce que nous avons pu voir; il est à peu près inodore.

A Comblain-au-Pont (B. 27), les couches supérieures du dépôt ont été enlevées, et, d'autre part, le guano ne se reforme plus, les Chauves-Souris ayant abandonné la cavité.

Dans la partie hollandaise de la cavité artificielle de Castert (B. H. 50), il y a également un tas de guano assez important, présentant le même aspect que celui de la grotte de Han-sur-Lesse.

Dans les trois cas, on ne peut pas prétendre que la présence de ces dépôts modifie très sensiblement les conditions du milieu souterrain, même dans leur

voisinage immédiat. Aussi, tout en méritant d'être examinée, la faune ne comprend-elle ici que peu d'espèces vraiment spéciales à ce milieu, c'est-à-dire des guanobies exclusifs. Des espèces normalement cavernicoles profitent de ces réserves alimentaires abondantes. Ce qui est remarquable, c'est le nombre très restreint de formes, la plupart troglophiles, qui s'y rencontrent, malgré les caractères peu prononcés du guano de nos cavernes. Mais, si la faune est très réduite en espèces, par contre, dans les deux stations où nous avons pu l'étudier dans de bonnes conditions (B. 38 et B. H. 50), elle s'est montrée extraordinairement riche en individus; d'après ce que nous savons de l'"association du guano" d'autres pays, ce fait est absolument général.

On peut dire sans exagération que les animaux fourmillent dans le guano.

A Han, un Acarien et un petit Collembole blanc pullulaient dans toute la masse.

Dans la grotte de Castert, les Acariens (*Cyrtolaelaps mucronatus* G. et R. Canestr.) étaient prodigieusement abondants, si abondants qu'ils dégringolaient par véritables grappes le long de la paroi voisine du tas de déjections. Des centaines de *Catops fuscus* Panz. (Coléo. Silphidae) montaient à l'assaut de la colline de guano; ils étaient si serrés au sommet du monticule que nous avions nettement l'impression de voir le guano remuer en cet endroit.

Voici la liste des animaux que nous avons récoltés dans une de ces stations avec indication du nombre d'exemplaires recueillis.

Grotte de Han-sur-Lesse (B. 38) : Pas-du-Diable (n° 112) :

Acari :

<i>Cyrtolaelaps mucronatus</i> Can.	128 exemplaires
<i>Phaulodiaspis advena</i> Tgdh.	45 exemplaires
<i>Eugamasus loricatus</i> Wank.	9 exemplaires
<i>Pygmephorus spinosus</i> Kr.	4 exemplaires
<i>Hypoaspis</i> sp.	2 exemplaires

Collembola :

(A l'étude; au moins une espèce, extrêmement abondante.)

Diptera :

<i>Neosclara fenestrata</i> f. <i>microcavernaria</i>	Lengdf : 10 exemplaires adultes et de nombreuses larves.
---	--

Coleoptera :

<i>Quedius mesomelinus</i> Marsh.	7 adultes et plusieurs larves.
-----------------------------------	--------------------------------

Les autres Mammifères attirent également des coprophages dans les grottes; ce ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux du guano de Chauves-Souris. Ainsi, nous devons à la présence fréquente du Blaireau dans nos cavités d'y rencontrer régulièrement le Staphylinide *Omalium validum* Kraatz et les Hélomyzides *Scoliocentra villosa villosa* Meig. et *S. villosa villosula* Cz. De nombreux Silphides du genre *Catops* et probablement aussi des Phorides (Dipt.) ne se rencontrent que dans les cavernes habitées par ce carnassier.

1. LES GUANOBIES.

Notre faune du guano comprenant très peu d'éléments spéciaux, si nous voulons donner une idée plus exacte de cette association, il est nécessaire que nous disions quelques mots des guanobies d'autres pays.

Parmi les Coléoptères, les Staphylinides ont dans le genre *Atheta* plusieurs formes spécialisées au guano des cavernes :

Citons en France : les *Atheta subcavicola* Ch. Brisout, *A. orcina* Fauv., *A. Linderi* Ch. Br.

L'*Atheta spelea* Er. des grottes balkaniques ; l'*Atheta Creppei* CAMERON (1933) d'une grotte du Congo belge, rencontrés exclusivement ou presque sur le guano de Chauves-Souris.

Nous pouvons y ajouter l'*Atheta siminina* Peyerim., qui vit dans les excréments de Singes des grottes d'Algérie.

Les Diptères strictement guanobies sont relativement peu nombreux : outre les quelques espèces citées plus haut, nous pouvons encore mentionner le Phoride *Triphleba (Pseudostenophora) aptina* Schiner; cette espèce n'existe pas chez nous, et cette lacune s'explique peut-être par la rareté du guano dans nos cavernes.

Dans les grottes africaines, de grandes Blattes pullulent souvent dans le guano de Chauves-Souris. Notons-le, en passant, l'*Acanthogyna deplanata*, CHOPARD (1927), décrite d'une grotte du Congo belge, n'est probablement pas guanobie, contrairement à ce qu'on a dit.

Il existe, sans doute, des Acariens guanobies, mais les espèces cavernicoles de ce groupe sont encore trop peu connues pour qu'il soit possible de l'affirmer. La plupart des formes rencontrées jusqu'à présent dans le guano ont été retrouvées également dans d'autres conditions dans le domaine souterrain. Seul *Cyrtolaelaps mucronatus* G. et R. Canestrini semble être un guanobie typique.

Rappelons encore que des Collemboles des genres *Hypogastrura* (Subg. *Schaefferia*, *Mesogastrura*), *Mesachorutes*, *Folsomiella* et *Typhlogastrura* sont, dans les grottes, des hôtes exclusifs du guano de Chauves-Souris, mais il convient de leur faire une place à part (troglobies-guanobies), pour des raisons que nous avons exposées plus haut (p. 62). Ces Collemboles sont souvent prodigieusement abondants dans le guano. BONET (1931, p. 248) rapporte que, dans une grotte d'Espagne, la Cueva del Reguerillo, l'énorme tas de guano qui se trouve au milieu de la cavité était littéralement couvert d'*Hypogastrura (Mesogastrura) carpetana* Bonet, « qui formaient un véritable manteau vivant d'un demi-centimètre d'épaisseur ». A Han, le *Mesogastrura* encore indéterminé que nous avons pris dans le guano n'était guère moins abondant; il était répandu dans toute la masse, au moins jusqu'à une profondeur de 10 centimètres; il n'est pas possible de hasarder un chiffre qui fixerait, même très approximativement, l'importance de cette formidable population.

2. LES GUANOPHILES.

Les guanobies exclusifs sont donc très peu nombreux; les guanophiles, ou, si l'on préfère, les troglophiles guanobies, c'est-à-dire les espèces profitant du guano quand il s'en trouve dans la cavité, mais s'accommodant parfaitement

d'une nourriture toute différente, sont plus variés, sans cependant l'être autant qu'on pourrait s'y attendre.

Quelques troglobies même, mais ce sont presque toujours des espèces peu évoluées, se mêlent à la population du guano.

Les Coléoptères sont représentés dans cette association par des Silphides *Bathysciinae* (*Bathysciola*, *Speonomus*, *Speocharis*) et *Catopinae* (*Catops fuscus* Panz. en Belgique), des Staphylinides (*Quedius mesomelinus* Marsh. dans toute l'Europe) et des Carabides du groupe des *Sphodrini*.

Les Diptères guanophiles sont assez nombreux : les plus fréquents sont le Phoride *Triphleba (Pseudostenophora) antricola* Schmitz, très voisin de *Triphleba (Pseudost.) aptina* Schiner., mais moins exclusif que ce dernier; les Borborides *Limosina Racovitzai* Bezzi et *L. Bequaerti* Vill. et probablement aussi *Stratioborborus Roserii* Meig. que l'on trouve sur les excréments de Blaireaux comme sur le guano de Chauves-Souris.

Des Lépidoptères sont guanophiles en Afrique.

Nous avons cité ci-dessus quelques Acariens trouvés en nombre dans ces conditions.

JEANNEL (1926, p. 66) a signalé les mœurs très fréquemment guanophiles des Gastéropodes du genre *Oxychilus* (= *Hyalinia*) dans les grottes de France.

3. LES GUANOPHILES OCCASIONNELS.

Nous pourrions parler ici des coprophages attirés aux entrées des grottes par les déjections de différents Mammifères et même plus souvent par des excréments humains. Mais il nous paraît que cette association occasionnelle trouvera mieux sa place plus loin, dans le chapitre consacré à la faune de la région éclairée des cavernes.

4. Avant d'abandonner les Mammifères des grottes et leurs satellites, il reste à dire un mot d'une espèce dont il n'a pas encore été possible de s'occuper jusqu'ici, car la bizarrerie de ses habitudes défie à peu près toute classification.

Nous voulons parler du petit Silphide *Leptinus testaceus* Müll. Ce curieux insecte constitue à lui seul un groupe particulier que l'on peut comparer à d'autres, aux guanobies et aux parasites par exemple, mais que l'on ne doit identifier avec aucun. Nous le plaçons en annexe aux guanobies, parce que *Leptinus* est lui-même inféodé, et même très étroitement, puisque ectoparasite temporaire, à un ou quelques hôtes, en l'occurrence des Rongeurs. Mais, d'autre part, et à la différence de tous les autres xénophiles et parasites des cavernes, *L. testaceus* Müller présente certains caractères d'« adaptation » au milieu souterrain; de plus, il semble que les conditions de vie dans les grottes ne lui sont nullement indifférentes. Cet animal est, comme nous l'avons écrit ailleurs, une sorte de compromis entre un parasite et un troglobie (LERUTH, 1935b, Ex. biol., XXIV; voir aussi JEANNEL, 1922, Biosp., XLV).

CHAPITRE VII.

La Faune cavernicole terrestre (*suite*).

D. — LA FAUNE DES ENTREES DE GROTTES.

Il y a relativement peu de temps que l'on s'intéresse à la population des régions éclairées du domaine souterrain. Elle n'est pourtant pas sans intérêt, car son étude, encore peu poussée cependant, montre que les entrées des cavernes n'hébergent pas une faune quelconque, composée d'éléments disparates et occasionnels, mais un certain nombre d'associations normales et régulières, comprenant même des formes très caractéristiques de cet habitat, ne se retrouvant presque jamais ailleurs.

Qu'il y ait aux entrées des grottes des animaux dont la présence en ces endroits est purement accidentelle, cela est tout naturel; les régions voisines des issues sont plus exposées à recevoir la visite de biotes égarés que les galeries profondes. Mais ces « accidentels » sont infiniment plus rares qu'on ne pourrait le supposer *a priori*, du moins aux entrées des grottes offrant des conditions normales. Il nous semble donc que l'on peut réellement parler d'une « faune de la région éclairée des cavernes », et que cette expression n'est pas moins précise que beaucoup d'autres analogues.

Comme pour la faune des galeries profondes, nous aurons évidemment à distinguer un certain nombre de biotopes.

On trouve aux entrées des cavernes : des trogloxènes, des troglophiles et même des troglobies. Ces derniers s'y aventurent assez fréquemment quand les variations extérieures n'influencent pas trop ces régions. Mais ce sont surtout les deux premiers groupes qui contribuent à donner à la faune de la zone éclairée sa physionomie spéciale.

Un certain nombre d'endogés et de muscicoles s'ajoutent à cette population.

I. — L'association pariétale des entrées de grottes.

Pendant toute l'année, les parois faiblement éclairées de la région d'entrée des grottes sont recouvertes par des animaux en nombre souvent prodigieux.

C'est à cette faune très régulière que JEANNEL a donné le nom d'*« association pariétale »*.

Cette faune est très constante dans des régions très vastes. Dans nos pays, elle est surtout composée de trogloxènes et de troglophiles; les troglobies, du reste très peu nombreux chez nous dans la faune terrestre, ne s'y trouvent jamais. Les

éléments qui la composent sont réunis en cet endroit pour des raisons très variées; c'est dire que le terme « association » doit être pris dans un sens très large. Il s'agit bien plutôt d'une juxtaposition de biotes, c'est-à-dire d'une « foule ».

1. LES TROGLOXÈNES DE L'ASSOCIATION PARIÉTALE.

Ils forment la grosse masse de cette population (nous négligeons ici les espèces purement accidentelles). Ce sont des trogloxènes réguliers, qui pénètrent dans les cavernes, attirés par leur hydrotropisme, et que leur phototropisme positif empêche de pénétrer plus avant dans le domaine souterrain. Ils s'amassent par milliers sur les parois convenablement orientées.

Les trogloxènes réguliers appartiennent tous à la classe des Insectes et se rangent dans les ordres des Diptères, des Lépidoptères, des Trichoptères et des Hyménoptères. Ces différents ordres y sont très inégalement représentés tant par le nombre des espèces que par celui des individus.

Les Diptères viennent de loin en tête, avec les familles des Hélomyzidés, des Borboridés, des Mycétophilidés, des Limnobiidés et des Culicidés, et fournissent de beaucoup le plus fort contingent à l'association pariétale.

Les trois dernières familles s'y trouvent pendant toute l'année et semblent même plutôt un peu plus abondantes en hiver. Les espèces des deux premières familles viennent s'y ajouter à partir du mois de mai, quelquefois un peu plus tôt, et restent extrêmement abondantes jusqu'en août ou septembre. A partir de ce moment, leur nombre décroît très rapidement; elles deviennent bientôt très rares, et ont pratiquement disparu durant les mois d'hiver.

Voici la liste des Diptères que l'on est à peu près certain d'observer aux entrées de presque toutes nos grottes à une époque convenable de l'année, en juillet, par exemple; cette première énumération ne contient donc que les espèces absolument régulières.

Mycetophilidae :

- Exechia fimbriata* Lundstr.
- Rhymosia fenestralis* Meig.
- Rhymosia fasciata* Meig.

Culicidae :

- Culex pipiens* Lin.
- Theobaldia annulata* Meig.

Limnobiidae :

- Limnobia nubeculosa* Meig.

Trichoceridae :

- Trichocera regulationis* Lin.

Hélomyzidés :

- | | |
|---------------------------------------|--------|
| <i>Helomyza serrata</i> Lin. | CCC. |
| <i>Helomyza modesta</i> Meig. | C. |
| <i>Eccoptomera pallescens</i> Meig. | CC. |
| <i>Amoebaleria amplicornis</i> Czerny | C (1). |
| <i>Amoebaleria caesia</i> Meig. | AC. |

Borboridae :

- | | |
|------------------------------------|-----|
| <i>Crumomyia nigra</i> Meig. | CC. |
| <i>Crumomyia glabrifrons</i> Meig. | CC. |
| <i>Crumomyia glacialis</i> Meig. | AR. |
| <i>Fungobia nitida</i> Meig. | AC. |
| <i>Limosina silvatica</i> Meig. | C. |

Si l'on voulait caractériser en deux mots cette partie de la faune diptérologique cavernicole, on pourrait dire qu'elle est en été la faune à *Helomyza* et *Borborus*, et en hiver, la faune à *Culex* et *Rhymosia*.

Pour être complet, il faudrait ajouter que l'on rencontre assez fréquemment dans cette association l'une ou l'autre des espèces suivantes, toutefois bien moins régulières que celles de la première liste :

Scatopsidae :

Scatopse notata Lin.

Mycetophilidae :

Exechia contaminata Win.
Exechia dizonia Edw.
Exechia intersecta Meig.
Exechia subulata Win.
Exechia pseudopulchella Lundstr.
Rhynchosia gracilipes Dzied.
Rhynchosia maculosa Meig.
Mycetophila cingulum Meig.
Mycetophila lineola Meig.

Trichoceridae :

Trichocera hiemalis de G.

Psychodidae :

Psychoda erminea Eat.
Psychoda phalaenoides Lin.
Psychoda Severini Ton.

Chironomidae :

Brilla modesta Meig.
Cricotopus inserpens Wlk.

Sciariidae :

Lycoria hispida Win.
Neosciara forficulata Bezzi (¹).

Empididae :

Empis lutea Meig.
Hilara thoracica Macq.

Lonchopteridae :

Lonchoptera tristis Meig.

Dolichopodidae :

Medetera truncorum Meig.

Phoridae :

Phora Schineri Beck.

Helomyzidae :

Eccoptomera longiseta Meig.
Eccoptomera obscura Meig.

Borboridae :

Copromyza equina F.
Stratioborborus suillorum Hal.

Drosophilidae :

Drosophila phalerata Meig.

Milichiidae :

Meoneura obscurella Fall.

Tachinidae :

Calliphora erythrocephala Meig.

Quelques Lépidoptères sont aussi à ranger parmi les trogloxènes réguliers de l'association pariétale. Ils fréquentent, du reste, les entrées des cavernes de toute l'Europe et sont parfois très nombreux en individus.

En Belgique, nous avons surtout à citer, chez les Macrolépidoptères :

Scoliopteryx libatrix Lin.

Triphosa dubitata Lin. (²).

et parmi les Microlépidoptères :

Orneodes hexadactyla Lin.

Acrolepis granitella Treits.

Les Trichoptères sont aussi représentés par quelques espèces très constantes, qui ne sont pas toujours localisées dans la région éclairée, mais pénètrent parfois dans les galeries profondes. Nous en connaissons deux espèces en Belgique :

Micropterna nycterobia Mc Lachl.

Stenophylax permistus Mc Lachl.

(¹) Ces espèces sont peut-être troglophiles, mais on les trouve souvent mêlées aux trogloxènes des entrées.

(²) Dans les grottes des régions montagneuses de toute l'Europe, on rencontre très fréquemment une seconde espèce de ce genre : *T. sabaudiata* Duponchel.

Dans le Sud de la France, outre les deux précédentes, d'autres espèces se trouvent dans les mêmes conditions; JEANNEL (1926, p. 209) cite des grottes de ce pays :

Mesophylax aspersus Ramb.
Micropterna fissa Mc Lachl.
Micropterna sequax Mc Lachl.
Micropterna testacea Scop.

Stenophylax crossotus Mc Lachl.
Stenophylax mitis Mc Lachl.
Stenophylax mucronatus Mc Lachl.

Dans l'ordre des Hyménoptères, nous ne trouvons évidemment que des espèces des groupes parasites : Proctotrypoïdes, Braconides, Ichneumonides, et, assez rarement, Chalcidoïdes.

C'est surtout le premier qui est constant dans nos grottes avec *Erallonyx longicornis* Nees, que nous avons observé en nombre dans presque toutes nos grottes et qui est certainement bien plus répandu dans cet habitat qu'on ne pourrait le croire à l'examen de la littérature biospéologique. Nous en avons vu jusqu'à une cinquantaine d'exemplaires serrés les uns contre les autres sous la même pierre. Cette espèce était si commune par moments dans la caverne aux Végétations (B. 2), à Ramioul, qu'on aurait pu en récolter des centaines. Il est remarquable que le matériel assez abondant que nous possédons de ce Proctotrypoïde comporte uniquement des femelles.

On rencontre plus rarement des représentants de la famille des Braconides, dont *Aspilota nervosa* Hal.

Les Ichneumonides sont beaucoup moins fréquents, mais on ne peut les négliger, car ce sont toujours les mêmes espèces que l'on capture aux entrées des grottes. Elles ne font pas à proprement parler partie de l'association pariétale, car elles se tiennent rarement sur les parois et beaucoup plus souvent à la face inférieure des pierres reposant partiellement sur le sol, dans les fissures, ou bien dans l'espace laissé libre entre la paroi et une plaque de pierre ou de limon durci qui s'en détache. Dans la grotte en Pente (B. 18), à Rochefort, pendant que nous étions occupé à placer les thermomètres, nous avons vu sortir successivement de la même fente de la paroi, trois exemplaires du grand *Amblyteles armatorius* Förster. Cette habitude n'est, du reste, pas particulière aux Ichneumonides; elle est commune à la plupart des Hyménoptères cavernicoles, et des Diptères les accompagnent même souvent. Bien que nous fassions une place à part à la faune qui vit sous les pierres, il va de soi que les trogloxènes réguliers qui s'y trouvent sont inséparables de l'association pariétale proprement dite. La recherche des fissures par ces espèces est due aux mêmes causes que celles qui les poussent à fréquenter les grottes.

Nous avons rencontré les deux espèces suivantes :

Amblyteles armatorius Förster

Exephanes hilaris Gravenh.

En France, JEANNEL cite plusieurs *Amblyteles* des grottes et a également remarqué que ces Insectes se rassemblent volontiers sous les pierres.

Les Chalcidoïdea sont encore trop mal connus, aussi bien les épigés que les

cavernicoles, pour que l'on puisse dire s'ils possèdent des formes constantes dans les grottes. Ils y sont d'ailleurs assez rares, du moins chez nous.

Nous avons pourtant trouvé assez régulièrement des Pteromalides du genre *Trichomalus* et surtout des Eulophides du genre *Tetrastichus*.

JEANNEL (1926) a émis l'hypothèse fort intéressante que les Hyménoptères cavernicoles seraient des parasites d'autres habitants des grottes, trogloxènes ou non. Des tropismes normalement utiles pour la découverte de leurs victimes pourraient aussi les pousser dans les cavernes. Il faut encore remarquer que les Ichneumonides, en particulier, hivernent volontiers dans la mousse ou dans d'autres abris (SEYRIG, 1923 et 1926). Les entrées des grottes ne sont peut-être pas autre chose pour certains d'entre eux qu'un abri temporaire. Il suffirait de savoir si les espèces des grottes sont aussi celles que l'on trouve le plus communément, hivernant dans les mousses et les anfractuosités. Remarquons pourtant que le nombre très réduit d'espèces régulièrement cavernicoles n'est pas, à première vue, favorable à cette explication. Quoi qu'il en soit, les espèces qui s'aventurent trop loin dans les grottes n'en sortiront probablement plus.

Puisque nous en sommes à ces trogloxènes réguliers qui s'abritent sous les pierres, nous ne pouvons passer sous silence les habitudes singulières d'un Diptère de la famille des Tachinidae : *Melinda caerulea* Meigen; cette espèce n'a, que nous sachions, jamais été signalée antérieurement des grottes; nous la trouvons pourtant assez régulièrement chez nous, quelquefois sur les parois, mais le plus souvent par individus isolés sous les pierres plates (ou sous les blocs de craie dans les cavités artificielles du Limbourg); l'Insecte se tient toujours immobile dans une logette creusée dans le sol meuble.

Le caractère le plus frappant de cette faune trogloxène des entrées est son uniformité, même dans des régions très éloignées. Certes, on pourra trouver des différences considérables entre l'association pariétale des grottes d'Europe et de l'Afrique Centrale, par exemple, mais il serait puéril d'imaginer le contraire. Encore faut-il dire que très souvent les mêmes familles ont des représentants dans des régions aussi éloignées.

Si nous nous en tenons aux espèces qui composent cette faune en Belgique, nous voyons qu'une bonne partie d'entre elles se retrouvent dans les mêmes conditions dans presque toute l'Europe, quelques-unes même en Amérique du Nord : *Helomyza serrata* Lin., *Culex pipiens* Lin., et que la plupart des autres sont remplacées ailleurs par des formes voisines. D'autre part, notre faune pariétale trogloxène n'est pas plus pauvre que celle d'autres pays infiniment plus riches en troglobies que le nôtre. Il n'est pas difficile de faire ressortir ce fait. Un tableau en dira plus que de longs discours. Nous y reprenons les espèces les plus caractéristiques de cette association en Belgique. Le signe + dans la colonne réservée à l'un des quelques pays choisis comme points de repère indique que cette espèce est également caractéristique de la faune trogloxène de l'endroit.

Pour l'Amérique (États-Unis), nous indiquons les vicariants.

	Belgique	Hollande	Allemagne	France	Tchécoslovaquie	Autriche	Hongrie	Italie	Roumanie	Yougoslavie	Bulgarie	Amérique
Diptères												
<i>Rhymosia fenestralis</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rhymosia filipes</i> . . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Psychoda phalaenoides</i> . . .	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Theobaldia annulata</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Culex pipiens</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnobia nubeculosa</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amoebaleria caesia</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amoebaleria defessa</i> . . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helomyza modesta</i> . . .	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helomyza pectinata</i> . . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helomyza serrata</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ornithomyia nigra</i> . . .	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptères												
<i>Micropterna nycterobia</i> . . .	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenophylax permistus</i> . . .	+	?	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Hyménoptères												
<i>Exallonyx longicornis</i> . . .	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lépidoptères												
<i>Scoliopteryx libatrix</i> . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Triphosa dubitata</i> . . .	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-

C'est encore un grand mérite des savants directeurs de « Biospeologica » d'avoir compris tout l'intérêt de cette faune que l'on avait crue négligeable. La recherche très soigneuse de ces biotes au même titre que celle des troglobies les plus spécialisés aurait-elle eu pour seul résultat d'en montrer l'uniformité et la constance, cet effort serait largement justifié.

Reprendons les faits essentiels qui se dégagent de l'étude des trogloxènes réguliers :

a) Les trogloxènes de l'association pariétale se trouvent dans les grottes en toutes saisons (Diptères Culicidae (?) et Mycetophilidae, Lépidoptères, Trichop-

tères) ou pendant une partie de l'année seulement (Diptères *Helomyzidae* et *Borboridae*).

- b) Ils s'amassent en nombre prodigieux aux entrées des grottes.
- c) La limite de la zone qu'ils colonisent, ou plus exactement, qu'ils envahissent, correspond à la limite de pénétration de la lumière.
- d) Les membres de cette association ne sont pas quelconques. Il y a bien un certain nombre d'éléments plus ou moins inconstants, mais la masse des trogloxènes des entrées est constituée par un très petit nombre d'espèces, toujours les mêmes, extrêmement abondantes.
- e) L'aire dans laquelle ces insectes colonisent les grottes est étonnamment vaste.
- f) Ces animaux sont incapables de se reproduire dans le domaine souterrain.

Est-il permis de tirer des conclusions de ces faits, et lesquelles ?

Occupons-nous, en premier lieu, des Diptères qui sont un peu moins mal connus, à ce point de vue, que les autres groupes. La plupart des trogloxènes réguliers de cet ordre sont des habitants de lieux humides, vivant de préférence dans les détritus végétaux et les Champignons des sous-bois; certaines espèces, comme le Borboride *Limosina silvatica* Meig., peuvent même se développer exceptionnellement dans les tas de feuilles mortes accumulées aux entrées des grottes (B. 20, n° 162, grotte de Tridaine). Sans doute, ces insectes, les femelles à la recherche d'un endroit pour la ponte, les mâles cherchant à s'accoupler, sont-ils attirés dans les grottes par leur hydrotropisme. Ils ne dépassent toutefois pas la région éclairée, étant doués d'un phototropisme positif très net, comme nous avons pu le démontrer, pour une partie d'entre eux tout au moins (LERUTH, 1934a, Ex. Biol., XVI).

On a souvent insisté sur la facilité avec laquelle on peut capturer les Hélomyzides et les Borborides trogloxènes des cavernes. Ces Diptères sont engourdis et ne s'envolent que pressés de trop près; même dans ce cas, ils préfèrent souvent se laisser tomber sur le sol, où ils s'immobilisent à nouveau. Cette inertie peut être mise sur le compte de la température basse qui règne aux entrées des grottes. Une difficulté se présente cependant : les Hélomyzides sont connus comme résistant bien au froid et quelques espèces fréquentant les grottes sont précisément dans ce cas. Cette action de la température expliquerait cependant que les Diptères trogloxènes ne se reproduisent pas dans les cavernes, alors que, pourtant, la nourriture convenable pour les larves y est parfois abondante.

Attirés vers l'intérieur par l'humidité, retenus dans la zone éclairée par la lumière et engourdis par le froid, ces Diptères ont bien peu de chance de pouvoir s'échapper de ce piège; effectivement, ils semblent bien y mourir à peu près tous, dévorés par les carnassiers troglophiles ou rongés par les Champignons entomophiles.



FIG. 8. — *Région éclairée*. — Habitat de l'association pariétale. Galerie d'entrée (vue vers l'extérieur) de la grande caverne de Fond-de-Forêt (B. 7).

Cliché J. Damblon.

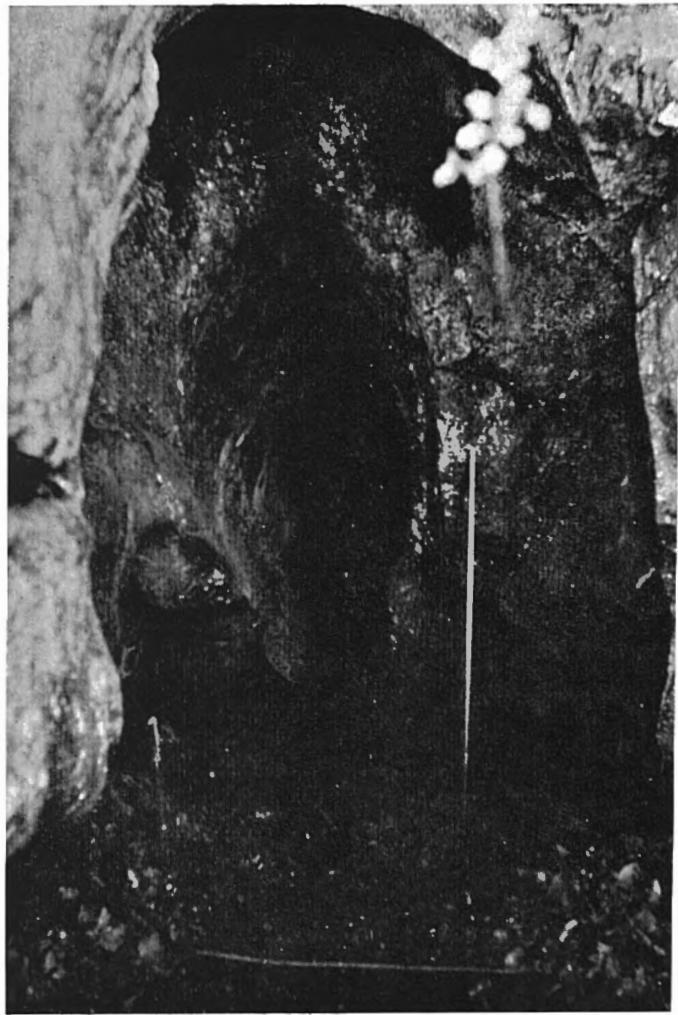


FIG. 9. — *Région éclairée*. — Habitat des muscicoles des entrées. Galerie d'entrée, en pente descendante, du Trou des Nutons (B. 49), à Sinsin : parois couvertes de mousse; accumulation de feuilles mortes et de débris végétaux.

Cliché R. Leruth.



FIG. 10. — *Région éclairée*. — Habitat de la faune endogée des entrées.
La grotte de Monceau (B. 10), à Esneux.

Cliché R. Leruth.



FIG. 11. — Entrée d'un terrier de Blaireau, avec accumulation de feuilles mortes et de débris végétaux, réalisant un habitat semblable à celui de la région éclairée de certaines grottes. D'après FALCOZ, 1914.

Le comportement des Trichoptères a, sans doute, beaucoup d'analogie avec celui de la plupart des Diptères, mais oserions-nous étendre cette explication classique, encore si entachée d'hypothèse, aux autres groupes ?

Un phénomène aussi général ne pourrait avoir, croirait-on, qu'une cause générale et probablement très précise, quasi mathématique. Cependant, l'examen attentif des faits n'encourage guère dans cette voie. La seule conclusion vraiment générale que l'on puisse tirer, c'est que l'humidité est sûrement le facteur de colonisation des grottes par les trogloxènes, comme il l'a été pour les troglobies et comme il l'est encore pour les troglophiles. Mais, à part cela, que de problèmes particuliers, apparemment secondaires, viennent se greffer sur la question principale et rendre presque inacceptables les solutions imaginées !

Tout d'abord, la variété de la faune trogloxène fait hésiter à expliquer de la même manière le comportement d'animaux biologiquement et morphologiquement aussi différents que des Lépidoptères, des Diptères saprophages, des Hyménoptères parasites et des Trichoptères à développement aquatique.

La constance et la régularité des trogloxènes des entrées de grottes ne permettent cependant, en aucune façon, de considérer cette faune comme purement accidentelle, ce qui nous dispenserait de chercher une explication quelconque à sa présence dans les grottes.

Enfin, un grand nombre d'Insectes qui paraissent avoir la même biologie que nos trogloxènes réguliers n'entrent jamais dans le domaine souterrain. Cette constatation est particulièrement troublante pour les groupes des Trichoptères et des Lépidoptères.

Nous croyons raisonnable de laisser cette question ouverte, plutôt que d'adopter quelque hypothèse plus ou moins séduisante.

Avant d'abandonner définitivement le sujet, nous dirons encore quelques mots d'un Diptère trogloxène, *Culex pipiens* Lin. Ce Culicide, commun partout, abonde aux entrées des grottes, mais on n'y trouve à peu près exclusivement que des femelles. Sur les milliers d'exemplaires de ce moustique que nous avons vus depuis le début de nos recherches, nous avons rencontré en tout et pour tout quatre mâles. Très facile à reconnaître, ce sexe ne pouvait cependant pas nous échapper, car nous l'avons recherché spécialement, frappé depuis longtemps par son extrême rareté dans les cavernes. Dans un ouvrage très fouillé consacré à la biologie de cette espèce, ROUBAUD (1933) a montré qu'il existait deux races de *C. pipiens* inséparables par les caractères morphologiques de la larve et de l'adulte, mais très différentes physiologiquement et biologiquement : la race rurale, primitive (race hétérodyname et anautogène, *Culex pipiens pipiens* Lin.), et la race citadine, plus récente (race homodyname et autogène, *Culex pipiens autogenicus* Roubaud). Sans entrer dans les détails, disons que la race rurale, après un certain nombre de générations, devient incapable de se reproduire, si ce n'est après une période de repos (asthénobiose), passée par la femelle seule, dans des abris très humides et assez froids. Les phénomènes les plus remarquables accompagnant

cette diapause sont un jeûne absolu, et, ce qui pourrait paraître paradoxal, un engrangement considérable des semelles (autotrophie adipogénique).

De la lecture du travail de ROUBAUD, il résultait pour nous que les *Culex* trogloxènes étaient très probablement des individus de la race rurale en état d'asthénobiose. Nous avions, en effet, observé à plusieurs reprises, sans pouvoir l'expliquer, ce gonflement de l'abdomen (physogastrie), causé par l'engraissement. M. ROUBAUD a eu la grande obligeance d'élever et d'étudier une série de *Culex* capturés dans une de nos grottes et a pu confirmer notre hypothèse en nous apprenant que les individus envoyés étaient bien des *Culex pipiens pipiens* en état d'hibernation.

A un autre point de vue, l'histoire de ce *Culex*, particulièrement bien étudié, montre la complexité que peut revêtir une question en apparence banale. Seule la connaissance approfondie de la biologie des trogloxènes permettra de comprendre les raisons de leur comportement. Gardons-nous donc d'explications *a priori*.

2. LES CARNASSIERS DE L'ASSOCIATION PARIÉTALE.

Nous avons insisté sur l'extraordinaire richesse en individus des trogloxènes de l'association pariétale. Cette abondance explique l'existence, dans les régions qu'ils fréquentent, de carnassiers vivant à leurs dépens.

Les carnassiers troglophiles des entrées ne comptent que quelques espèces; aucune n'est spéciale à cet habitat dans nos régions, mais les entrées des grottes sont certainement, pour plusieurs d'entre elles, les endroits où l'on peut les trouver avec le plus de certitude en toutes saisons.

Trois Araignées sont particulièrement communes : *Nesticus cellulanus* Cl., *Meta Menardi* Latr. et *Meta Merianae* Scop. Il n'existe peut-être pas une seule grotte en Belgique, voire en Europe, d'où la première soit absente; encore faut-il prendre ici le terme « grotte » dans son acception la plus générale, car *Nesticus* se trouve aussi bien dans les cavités naturelles que dans les excavations creusées par l'homme, y compris les caves des habitations.

A ces trois espèces, absolument caractéristiques de cet habitat, il faut ajouter les *Tegenaria*, dont une espèce, *Tegenaria silvestris* L. K., se rencontre très régulièrement sur les parois éclairées de nos cavernes: nous avons pris plus rarement d'autres espèces de ce genre: *T. torpida* C. K., *T. saeva* Bl. et *T. atrica* C. K. Nombreuses sont les *Tegenaria* signalées des grottes des pays voisins.

En France (JEANNEL, 1926, p. 150 et FAGE, 1931, Biosp., LV, p. 246) :

Tegenaria atrorium E. Simon
Tegenaria domestica Cl.
Tegenaria pagana C. L. K.

Tegenaria saeva Blackwall
Tegenaria parietina Fourcroy

En Allemagne :

Tegenaria atrica C. K.
Tegenaria Derrhami Scop.
Tegenaria domesticana Cl.

Tegenaria larva Sim.
Tegenaria silvestris L. K.

Leptyphantes leprosus Ohl. n'est pas rare non plus, surtout dans nos grottes artificielles. Enfin, des Araignées trogloxènes profitent quelquefois de l'abondante nourriture qui existe aux entrées des cavernes : tels sont les *Amaurobius* (*A. ferox* Walk.) et les *Coelotes* (*C. terrestris* Wider).

Des Opilions font également partie de cette association : *Nemastoma quadripunctatum* Perty, *N. chrysomelas* Herm. et *Liobunum rotundum* Latr.

3. LES TROGLOPHILES DE L'ASSOCIATION PARIÉTALE.

A ces deux éléments essentiels de la faune pariétale des régions éclairées viennent s'ajouter un certain nombre d'espèces, troglophiles pour la plupart, qui n'ont aucun rapport, sinon de voisinage, avec les animaux des deux catégories précédentes.

Les Silphides du genre *Choleva* viennent effectuer aux entrées des grottes une partie de leurs métamorphoses. On trouve très souvent en France, plus rarement et surtout en bien plus petit nombre chez nous (B. 2, B. 10), dans les fissures des parois, des logettes hémisphériques en argile durcie, dans lesquelles, selon toute vraisemblance, les larves de *Choleva* subissent la nymphose. Les adultes sortent vers le mois de mars, époque à laquelle on en rencontre fréquemment, errant sur la muraille.

Citons des grottes de Belgique :

Choleva cisteloides FröL.
Choleva bicolor Jeannel
Choleva Reitteri Petri

Choleva oblonga Latr.
Choleva glauca Britten

Le Mycétophilide trogophile *Polylepta leptogaster* Win. et sa larve tisseuse sont aussi très fréquents toute l'année sur les parois éclairées, mais on les trouve aussi bien dans les galeries profondes.

Un Copéognathe se développe aux entrées des grottes, vraisemblablement dans une grande partie de l'Europe, et doit être tenu pour un bon trogophile de l'association pariétale; c'est le *Prionoglaris stygia* Enderl. (Biosp., XI), dont l'identité tout à fait inattendue avec le rarissime *Scoliopsyllopsis Latreillei* ENDERLEIN (1912) a été démontrée récemment par A. BALL (1936). On trouve cet Insecte en abondance, dans la pénombre, sur les parois de plusieurs cavernes belges. Nous avons rencontré très souvent les larves et les nymphes de cette espèce, et il n'est pas douteux qu'elle puisse accomplir tout son cycle biologique dans cet habitat.

Des Machilides du genre *Forbicina* sont souvent tapis dans les recoins de la roche et peuvent être rangés également parmi les troglophiles des entrées.

En résumé, outre ces dernières espèces troglophiles, l'association pariétale de la région éclairée comprend surtout, dans nos pays : d'un côté, l'immense foule des trogloxènes réguliers, — le gibier, — et de l'autre, les carnassiers troglophiles, — les chasseurs.

Cette faune peut être beaucoup plus variée dans d'autres régions.

Déjà dans le Sud de l'Europe, nous avons à signaler un groupe supplémentaire des plus intéressants : les Orthoptères des genres *Dolichopoda* et *Troglophilus*.

Mais dans les régions équatoriales, notamment en Afrique, on rencontre, parmi les carnassiers des entrées, des représentants d'un groupe inattendu dans cet habitat : des Hémiptères Réduvides très curieux, auxquels se joignent des Gryllides aux antennes démesurément allongées, couvrent les murailles et exploitent le troupeau des trogloxènes ; enfin, les Araignées du genre *Pholcus*, qui sont toujours de mauvais trogloxènes dans nos régions, ont en Afrique des formes caractéristiques des entrées de grottes : *Pholcus lucifugus* E. S. en Afrique orientale, et *Pholcus Leruthi* DE LESSERT (1935), au Congo belge.

II. — La faune des débris végétaux, des mousses et des pierres enfoncées.

a) Les mousses se développent très bien, grâce à l'humidité, dans les régions éclairées des cavernes. Le vent y accumule, d'autre part, des feuilles mortes et des débris ligneux ; la décomposition et le tassemement des couches profondes de ces dépôts les transforment en humus. La faune que l'on peut observer dans ces biotopes présente, évidemment, certaines analogies avec celle des mêmes habitats dans le monde épigé ; l'une et l'autre ne sont cependant pas identiques, car tous les humicoles et tous les muscicoles sont loin de se trouver aux entrées des grottes et, en outre, il n'est pas rare que de bons troglophiles et même des troglobies peuplent en nombre les détritus végétaux de la zone éclairée.

Dans nos régions, les Coléoptères sont fréquents aux entrées des grottes et comptent plusieurs représentants assez caractéristiques des accumulations de feuilles mortes ; ce sont des Staphylinides (*Atheta*, *Quedius*, *Proteinus ovalis* Steph., *Ocalea picata* Steph., *Xylodromus concinnus* Marsh.), des Psélaphides (*Bythinus securiger* Reichb.), des Silphides (*Catops*), des Lathridiidae (*Enicmus minutus* Er., *Coninomus nodifer* Westw.) et des Cryptophagides (surtout *Cryptophagus umbratus* Er.).

Ce milieu est très favorable au développement de certains Diptères ; aussi y trouve-t-on régulièrement des larves de Sciarides (*Neosciara vivida* Win. et *Neosciara fenestralis* Zett.) et de Borborides (*Limosina*).

Parmi les autres groupes les plus abondamment représentés, citons en tout premier lieu les Collemboles et les Acariens qui y pullulent, des Myriapodes, des Araignées (particulièrement *Leptyphantes Zimmermanni* Blackw., très constante dans cet habitat), des Pseudoscorpions (*Neobisium*, *Chthonius*), des Opilionides (*Nemastoma chrysomelas* Herm. dans les feuilles mortes), des Crustacés Isopodes (*Oniscus asellus* Lin., *Porcellio*, *Trichoniscus*) et même des Copépodes, enfin des Oligochètes Lumbricides (*Eisenia*, *Allolobophora*) et Enchytraeides (*Fridericia*).

b) Une faune assez analogue vit sous les pierres de la région éclairée, lorsque celles-ci reposent sur un sol limoneux ou lorsqu'elles sont entassées et mêlées d'humus.

Dans nos cavités artificielles du Limbourg, le Carabide Sphodrine troglophilie *Aechmites terricola* Herbst s'abrite en nombre sous les blocs de craie éboulés au voisinage des entrées.

Ces milieux sont surtout fréquentés par des animaux endogés ou humicoles qui trouvent là les conditions d'humidité qu'ils recherchent. Peu d'espèces sont spéciales aux grottes, mais celles qui s'y trouvent sont très constantes et très régulières aux entrées des cavités; il faut donc leur accorder quelque intérêt. Du reste, fait digne de retenir l'attention, toutes les espèces des lieux humides ne s'y trouvent pas. Ainsi, si tous les Collemboles peuplant les endroits humides fréquentaient les entrées des grottes, on devrait citer de cet habitat presque tous les représentants de cet ordre; en réalité, il n'en existe qu'un nombre relativement réduit d'espèces; on les rencontre, toujours les mêmes, dans presque toutes les grottes offrant des conditions favorables. De toutes les autres formes dont la présence y serait théoriquement possible, quelques-unes se voient bien très occasionnellement, mais la plupart n'ont jamais été signalées dans cet habitat.

III. — Les coprophages des entrées.

De même que les excréments de Mammifères sont vivre au fond des cavernes un petit monde spécial, de même les déjections des entrées ont leur faune particulière. Mais ici encore, il s'en faut de beaucoup que tous les coprophages épigés se trouvent dans ces conditions; un très petit nombre seulement s'observent régulièrement : on rencontre surtout fréquemment des *Catops* (Silphides) et, parmi les Staphylinides, quelques *Atheta* (surtout *triangulum* Kraatz) et des *Quedius*; l'Histeride *Gnathoncus rotundatus* Kugel. est parfois commun; des Ptinides (*Niptus unicolor* Pill.) se tiennent souvent en nombre dans le voisinage de vieux excréments.

Les Diptères sont surtout représentés par quelques *Limosina* et, quelquefois, par le scatophage banal *Scatopse notata* Lin. Les Acariens sont souvent nombreux, mais appartiennent aux mêmes espèces que celles qui fréquentent les régions profondes. Des prédateurs : Araignées, Opilions, sont à l'affût dans le voisinage.

E. — FAUNE DES GROTTES FREQUENTEMENT VISITEES.

Nous avons vu que l'intervention de l'homme dans le domaine souterrain pouvait modifier très sensiblement les conditions du milieu.

Pratiquement, la faune terrestre des grottes en est-elle très affectée ? Pas toujours, sans doute, et assurément pas pour tous ses représentants.

L'importance et la nature des travaux entrepris entrent en considération. Les régions trop profondément bouleversées peuvent devenir inhabitables pour les espèces délicates et l'on connaît plus d'un exemple de stations de troglobies rares paraissant détruites depuis l'aménagement de la caverne qu'ils habitaient. Mais plutôt que de parler de destruction, il vaut mieux dire disparition, car les

troglobies qui, comme nous l'avons montré plus haut, habitent les fentes, ne sont pas détruits, mais ne se montrent plus aux endroits devenus inhabitables.

C'est bien ce que paraît prouver une observation assez récente dans une grotte de l'Amérique du Nord (Biosp., LVI, p. 314). Luray Caverne, en Virginie, a été découverte en 1878 et aménagée à tel point que le visiteur, en passant de l'hôtel luxueux dans la grotte, « n'éprouve aucun changement ». Le type unique du *Pseudanophthalmus Hubbardi* Barber avait été capturé dans cette station en 1884, et l'espèce n'avait pas été reprise depuis. JEANNEL l'avait recherchée vainement lors de sa campagne spéléologique, en 1928. Un piégeage systématique a cependant permis à BARBER de reprendre ultérieurement une trentaine d'exemplaires de ce Carabide. L'espèce, bien qu'elle ait disparu de la grotte proprement dite à la suite de bouleversements continuels qui durent depuis près d'un demi-siècle, n'est nullement détruite, mais a continué à prospérer dans les fentes voisines de la roche ou dans les fissures de l'argile; preuve de plus, s'il en fallait encore, que les cavités accessibles à l'homme ne constituent pas le domaine exclusif de la faune cavernicole.

JEANNEL (1926, p. 88) nous a fourni d'autres exemples remarquables de Coléoptères troglobies rares n'ayant jamais été retrouvés depuis l'exploitation de leur habitat : le Carabide *Duvalius Simoni Simoni* Abeille, dans la grotte de la Minerve (Hérault); le Silphide *Bathysciola Schiödtei grandis* Fairmaire, dans la grotte d'Isturits (Basses-Pyrénées); les Carabides* *Trechus navaricus* Vuillefroy, dans la grotte de la Sarre (Basses-Pyrénées); **Pterostichus microphthalmus* Delarouzée, **Aphaenops rhadamanthus* Linder, *Aphaenops Pandellei* Linder et *Geotrechus gallicus gallicus* Delarouzée, dans la grotte de Bétharram, une des plus riches en Coléoptères troglobies, qui tous ont disparu, à l'exception du seul *Speonomus speluncarum speluncarum* Delarouzée (Silphide). Les trois espèces marquées d'un * n'ont pas d'autres stations connues.

Mais, la plupart du temps, tous les cavernicoles sont loin d'être aussi difficiles et se maintiennent parfaitement dans les grottes visitées, sinon dans les salles constamment parcourues, du moins dans les galeries situées en dehors du trajet habituel des touristes. Ils y sont quelquefois très abondants par suite de la richesse des ressources alimentaires.

En dehors des espèces introduites par les visiteurs et dont le sort est celui de tous les hôtes accidentels des grottes, la faune n'est pas autrement modifiée, si ce n'est que très souvent, les troglophiles des entrées s'aventurent beaucoup plus loin dans ces cavités et pullulent jusque dans les salles les plus reculées. D'après nos observations, ce sont surtout des Collemboles et des Acariens qui envahissent ainsi les détritus ligneux toujours abondants dans les cavernes aménagées. Des Coléoptères, Cryptophagides et Endomychides (*Mycetaea*) s'y joignent dans beaucoup de cas.

Les *Nesticus*, Araignées typiques des entrées de grottes, se sont répandues partout dans les grottes de Remouchamps (B. 35) et de Han-sur-Lesse (B. 38), et *Nemastoma chrysomelas* Herm. (Opilions), très régulier dans la région éclairée

des cavernes belges, est commun dans toutes les salles visitées de cette dernière. Des Psychodides (Diptères) s'y trouvent jusque dans la « Salle d'Armes ».

Nous n'insisterons pas davantage sur ce point, l'intrusion de la faune des entrées s'expliquant facilement par les changements apportés aux conditions d'existence dans les grottes constamment parcourues, et surtout par l'abondance inusitée de la nourriture.

F. — FAUNE DES MILIEUX VOISINS.

1. LA FAUNE ENDOGÉE.

On pourrait croire aisément, à première vue, que les animaux endogés sont les cavernicoles des terrains meubles comme la faune phréatique prolonge dans toutes les eaux souterraines la population aquatique des grottes. Toutes les conditions du milieu cavernicole ou à peu près se retrouvent dans le domaine endogé; les facteurs météorologiques sont pratiquement identiques de part et d'autre. Il est donc absolument normal que les habitants de ces deux régions du domaine hypogé soient en partie comparables. La faune de la pierre enfoncée compte plusieurs formes réellement troglobies et qu'il serait illogique de ranger parmi les troglophiles pour cette seule raison. De plus, beaucoup de troglophiles de nombreux groupes fréquentent indifféremment les deux milieux; souvent aussi, des formes étroitement apparentées colonisent, les unes les cavernes, les autres les fissures de l'argile. Il serait puéril, surtout dans ce dernier cas, d'invoquer des motifs différents pour expliquer le peuplement des deux domaines.

Il est, du reste, très suggestif que presque toutes les lignées ayant subi l'évolution souterraine ont distribué une partie de leurs représentants dans les grottes, une autre dans le milieu endogé, tandis que quelques-uns ne se décidaient, exclusivement, ni pour les premières, ni pour le second.

Nous en avons encore actuellement un excellent exemple avec les Araignées du genre *Porrhomma*, dont nous nous occuperons bientôt. JEANNEL (1931) admet même que certains Coléoptères troglobies auraient été des endogés avant de peupler les grottes.

Examinée ainsi sous certains aspects particuliers, il semblerait bien que la question dût être tranchée en faveur de l'assimilation pure et simple des endogés aux cavernicoles.

Pourtant, comme le remarque RACOVITZA (1907, Biosp., I), prise en bloc, la faune endogée est très différente de celle des cavernes. On pourrait aussi bien dire que la faune de la pierre enfoncée comporte, à côté d'un nombre sans doute assez important de cavernicoles, tout un monde supplémentaire; celui-ci n'est certainement pas indifférent aux facteurs physiques que le milieu endogé a en commun avec les grottes, mais les conditions spéciales, caractéristiques du premier, lui sont avant tout indispensables. Ainsi, les rhizophages sont des endogés typiques et ne peuvent être cavernicoles qu'occasionnellement dans les grottes dont la voûte, peu éloignée de la surface, laisse passer un chevelu de longues

radicelles. Les Curculionides des genres *Aleocyba* et *Troglorrhynchus* sont des endogés de ce type.

Il faut donc, en définitive, tenir la faune endogée pour comparable en partie à la faune cavernicole, mais reconnaître tout de suite l'impossibilité de confondre entièrement la population de ces deux habitats.

2. LA FAUNE HUMICOLE, LA FAUNE MUSCICOLE ET LA FAUNE DES FEUILLES MORTES.

Autant de sections qui peuvent paraître judicieuses si l'on s'en tient à l'étude d'un exemple typique de chacun de ces habitats, mais qui se montrent n'être que des coupures arbitraires si l'on multiplie les observations. La faune des mousses et celle des tas de feuilles mortes sont souvent très semblables. Les couches profondes de ces derniers passent insensiblement à l'humus, qui peut lui-même être en continuité avec le milieu endogé.

Nous ne dirons rien d'autre de la faune de ces biotopes, si ce n'est que les rapports avec la population des cavernes deviennent de plus en plus éloignés si nous passons de la faune endogée à la faune humicole et de celle-ci aux habitats des mousses et des feuilles mortes.

Tous ces habitats sont fréquemment réalisés aux entrées des grottes, mais, dans ce cas, leur faune est quelque peu transformée, par l'adjonction d'un certain nombre de troglophiles et de troglobies, et par la suppression d'une partie des biotes caractéristiques de ces habitats en dehors des cavernes.

3. LA FAUNE DES MICROCAVERNES.

Nous avons eu l'occasion de revenir à plusieurs reprises sur cette question dans nos travaux antérieurs : Existe-t-il une certaine parenté entre la faune des cavernes et les pholéophiles ? Nous avons particulièrement développé notre point de vue dans un mémoire consacré aux Coléoptères cavernicoles de la Belgique (LERUTH, 1935, Ex. biol., XXIV). Les conclusions que nous avons tirées sont basées sur l'étude d'un seul groupe; nous ne croyons pourtant pas téméraire de les généraliser, c'est-à-dire de les étendre à l'ensemble de la population de ces deux milieux.

Le facteur dominant, dans les microcavernes, est la présence d'un hôte autour duquel se groupe, plus ou moins étroitement, à peu près toute la faune des terriers et des nids. Celle-ci est donc composée avant tout de « xénophiles », animaux spécialisés au point de vue alimentaire, sur lesquels les conditions physiques, essentielles dans les cavernes, n'ont que peu ou pas d'influence.

Dès lors, le seul groupe de la faune cavernicole avec lequel nous puissions comparer les pholéophiles est celui des « faux cavernicoles » tel qu'il a été défini dans un chapitre précédent (voir p. 62). Nous avons dit ce qu'il fallait penser, à notre avis, de ces « faux cavernicoles ». Le même raisonnement nous conduirait à rejeter de la faune cavernicole la population des microcavernes, contrairement

à l'avis de FALCOZ (1914). Les xénophiles des terriers, pas plus que les xénophiles des grottes, ne sont des troglophiles. Ils forment un monde particulier qui doit être étudié dans ses rapports avec l'hôte bien plus que dans ses réactions au milieu souterrain; il ne recherche d'ailleurs pas ce dernier, qui lui est en quelque sorte imposé par les mœurs des Mammifères auxquels il est inféodé. C'est également la conclusion à laquelle était arrivé JEANNEL (1922a, Biosp., XLVII).

Il est donc parfaitement logique qu'un auteur traitant de la faune des microcavernes y incorpore les xénophiles des grottes, mais il serait injustifiable d'annexer les pholéophiles à la faune troglophile.

Pour terminer ce chapitre, ajoutons qu'à côté des xénophiles formant la grande masse de la population des terriers, on y trouve un petit nombre d'animaux aimant les lieux humides, qui sont souvent des troglophiles et des trogloxènes habituels des entrées de grottes.

Beaucoup d'animaux, rangés par FALCOZ (1914) parmi les habitants occasionnels des terriers ou « pholéoxènes », sont dans ce cas : les Coléoptères *Ptomalaphagus sericatus* Chaudoir (Silphide), *Proteinus ovalis* Stephens, *Omalium excavatum* Stephens, *Sipalia circellaris* Gravenhorst, *Ocalea picata* Stephens (Staphylinides), la plupart des Psélaphides de sa liste, plusieurs Aranéides et Myriapodes et, sans doute, aussi le Diptère Sciaride *Pnyxia (Allostoomma) subterranea* Schmitz sont avant tout des muscicoles ou des habitants des détritus végétaux et de l'humus; ils fréquentent à ce titre la région éclairée des cavernes et les terriers quand ils y trouvent des conditions favorables. En fait, si l'on considère le milieu microcavernicole comme une entité écologique caractérisée par la présence d'un hôte, comme la logique l'exige, tous les éléments cités ci-dessus sont évidemment de bien plus mauvais pholéophiles encore qu'ils ne sont des cavernicoles occasionnels. Bien que les rapports soient complètement renversés, ils occupent dans la faune des terriers à peu près la même place que les guanobies et les autres faux cavernicoles dans la population des grottes. D'un côté comme de l'autre nous avons, en effet, affaire à des animaux qui fréquentent ces habitats pour des conditions accidentnelles du milieu considéré. Si donc un parallèle peut être établi entre ces deux biotopes, il n'est possible de le faire qu'en renversant complètement les points de vue; il serait même difficile de trouver deux milieux s'opposant plus parfaitement, puisque, régis, en première analyse, par un grand nombre de facteurs communs, les seuls qui soient essentiels et caractéristiques dans l'un sont accessoires et même accidentels dans l'autre, et réciproquement.

D'autre part, il est clair que les terriers peuvent recouper des galeries fréquentées par les endogés et contenir ainsi, occasionnellement, des habitants de ce biotope; ainsi, on a pu rencontrer parfois le Carabide *Trechoblemus micros* Herbst dans les microcavernes. La présence d'un certain nombre de Chilopodes dans les terriers s'explique de la même façon.