

LA NAISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DE LA BIOSPÉOLOGIE ANTE ET POST ÉMILE RACOVITZA (1907)

par Christian JUBERTHIE ¹

Resumen

Desde principios del siglo XIX la búsqueda de una fauna desconocida, la fauna cavernícola, dentro de un hábitat nuevo e inexplorado, las cuevas y simas, hizo que un creciente número de zoólogos prospeccionara con entusiasmo el medio subterráneo y llegara a diversas conclusiones, que todavía hoy resultan válidas, acerca de las modificaciones anatómicas propias de los animales cavernícolas.

A finales del siglo XIX, las observaciones y descripciones que se habían acumulado eran suficientemente consistentes como para que varios autores propusieran interpretaciones, a menudo contradictorias, sobre el origen de los organismos cavernícolas y sobre las peculiares adaptaciones que éstos habían experimentado bajo la influencia de las condiciones del medio subterráneo. El hallazgo, en 1904, de *Typhlocirolana moraguesi* en las Coves del Drac fue determinante en la trayectoria científica de Émile Racovitza y, pocos años más tarde, le condujo a redactar una síntesis crítica y brillante titulada *Essai sur les problèmes biospéologiques*. Este artículo, que fue publicado en 1907, constituye un hito muy destacable en la historia de la Biología Subterránea.

Resum

Des de començaments del segle XIX la recerca d'una fauna desconeguda, la fauna cavernícola, dins d'un nou hàbitat, les coves, va fer que un nombre creixent de zoòlegs prospectés amb entusiasme el medi subterrani i arribés a certes conclusions, que avui encara són vigents, sobre les modificacions anatòmiques pròpies dels animals cavernícoles.

A finals del segle XIX, la quantitat d'observacions i de descripcions acumulades era prou consistent perquè alguns autors proposassin interpretacions, sovint contradictòries, sobre l'origen dels organismes cavernícoles i sobre les seves peculiars adaptacions sota la influència de les condicions del medi subterrani. En 1904, la troballa de *Typhlocirolana moraguesi* a les Coves del Drac va ésser determinant en la trajectòria científica d'Émile Racovitza i, en poc temps, li va permetre redactar una síntesi crítica i brillant amb el títol *Essai sur les problèmes biospéologiques*. Aquest article, publicat en 1907, és una fita molt destacable dins la història de la Biologia Subterrània.

Prologue

Le but de cet historique est de retenir dans les nombreuses publications du XIXe siècle sur les espèces qui vivent dans les cavernes les acquisitions scientifiques et les faits objectifs qui méritent de passer à la postérité, et en revanche de laisser de côté les parties obsolètes de ces travaux, faits sans aucune rigueur scientifique.

La recherche à partir du début du XIXe siècle, d'une nouvelle faune, la faune cavernicole, dans un nouvel habitat, les grottes, a conduit un nombre de plus en plus grand de zoologistes à prospecter avec enthousiasme les grottes et à proposer un certain nombre de conclusions sur les modifications anatomiques des animaux

cavernicoles qui ont gardé toute leur valeur de nos jours.

Vers la fin du siècle, le nombre des observations et des descriptions a été suffisant pour inciter plusieurs auteurs à proposer leur interprétation de l'origine des cavernicoles et de leurs adaptations sous l'influence des conditions du milieu souterrain. Souvent contradictoires, Émile RACOVITZA en a fait en 1907 une brillante synthèse et critique, dans laquelle il a clarifié les problèmes et suggéré les voies de recherches du futur. Article qui a eu un impact considérable par son contenu, et par ce qu'il a induit, l'organisation des prospections faunistiques dans le cadre de l'entreprise Biospéologica, la création du premier Institut de Spéologie à Cluj en Roumanie, et l'action conjuguée durant un demi siècle de trois savants, Émile RACOVITZA, René JEANNEL, Pierre-Alfred CHAPPUIS.

¹ Laboratoire Souterrain de Moulis (France).
Société Internationale de Biospéologie.

En premier, je vais tracer un tour d'horizon de l'histoire de l'inventaire de la faune souterraine et des connaissances acquises au cours du XIXe avant l'article d'Émile Racovitza de 1907.

Époque Préhistorique

12 000 ANS B P

Magdalénien. Le premier animal cavernicole connu et dessiné; est un Orthoptère, probablement *Troglophilus*, gravé sur un os de *Bos primigenius*, découvert dans la «Grotte des Trois Frères» en Ariège (France), datant du Magdalénien soit 12 000 ans environ avant le Présent (CHOPARD, 1928).

Antiquité Romaine

1ER SIÈCLE

Le philosophe SENEQUE, né à Córdoba, rapporte la présence de poissons dans une grotte de «Turquie», observation non confirmée de nos jours.

Moyen-Âge

En Occident, les grottes ont été considérées comme les portes de l'Enfer, gardées par Cerbère et habitées par des êtres fantastiques dont les dragons qui sont restés intégrés dans la pensée religieuse du Moyen-Âge.

A noter que:

- **Cerbère** a été utilisé pour nommer de nombreuses espèces: citons *Aphaenops cerberus*,
- **Styx**, la rivière sur laquelle Charron conduisait le mort en Enfer, a été utilisé comme racine pour classer écologiquement les animaux cavernicoles aquatiques en stygobies et stygophiles, termes équivalents à troglobies et troglaphiles pour les terrestres
- **Dragons**. Dans son fameux livre «*Mundus subterraneus*» (1678), Athanasius KIRCHER décrit et dessine quatre espèces de dragons dont le *Draco helveticus* (Figure 1).

Du XVI au XVIII siècle environ, les os fossiles découverts dans les grottes ont été attribués à des dragons géants (Notamment, VOGT en 1729).

En iconographie, plusieurs peintures et dessins représentent des dragons. Par exemple: Pablo UCELLLO (en 1440) peintre italien a représenté Saint Georges tuant le dragon à l'entrée d'une grotte; Jean-Daniel MILIUS (1622), a dessiné un archer tuant un dragon dans une grotte.

A notre époque, des représentations du dragon per-

sistent en Biospéologie: une lithographie portant deux Protées et un dragon a été distribuée lors du Congrès international de Spéléologie à Barcelone; en 2004, la nouvelle couverture de la revue de la Société Internationale de Biospéologie «Subterranean Biology» est illustrée avec un dragon.

Plusieurs grottes ont été dédiées aux dragons; citons la «Drachen-Höhle» en Styrie, la «Dragon's Breath Cave» en Namibie, avec le plus grand lac souterrain au monde, et l'exemple le plus d'actualité, la «Cova del Drac» à Majorque.

Les Premières Découvertes et Descriptions

1556

Citons pour mémoire Georgius AGRICOLA qui publie en 1556 «*De Re Metallica*», traité consacré aux mines et à la métallurgie dans lequel il consacre un chapitre aux «*créatures qui vivent sous-terre*». De fait, il ne considère que les formes que nous appelons de nos jours troglaxènes. Il distingue: - d'une part les animaux qui se rendent de nuit ou de manière occasionnelle et temporaire dans les grottes, oiseaux, chouettes, chauves-souris; - d'autre part, ceux qui restent quelques mois cachés dans les grottes ou équivalent, citant les quadrupèdes qui utilisent des terriers et des tanières (marmottes, belette, zibeline, furet, ours, caméléon, salamandre, tortue de terre, etc).

En dehors des chauves-souris aucune de nos jours n'est retenu en Biologie souterraine.

1768

Slovénie. Il est classique et exact de considérer que la période scientifique commence avec la description par LAURENTI en 1768 du Protée, *Proteus anguinus*, de grottes de Carniole.

Il avait été préalablement signalé par Weichard VALVASOR en 1689 de la source intermittente de Bella-Bach d'où il était parfois expulsé, précisant que le dragon était petit et ressemblait à un Lézard (1^{er} volume, livre 4, p. 596), et pour la seconde fois vaguement décrit par STEINBERG en 1761, d'après 5 exemplaires, mais considéré comme un poisson inconnu, de couleur blanche, ayant 4 pattes.

1776

Italie. Un Orthoptère cavernicole, *Dolichopoda pal-pata*, est décrit de Syracuse par SULZER.

1781

République Tchèque. Un vers (*Lumbricolorum* sp) est capturé dans une source à Prague par J. MEYER; il sera décrit par VEJDOVSKY comme *Trichodrilus pragensis*.

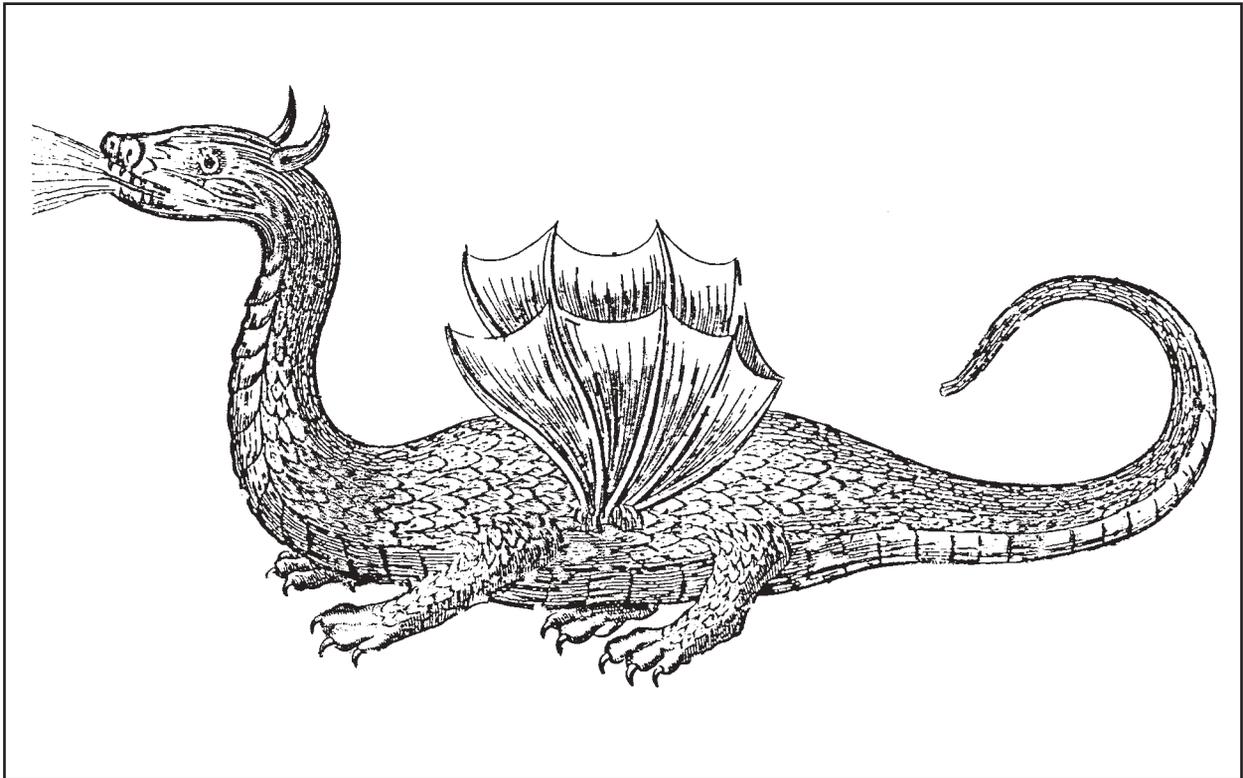


Figure 1: Draco helveticus, d'après KIRCHER (1678).

Figura 1: Draco helveticus, segons KIRCHER (1678).

1799-1817

Venezuela. L'oiseau cavernicole, le Guácharo, *Steatornis caripensis* est décrit par le zoologiste allemand Alexander von HUMBOLDT de la grotte du Guácharo au Venezuela lors de son expédition américaine.

1957 Eugenio de BELLARD PIETRI reproduit une lettre du Frère capucin Francisco de TAUSTE de **1678** dans laquelle il décrit succinctement des oiseaux nocturnes, grands comme des pigeons, qui entrent et qui sortent toute la nuit de la grotte du Guacharo.

1972 Augusto VIGNA TAGLIANTI signale dans une lettre adressée à Fra ALBERTI en **1550-1577**, que G. TRISSINO écrit «*alcuni gambaretti picciolini*» vivent dans les Covoli di Costozza ; de nos jours rapportés à *Niphargus stygius costozzae* Schellenberg

1993 On redécouvre qu'un poisson souterrain été observé en **1541** dans une grotte du Yunnan en Chine, qui est maintenant rapporté au genre *Sinocyclocheilus*.

l'exception est la découverte dans une petite grotte au sud de Wien (Autriche) de *Troglophilus cavicola* décrit par KOLLAR en 1833, mais cette région était également dans l'orbite de Wien la capitale de l'Empire.

Le premier Invertébré découvert est le Coléoptère Leptodirinae, *Leptodirus hochenwartii* décrit par Ferdinand SCHMIDT en 1832, récolté dans la grotte d'Adelsberg (Postojna) en 1831 par Luka CEC et non par HOHENWART, mais qui a été transmis au baron Franz von HOHENWART à qui il a été dédié.

Cette faune a été l'objet de prospections systématiques dans les grottes de Carniole par le zoologiste danois Jürgen-Christian SCHIÖDTE en 1845, et par le zoologiste autrichien Adolph SCHMIDT. Des zoologistes de différents pays de l'Europe ont participé aux explorations (SCHIÖDTE de Copenhague, SCHMIDT de Siska), et aux descriptions (STURM de Nuremberg, MILLER, peu après SCHAUFUSS de Dresde) et bien sur des Viennois (Table 1).

Avant 1858, près de quarante espèces nouvelles ont ainsi été décrites (Table 2). L'ensemble est d'emblée représentatif de la diversité de la faune souterraine troglodite.

Premières conclusions

En Carniole (Krain), la démonstration a été faite que les grottes sont peuplées par des invertébrés présentant des traits particuliers alors que l'on estimait encore à cette époque que les grottes étaient un milieu purement minéral.

Le Début de la Biospéologie

Les premiers invertébrés souterrains ont pratiquement tous été découverts dans les grottes de Carniole, à l'époque province de l'Empire d'Autriche ; la seule

	Espèces	auteur	découverte	groupe	Ordre/Famille/S.-famille
1832	<i>Leptodirus hochenwartii</i>	Schmidt	Cec	Coleoptera	Leptodirinae
1833	* <i>Ceuthophilus cavicola</i>	Kollar		Orthoptera	Rhaphidophoridae
1839	<i>Zospeum spelaeum</i>	Rossmäessler	Rossmäessler	Mollusca	Ellobiidae
1842	<i>Anophthalmus schmidti</i>	Sturm	Sturm	Coleoptera	Trechinae
1847	<i>Stalita taenaria</i>	Schiödte	Schiödte	Araneae	Dysderidae
1849	<i>Adelops lyssina</i>	Schiödte	Schiödte	Coleoptera	Leptodirinae
1851	<i>Tithanethes albus</i>	Schiödte	Sturm	Crustacea	Isopoda
1851	<i>Anophthalmus scopolii</i>	Müller	Sturm	Coleoptera	Trechinae
1852	<i>Astagobius angustatus</i>	Schmidt		Coleoptera	Leptodirinae
1852	<i>Bathysciotes khenhuelleri</i>	Miller	Schiödte	Coleoptera	Leptodirinae
1853	<i>Anophthalmus hirtus</i>	Sturm	Sturm	Coleoptera	Trechinae
1853	<i>Phora aptina</i>	Schiner et Egg	Schiödte	Diptera	Phoridae
1853	<i>Troglocaris anophthalmus</i>	Dormitzer	Schmidt	Crustacea	Decapoda
1854	<i>Blothrus spelaeus</i>	Schiödte		Pseudoscorpion	Syarinidae
1855	<i>Machaerides spelaeus</i>	Miller	Schmidt	Coleoptera	Pselaphidae
1856	<i>Monolistra caeca</i>	Gerstaecker	Schmidt	Crustacea	Isopoda

Table 1: Quelques unes des principales espèces décrites des grottes de Carniole (Slovénie) avant 1858 (avec * une espèce au sud de Wien).

Taula 1: *Algunes de les principals espècies de les coves de Carniola (Eslovènia) descrites abans de 1858 (amb* una espècie trobada al sud de Viena)*

Les deux Premières Synthèses et Classifications Écologiques

J. C. SCHIÖDTE (1839)

Jürgen Christian SCHIÖDTE publie à Copenhague en 1839 le premier ouvrage sur ce qui devait devenir la Biospéologie, «*Bidrag til den underjordiske Fauna*». La traduction en anglais de cet ouvrage par N. WALLICH a été publiée en 1851 à Londres sous le titre «*Specimen faunae subterraneae*».

On peut considérer que c'est l'acte de naissance de la Biospéologie.

Il y signale, décrit et figure avec de très bons dessins les espèces cavernicoles qu'il a découvert.

Il y divise les animaux souterrains en quatre groupes:

- Animaux qui cherchent l'ombre (dans les entrées de grottes);
- Animaux crépusculaires (qui s'enfoncent plus profondément);
- Les animaux cavernicoles (qui vivent dans une profonde obscurité et sont aveugles);
- Les animaux des cavernes à stalactites.

Cette classification n'a eu aucune suite.

ADOLF SCHMIDL et J. R. SCHINER (1854)

Le naturaliste autrichien Adolf SCHMIDL publie en 1854, à Wien, une monographie de la faune «*Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*» devenue rapidement classique.

SCHINER, dans une étude incluse dans cet ouvrage, propose une classification écologique des cavernicoles en:

- Les animaux qui vivent partout et que l'on rencontre accidentellement dans les grottes (ultérieurement le terme de troglaxènes leur est attribué);
- Les troglaphiles;
- Les troglabies.

Cette classification est toujours utilisée de nos jours en raison de sa simplicité.

De nombreuses modifications ou complexifications de cette classification originale ont été proposées mais aucune n'a obtenu un consensus, à une exception près: la distinction entre troglaphiles et sub-troglaphiles. Le troglaphile vit, se reproduit et se développe à la fois dans les grottes et dans des habitats extérieurs. Le sub-troglaphile accomplit seulement une partie de son cycle dans les grottes, principalement dans la zone d'entrée et la «*twilight zone*», il y séjourne temporairement en été, à l'automne ou en hiver.

Extension des Recherches Faunistiques à d'autres Régions Karstiques

En prolongement direct des recherches en Carniole, et dans le cadre de l'Empire austro-hongrois, les explorations s'étendent en premier en Hongrie, et ensuite à l'ensemble du territoire de l'Empire à partir de Wien et de Budapest, et même jusqu'en Bulgarie et en Grèce.

HONGRIE

Les recherches débutent dans la célèbre grotte Baradla (SCHMIDL, 1857), en 1842, 1846, 1853, puis en Transylvanie et au Banat, 1857, 1862, territoires alors hongrois aujourd'hui roumains.

Imre FRIDVALDSZKY et Janos Salamon PETENYI sont les premiers zoologistes à descendre dans la Baradla; en 1843 et 1846 des collectes sporadiques avec KOVATS conduisent à la découverte de la première sangsue cavernicole *Haemopsis sanguisuga*, décrite sous le nom de *Typhlobdella kovatci*, et en 1853 I. et J. FRIDVALDSZKY y découvrent 15 espèces dont *Niphargus stygius* et *Mesoniscus graniger*.

KOVATS en 1854, HAMPE en 1856, MILLER en 1857, János et Joanne FRIDVALDSZKY en 1861, 1862 et 1884 étendirent ces recherches dans les grottes du Bihor en Transylvanie et décrivent les premiers Coléoptères de Transylvanie: *Drimeotus kovacsi* Miller 1856 de la grotte Igrita dans les Monts Apuseni où il a été récolté par KOVACS, *Pholeuon angusticolle* Hampe 1856 de la grotte Zmzilor de la Onceasa, *Duvalius redtenbacheri* Fridvaldszky, 1877, et d'autres *Duvalius* en 1879. Entre 1864 et 1869, Géza HORVATH découvre deux espèces d'araignées cavernicoles dans la Baradla. En 1897, BIRÓ décrit 3 *Drimeotus* du Bihor.

En 1865, J. FRIDVALDSZKY résuma ses résultats dans un traité en hongrois qui est considéré comme la base des recherches biospéologiques en Hongrie; il y décrit 12 espèces troglobies anophthalmes (7 Coléoptères, 3 Acariens, 1 Pseudoscorpion et 2 Crustacés. En 1879, il publie un synopsis des cinq espèces d'*Anophthalmus* de Hongrie.

BOSNIE, HERZÉGOVINE, MONTENEGRO, DALMATIE (CROATIE)

Au Montenegro le premier troglobie connu est le Coléoptère *Neotrechus suturalis* par J. ERBER de Wien dès 1860. Ensuite à partir de 1895, G. PAGANETTI-HUMMLER étudie la faune des grottes des environs de Boka Kotorska.

En Croatie, des récoltes de J. ERBER dans une grotte de Dalmatie ont été décrits un Coléoptère par MILLER en 1861 et une Araignée par KEYSERLING en 1862. En 1867, MILLER décrit *Adelops croaticus* de la grotte d'Ozalj; en 1872 HOFFMANN décrit un *Typhlotrechus* des grottes de Lika. Ensuite jusqu'à la fin du

Groupes	Nombre d'espèces
Coleoptera	17
Gastropoda	7
Crustacea	3
Araneae	3
Diplopoda	3
Pseudoscorpions	1
Collembola	1
Orthoptera	1
Diptera	1
Total	37

Table 2: Bilan numérique des espèces souterraines décrites de Carniole avant 1858.

Taula 2: Balanç numèric de les espècies subterrànies descrites a Carniola (Eslovènia) abans de 1858.

siècle et au tout début du XXe une dizaine d'Entomologistes décrivent des Coléoptères troglobies: DOBIAS, ERBER, JOSEPH, JURINAC, MÜLLER, NOVAK, PADEWIETH, PAGANETTI-HUMMLER, REITTER, SAPETZA et STUSSINER.

En Bosnie-Herzégovine, les Coléoptères *Anophthalmus* sont les premiers décrits par SCHAUFUSS en 1863, par GANGLBAUER de Wien en 1892. REITTER à partir de 1880, V. APFELBECK à partir de 1889 décrivent de façon régulière des Coléoptères souterrains récoltés en Bosnie, Herzégovine, Montenegro et Dalmatie, tandis que VERHOEFF fait de même à partir de 1898 pour les Myriapodes.

BULGARIE

C'est au hongrois E. MERKL en 1878 que l'on doit les premières découvertes de la faune souterraine et à un autre hongrois J. FRIDVALDSZKY en 1879 la description des premiers Coléoptères.

U.S.A.

Les recherches faunistiques se sont déroulées aux U.S.A parallèlement à celles de Carniole. L'exploration de la faune de la Mammoth Cave a contribué de façon majeure à leur éclosion et à leur développement.

En 1832, Constantin RAFINESQUE, Professeur à Lexington, Kentucky, mentionne la présence dans la Mammoth cave de Chauves-souris, de Salamandres, et la même année décrit la Salamandre *Eurycea lucifuga*.

En 1842, James DE KAY donne la diagnose du poisson souterrain anophthalmalme *Amblyopsis spelaea* récolté dans l'Echo River.

En 1844, Theodor TELLKAMPF décrit plusieurs invertébrés dont des Coléoptères, des Crustacées et l'Araignée *Anthrobia mammothia*, récoltés dans la Mammoth Cave.

En 1854 et 1862, après ses explorations dans le Caucase, le Coleoptérologue russe von MOTSCHULSKY visite la Mammoth Cave et décrit plusieurs Coléoptères souterrains.

C'est en 1871 avec la visite de PACKARD dans la Mammoth Cave et sa publication «*The Mammoth Cave and its inhabitants: on the Crustaceans and Insects*», que se développe la Biospéologie en Amérique.

A. PACKARD domine cette période jusqu'à son décès en 1905 en publiant plusieurs travaux sur la faune des grottes et sa remarquable monographie de 1888, rédigée en 1886 «*The cave fauna of North-America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species*». Il recense l'ensemble des espèces souterraines connues dans le monde: 75 espèces en Amérique et plus de 200 en Europe.

Les recherches s'étendent ensuite à d'autres états. Avec EMERTON en 1875 aux grottes de l'Indiana, du Kentucky et de Virginie d'où il décrit des Araignées, avec FORBES en 1876 et 1881 à celles de l'Illinois, en 1889 avec GARMAN à celles du Missouri, en 1896 avec BLATCHLEY à celles de l'Indiana, et en 1896 avec BENEDICT à la faune d'un puits artésien de San Marcos au Texas, élément de l'aquifère de l'Edwards Plateau dont la richesse exceptionnelle devait être démontrée au XXe siècle.

FRANCE

Certes c'est en 1836 que le premier Crustacé souterrain a été découvert dans des puits de la région parisienne et succinctement décrits par GERVAIS (1836) sous le nom de *Gammarus minutus*.

Cependant, c'est dans les Pyrénées que la recherche de la faune souterraine va trouver autre second centre européen à partir de 1857 avec la découverte et la recherche systématique des Coléoptères souterrains.

En juillet et août 1857, dans la grotte de Betharram (Pyrénées-Atlantiques), Charles DELAROUZÉE, tout juste âgé de 21 ans, découvre les deux premiers Coléoptères souterrains de France, et les décrit: le Leptodirinae *Speonomus (Adelops)* à l'époque) *speluncarum* Del. et le Trechinae *Geotrechus (Anophthalmus)* à l'époque) *speluncarum* Del. La même année, en septembre, Charles LESPÈS, professeur de Zoologie à Marseille, découvre dans les grottes préhistoriques de Niaux, Sabart et Bèdeillac le *Speonomus (Adelops) pyrenaeus* et l'*Antrocharis querilhaci*, et récolte le premier Opilion troglophile, *Scotolemon lespesi* décrit par H. LUCAS en 1860.

Dès cette époque LESPÈS concluait: «*Chaque caverne ou groupe de cavernes est un centre de création tout à fait distinct*». Cette hypothèse de formation des espèces souterraines par isolement géographique a été repris notamment par RACOVITZA en 1929 «*l'isolement est une condition nécessaire et suffisante pour produire la spéciation*» et par JEANNEL (1942) «*Il n'est pas douteux que le facteur isolement suffit à lui seul pour déterminer des divergences et, par conséquent des espèces*». Plus récemment l'intégration des données de la génétique des populations dans le contexte des événements paléoclimatiques du Quaternaire

a conduit à proposer des scénarii où l'isolement géographique intervient, avec d'autres facteurs tels que les effets bottleneck et fondateur, dans la genèse des espèces de Coléoptères souterrains dans le Grand Canyon du Colorado aux USA (PECK, 1981) et dans les Pyrénées orientales en France (JUBERTHIE, 1988).

C'est dans le cadre de la Société Entomologique de France que cet inventaire des Coléoptères s'est effectué. En effet, GRENIER avait groupé autour de lui une escouade de Coléoptérologistes avec mission de développer la connaissance de la faune française. La résidence d'Henri de BONVOULOIR à Bagnères-de-Bigorre devint la base pour l'exploration des cavités des Pyrénées centrales. En 1858, 1859, 1860, Jules LINDER décrit cinq espèces de Coléoptères troglobies d'*Anophthalmus*, de nos jours rapportées aux genres *Aphaenops*, *Hydrapphaenops* et *Geotrechus*, éléments de base de la faune souterraine terrestre des Pyrénées, et en 1861 de BONVOULOIR crée le genre *Aphaenops* voué à un bel avenir.

Une nouvelle étape est marquée par deux campagnes d'exploration. La première est celle du zoologiste Georg DIECK de Merseburg, qui au cours d'un voyage en Italie, France, Espagne et Maroc, explore les grottes de l'Ariège et de la Haute-Garonne et décrit en 1869, trois *Aphaenops*, un *Geotrechus* et deux *Speonomus (Adelops)*. La seconde, en juin 1870, est celle d'Elzéar ABEILLE DE PERRIN, Henri de BONVOULOIR, M. EHLERS et Léon DISCONTIGNY qui explorent toutes les grottes signalées en Ariège, Haute-Garonne et Hautes-Pyrénées. Les résultats publiés par de SAULCY (1872), Charles PIOCHARD DE LA BRULERIE (1872) et ABEILLE DE PERRIN (1872) complètent la faune avec la description de 13 espèces de *Speonomus*, d'un *Aphaenops* et d'un *Hydrapphaenops*.

La connaissance de la faune souterraine des Pyrénées reposait donc essentiellement sur les Coléoptères, mais non exclusivement car le grand arachnologue Eugène SIMON a décrit en 1872 3 espèces d'Araignées troglobies des genres *Leptoneta*, *Nesticus* et *Chorizomma*, et FANZAGO deux Chilopodes cavernicoles du genre *Lithobius* en 1877.

En 1878, ABEILLE DE PERRIN publie une première mise au point sur les différents genres français et européens de Leptodirites (Leptodirinae, anciens Bathysciinae, anciens Sylphides).

PIOCHARD DE LA BRULERIE est le premier à étudier le polymorphisme morphologique entre les populations d'une espèce souterraine, l'*Aphaenops cerberus*, variations qu'il met en relation avec l'occupation de cavités différentes et l'isolement des populations.

Une première monographie des espèces de Coléoptères cavernicoles de l'Ariège et des Pyrénées est publiée par LUCANTE en 1876.

Le troisième inventaire de la faune des grottes d'Europe est l'œuvre de BEDEL et SIMON en 1875; c'est le premier ouvrage qui porte sur l'ensemble de la faune européenne connue; 200 espèces y sont répertoriées, dont 148 Coléoptères, 34 Arachnides, et seulement 5 Crustacés. Dans leur introduction, ils rappellent les traits les plus saillants des «*Articulés cavernicoles*»: - «*La réduction ou la disparition des organes de la vue, l'allongement et la gracilité des membres et la décolo-*

ration des téguments». Il souligne que l' «on a remarqué qu'une certaine humidité paraît être la condition principale, ... que l'on peut les trouver pendant toute l'année car leurs générations se succèdent sans intervalle grâce à l'égalité de la température». Conclusions toujours admises de nos jours à quelques détails près.

Au cours de la dernière moitié du XIXe siècle, les recherches se sont étendues à la Provence (DE-LAROUZÉE, 1859; GRENIER, 1864; ABEILLE DE PERRIN, 1869), à la bordure calcaire sud-ouest et sud du Massif central, Tarn, Aude, Hérault, aux grottes du sud-est du Massif central (Ardèche) (ABEILLE DE PERRIN, 1875-1878 et 1880 avec la description de *Duvalius simoni*; SIMON, 1882), au Vercors (BEDEL en 1869 y décrit le premier *Trichaphaenops*; ABEILLE DE PERRIN, 1869, 1875, le *Duvalius delphinensis*; en 1878 il crée le genre *Cytodromus*; puis en 1898 révisé les *Trechus* aveugles du Dauphiné); elles s'étendant enfin au Jura, aux Alpes-Maritimes (de PEYERIMOFF, 1901). Les régions biospéologiques majeures en France sont ainsi prospectées dès cette époque.

Une foule d'entomologistes concourent à la découverte et la description de nouvelles espèces souterraines terrestres, ARGOD-VALLON, DEYROLLE, FARM-AIRE, GARNIER, MAYET, MARQUET, MESTRE, PANDELLE, SAINTE-CLAIRE DEVILLE et pour les espèces aquatiques, citons CHEVREUX, MONIEZ, BOURGUIGNAT, VIRÉ au tournant du XXe siècle. Ainsi que J. M. TURQUIN (1993) l'a souligné, au XIXe en France jusque vers les années 1890, ce sont essentiellement les recherches entomologiques qui furent privilégiées; cette carence des zoologistes français concernant les connaissances sur la faune souterraine aquatique, limitée à une seule espèce d'Amphipodes jusqu'à la découverte en 1882 d'un Mollusque *Avenionia* dans un puits de la région d'Avignon par NICOLAS, a été également relevée par R. GINET (1993).

Cependant, à la fin du siècle, on doit à Armand VIRÉ (1896) la découverte en 1895 dans les grottes du Jura de deux Crustacés stygobies majeurs de la faune française, *Niphargus virei* Chevreux et *Caecosphaeroma virei* Dollfus. En 1900 les quatre principales espèces d'Isopodes aquatiques Flabellifères avaient été décrites: *Caecosphaeroma virei* du Jura, *C. burgundum* de la Côte d'or, *Sphaeromides raymondi* de l'Ardèche, et *Faucheria faucheri* du Gard; l'isopode Asellote stygobie, *Stenasellus virei* Dollfus, 1898 avait été découvert dans la célèbre grotte de Padirac.

N'oublions pas que VIRÉ (1900), critiqué par ailleurs et à juste titre pour les conclusions qu'il a tiré de ses expériences dans la grotte des Catacombes, est l'inventeur du mot «*Biospéléologie*» transformé par É. RACOVITZA en «*Biospéologie*» plus court et plus euphonique.

ITALIE

Après la description de *Dolichopoda palpata* en 1776, c'est en 1838 que commencèrent les recherches faunistiques dans les grottes des Apennins de Ligurie avec C. L. BONAPARTE, prince de Canino, qui découvre et décrit l'Urodèle Plethodontidae aujourd'hui

connu sous le nom de *Speleomantes ambrosii*, déjà observé en 1792.

En 1858, la découverte par G. DORIA dans la grotte de Cassana près de La Spezia du premier Coléoptère anophthalme des Apennins, inaugure un siècle de recherches biospéologiques coordonnées par le Musée de Genova. Ce sont les grottes des régions de La Spezia, de Genova, puis de Savona, Imperia et celles des Alpes liguriennes dans la province de Cuneo qui ont été prospectées. PICCIOLI (1870) décrit *Anophthalmus brucki* d'une grotte près de Lucques, DODERO (1900) décrit un *Speonesiotes* d'une grotte de la région de Vicenze.

En 1867, COSTA décrit le premier *Niphargus* italien, provenant des eaux souterraines de Naples sous le nom de *Gammarus longicaudatus*, suivi en 1884 et 1885 de la récolte de *Niphargus* dans des puits près de Mestre, à Verona, Modena, dans une grotte du Monte Fenera (PARONA, 1880) et une autre à La Spezia, etc.

Ultérieurement on doit à R. GESTRO les deux premières monographies biospéologiques italiennes : la première en 1885 porte sur la faune de 11 grottes de Ligurie, la seconde en 1887 porte sur la faune de 40 grottes des Alpes Liguriennes. Elles sont le résultat des premières vraies campagnes de recherches biospéologiques en Italie.

AUTRICHE

En plus du *Ceutophilus cavicola* décrit par KOLLAR en 1833, le Gastéropode troglobie, *Zospeum alpestre* a été décrit par KOKEIL en 1859 d'une grotte des Alpes autrichiennes, au sud de la Carinthie. En revanche, les Alpes autrichiennes du nord ont été négligées à l'exception de l'exploration faunistique de la Drachenhöhle par GATTERER et ULRICH en 1865 qui concluent à leur pauvreté faunistique, n'y ayant pas trouvé de Coléoptères.

RÉPUBLIQUE TCHÈQUE (KARST DE MORAVIE)

Les recherches faunistiques souterraines ont été initiées dans les grottes de Moravie par H. WANKEL médecin à Blansko, qui en 1856 et 1860 publie sur les Chauves-souris, et sur les Collembolés. Ensuite F. A. KOLENATI étudie les parasites de chauves-souris (1857), puis les Arachnides et les Collembolés Poduromorphes (1858); MULLER en 1859 publie également sur les Collembolés cavernicoles moraves. À ces études sur la faune de Collembolés cavernicoles est attaché le nom du grand zoologiste Karl ABSOLON, de Brno, avec 20 publications de 1899 à 1908. L'accent mis sur les Collembolés est une des originalités des recherches faunistiques dans les grottes de Moravie.

Il convient de souligner la très importante découverte faite dans une source dans la ville de Prague et publiée par Franz VEJDOVSKY en 1882 du premier Syncaride vivant connu, *Bathynella natans*, l'ordre n'étant à l'époque basé que sur des formes fossiles du Carbonifère et du Permien. Au cours de ses recherches faunistiques dans 200 sources de la ville de Prague, il a

également inventorié 45 espèces d'Infusoires, 6 espèces de Plathelminthes, 13 d'Oligochètes dont *Phreatothrix pragensis* Vejd. et *Aelosoma tenebrarum*, 5 Crustacés Copépodes, 1 Ostracode *Typhlocypris eremita* Vejd., anophtalme à l'âge adulte, 1 Amphipode et la Bathynelle.

ALLEMAGNE

De 1856 date la première découverte d'un animal cavernicole, un Coléoptère dans les Alpes de Franconie (ROSENBAUER), suivie en 1864 de la première observation d'animaux souterrains dans les Alpes Souabes.

C'est cependant à partir de 1872 que les découvertes s'accélérent, avec en 1873 la description du premier Trichoptère par KOCH; en 1874 les Crustacés et le premier bilan faunistique d'une grotte du Jura Souabe, la Falkensteiner Höhle par S. FRIES; en 1879 la description du premier Turbellarié Triclade, *Dencrocoelum cavaticum*, toujours par FRIES et premier compte rendu sur la faune de Hesse; en 1885 le premier Gammaridae dans des mines près de Claustal; en 1886 le travail de base sur le genre *Bythiospeum* par GEYER; en 1891 la découverte de Diptères et des Lépidoptères *Triphosa dubitata* et *Triphosa sabaudiata*; et en 1901 la description de Collembolles par BORNER.

En 1896, Otto HAMANN de Berlin publie un nouveau bilan des connaissances sur la faune cavernicole d'Europe «Europäische Höhlenfauna».

ESPAGNE

C'est en 1861 que SCHAUFUSS de Dresde décrit les premiers Coleoptères Leptodirinae, maintenant rapportés au genre *Speocharis*, des grottes des Monts Cantabriques. La connaissance de la faune souterraine se conforte grâce aux contributions d'auteurs extérieurs au pays: DIECK avec la découverte de *Speophilus kiesewetteri* dans la cueva de Salitre à Montserrat en 1869, E. SIMON du Muséum de Paris pour les Araignées, DOLLFUS du Muséum de Paris pour les Crustacés, VERHOEFF pour les Myriapodes, de SAULCY (1872), M. EHLERS et PIOCHARD DE LA BRULERIE (1882), REITTER et SHARP pour les Coléoptères, etc.

Il faut signaler les contributions locales sur les Coléoptères souterrains d'UHAGON qui publie en 1872 et en 1881 sur les *Bathyscia* des notes qui restent très modernes, de PÉREZ ARCAS (1872), MARTÍNEZ DE LA ESCALERA (1899), etc.

GRÈCE

C'est en 1862 que le premier animal cavernicole, un Coléoptère *Duvalius*, est découvert par T. KRÜEPER dans la «Korikio antro» près de Delphes. C'est à KRÜEPER, ATTEMS pour les Diplopodes, REITTER (1887) pour les Coléoptères et quelques autres zoologistes que l'on doit la récolte de la faune souterraine grecque jusqu'au début du XXe siècle.

RUSSIE (CAUCASE) ET UKRAINE (CRIMÉE)

En 1850 le russe Victor von MOTSCHULSKY explore, déguisé en caucasien, les grottes du Caucase.

Très tôt, en 1832, ANDREJEWSKY note la présence de Chauves-souris dans les cavernes de Crimée, alors partie intégrante de la Russie, mais c'est en 1864 seulement que MOTSCHULSKY décrit le premier Coléoptère souterrain, découvert dans la grotte Krasnaïa en Crimée. Cependant, ce n'est qu'au début du XXe siècle, après 1910, que des recherches systématiques vont être effectuées sur la faune extrêmement riche des grottes de Crimée, résumées par BIRSTEIN (1970).

En conclusion de cette première période

Le premier centre européen des recherches sur la faune souterraine a été à partir de la Carniole, Wien et Budapest, dans le cadre de l'empire Austro-Hongrois, ce qui mérite d'être souligné, les explorations s'étendant ensuite à l'ensemble des Balkans; il est suivi par la France où les explorations commencent par les Pyrénées et gagnent les zones karstiques majeures du Massif Central, des Alpes et du Jura, pour s'étendre jusqu'en Espagne. Aux USA, les recherches ont commencé à la même époque qu'en Carniole à partir de la Mammoth Cave au Kentucky, pour s'étendre vers le dernier quart du siècle à d'autres États. A la fin du siècle, l'exploration de la faune souterraine était systématisée en Italie, en Espagne, en Allemagne, en Moravie et à Prague.

En fin du XIXe siècle l'inventaire faunistique des grottes d'Europe concerne à divers degrés une grande partie des principales régions karstiques, en particulier celles qui renferment les troglobies les plus représentatifs et les plus modifiés.

On notera cependant en Europe, une prépondérance des connaissances sur la faune terrestre et les Coléoptères et un plus faible intérêt pour la faune aquatique, qui va faire l'objet de recherches de grande ampleur dès le début du XXe siècle.

On notera également que les zoologistes européens n'hésitaient pas à se déplacer loin de leur pays. Le danois Jürgen-Christian SCHIÖDTE de Copenhague est particulièrement représentatif, issu d'un pays sans grottes, il a apporté une contribution majeure à la connaissance de la faune souterraine de Carniole.

Extension en Amérique et à d'autres Continents

CUBA

La Biospéologie commence en 1856-1858 avec la description par Felipe POEY des deux espèces de poissons troglobies caractéristiques des grottes de Cuba:

Lucifuga dentatus et *Lucifuga subterraneus* dont EIGENMAN en 1902 étudiera l'anatomie de l'œil.

En 1872, E. von MARTENS décrit le Crustacé Hippolytidae *Barbouria cubensis* des eaux saumâtres.

Il faut attendre 1903 pour que W. HAY décrive de la célèbre Cueva Aston et de la Cueva San Isidro le Décapode stygobie *Troglocubanus eigenmanni* et l'Isopode *Anopsilana cubensis*.

MEXIQUE

La première expédition scientifique est l'œuvre du padre BILIMEK, un viennois qui a suivi au Mexique l'empereur Maximilien, et qui décrit en 1867 11 espèces nouvelles des grottes de Cacahuamilpa, province de Guerrero; HERRERA en 1891 complète l'inventaire de ces grottes.

LIBAN

Les Entomologistes allemands et français du XIXe siècle ont été attirés par le Moyen-Orient, spécialement le Liban et la Palestine. Très tôt, dès la mi-siècle, trois Coléoptères troglaphiles ont été récoltés et décrits des grottes du Liban: les Carabidae *Laemostenus quadricollis* Redtenbacher, 1843 de la grotte d'Antélias, *L. parallelocolis* Reiche, 1855 de trois grottes, et *Cryptoxenus cordicollis* Reiche de la grotte du Jabal Anjar, sans tenir compte des espèces troglaxènes.

Quant aux français de SAULCY et PIOCHARD DE LA BRULERIE, ils ont récolté dans le gouffre d'El Naar et les grottes de Jezzine et d'Akoura, des Catopidae troglaphiles, *Choleva cribata* Saulcy 1864, *C. libanotica* Reitter 1884, et *C. major* Fairmaire 1892. À signaler qu'un Gammaridae stygoxène, oculé, *Gammarus syriacus* Chevreux, 1895, a été décrit des grottes de Jezzine et de Touaïté.

Le Liban est le cas typique d'un pays où pratiquement toutes les publications sur la faune souterraine sont le fait de zoologistes étrangers à l'exception au XXe siècle de celles de l'étudiant libanais ALOUF venu se former en France; alors que l'exploration physique des grottes y est réalisée par des locaux.

NOUVELLE-ZÉLANDE

CHILTON en 1882 et 1883, décrit les premiers Crustacés souterrains Isopodes Phreatoicidae *Cru-regens fontanus* et Amphipodes Eusiridae *Paraleptamphopus subterraneus* et fait une mise au point sur la faune de Crustacés souterrains de Nouvelle Zélande en 1894.

AFRIQUE DU SUD

L'exploration de la faune souterraine a commencé en 1893 avec Eugène SIMON lors de son expédition au Transvaal par la récolte dans deux grottes d'Araignées décrites en 1896, *Loxosceles speluncarum* et *Phyxelida*

makapanensis, suivi en 1896 par F. PURCELL du South African Museum avec la découverte dans les célèbres Cango Caves d'un Orthoptère, d'un Coléoptère Carabidae, d'un Psoque, de deux Pseudoscorpions, dont un anophthalme, d'un Acarien et d'une Araignée décrite par SIMON en 1896.

ALGÉRIE

Après le signalement de poissons recueillis dans les puits artésiens du Sahara par DESOR (1864), c'est en 1899 que débutent les recherches sur la faune souterraine en Algérie. Alfred GIARD *et al.* récoltent dans l'Ifri Semedane le Diplopode *Blaniulus (Archichoneiolus) drahoni* et l'Isopode terrestre *Trichoniscus pusillus gachassini* (GIARD, 1899a et b), suivi en 1906 (GURNEY, 1908) par la découverte de l'Isopode stygobie *Cirolana fontis* dans les sources qui alimentent l'oasis d'Oumach, mis ultérieurement dans le genre *Thyphlocirolana*.

En conclusion

Au XIXe, l'Europe et les U.S.A. sont les deux régions les plus prospectées, mais quelques autres centres de recherches émergent (Figure 2), l'Afrique du Sud avec le South African Museum et la Nouvelle-Zélande avec CHILTON.

On voit cependant que de grandes parties du globe, l'Amérique du Sud, la presque totalité de l'Asie, l'Insulinde, l'Australie, et la presque totalité de l'Afrique, restent terra incognita en Biospéologie.

Certaines grandes grottes ont joué un rôle majeur dans la naissance de la biospéologie: l'Adelsberger Höhle en Carniole (Postumia des italiens, Postojna des Slovènes), la Mammoth Cave, Kentucky, aux U.S.A., la Baradla en Hongrie; en France en revanche c'est un ensemble de petites grottes des Pyrénées qui a joué un rôle déterminant en raison de leur richesse en Coléoptères. En 1904, la Cova del Drac jouera ce rôle majeur au début du XXe siècle.

La richesse et la biodiversité de la faune souterraine est bien établie dès le XIXe avec des espèces phares des groupes majeurs, en particulier les Coléoptères pour les terrestres, les Poissons, les Amphibiens et certains Crustacés pour les aquatiques.

La première classification écologique, ainsi que les premières données morphologiques propres aux cavernicoles sont bien établies dans les monographies et synthèses de SCHINER, 1854; BEDEL et SIMON, 1876; PACKARD 1888; HAMANN, 1896.

On soulignera qu'au XIXe la Biospéologie se conscrivait aux habitats souterrains terrestres et aux eaux souterraines des grottes des massifs calcaires. Ce n'est qu'au XXe siècle que d'autres habitats seront découverts et que la Biologie souterraine abandonnera d'une part la conception selon laquelle les grottes des karsts représentent à elles-seules le milieu de vie souterrain et d'autre part ne se limitera plus à l'utilisation de méthodes directes de prospection faunistique dans les parties des grottes accessibles à l'homme.

Recherches Biologiques sur les Cavernicoles

ANATOMIE INTERNE

C'est évidemment sur le Protée, qu'il était relativement facile de se procurer dans la rivière souterraine de la Piuka et dans d'autres grottes de Carniole, que les recherches anatomiques ont été entreprises dès la première moitié du siècle. Citons deux des principaux mémoires: celui de TREVIRANUS qui décrit les organes des sens, la moelle épinière et les nerfs, illustré d'excellentes figures, et celui de RUSCONI qui décrit et illustre dans 4 planches le squelette, les organes digestifs, reproducteurs, ceux de la circulation, les branchies, et les organes des sens.

PREMIÈRES RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION ET LE DÉVELOPPEMENT

Des premiers élevages de Protée ont été tentés dans la seconde moitié du XIXe, en vue d'obtenir la reproduction et le développement.

C'est à F. SCHULZE en 1876 que l'on doit la première description de la ponte et des œufs de Protée, mais il n'a pas obtenu leur développement. Marie von CHAUVIN (1882, 1883) obtient en avril 1882 la ponte d'une femelle en captivité depuis 4 ou 5 ans mais seulement les premiers stades du développement embryonnaire. C'est Ernst ZELLER (1888, 1889) qui réussit l'élevage; il obtient une ponte de 76 œufs et pour la première fois le développement complet de 2 embryons en 90 jours, puis de 2 larves à 16°C, température cependant plus élevée que dans le cours souterrain de la Piuka; il note qu'à l'éclosion les yeux sont deux petits points noirs.

L'oviparité du Protée a été définitivement confirmée sur les élevages montés dans la grotte de Moulis à l'initiative et sous la direction du Professeur Albert VANDEL (VANDEL et BOUILLON, 1959; VANDEL, 1966; VANDEL, DURAND et BOUILLON, 1966), la ponte et le développement jusqu'à l'adulte étant régulièrement obtenu pendant 35 ans (JUBERTHIE et al., 1996) et le développement embryonnaire et larvaire, décrit en détail par Jacques DURAND (1971).

Il était donc établi dès la fin du XIXe que le Protée est ovipare et pond un nombre relativement élevé d'œufs.

Malgré ces résultats, l'oviparité du Protée a été contestée sur la base d'observations ponctuelles liées à l'apparition de jeunes dans des cuves d'élevage sans que les auteurs aient vu ou recherché les œufs, ceux-ci étant dissimulés sous des pierres ou dans des anfractuosités, mode de ponte habituel des Protées.

Ces erreurs d'observations ont perduré, y compris chez le savant autrichien KAMMERER (1912) qui ayant observé dans le bassin de son jardin l'apparition brusque de jeunes Protées a conclu un peu vite à la viviparité; la défense que l'illustre écrivain KOESLER, auteur du Zéro et l'Infini, a fait des observations de KAMMERER, prétendant que personne n'avait obtenu

depuis la reproduction ne tient pas puisque les Protées se reproduisaient régulièrement par oviparité à la même époque à Moulis, dans des conditions thermiques proches de celles des habitats naturels (11°,5 dans la grotte de Moulis et 9° C dans celle d'Aulignac).

En ce qui concerne les Coléoptères, le premier élevage réussi est celui du *Speonomus (Adelops) delarouzei* en avril 1875 par Valery MAYET à une température ne dépassant pas 15°C, qui obtient ponte, larves et nymphes et imagos (MAYET, 1876) sans donner aucune information sur le nombre de stades larvaires. Ensuite PACKARD (1988) aux U.S.A. décrit et figure la ponte, la larve et la pupe d'*Adelops* observées dans la Mammoth cave, sans cependant préciser le nombre de stades larvaires, qui lui était très vraisemblablement inconnu.

Il faudra attendre les travaux d'après élevages dans la grotte-laboratoire de Moulis de Sylvie GLAÇON (1954), et Sylvie DELEURANCE-GLAÇON (1963) pour découvrir la réduction du nombre d'œufs pondus, du nombre des stades larvaires et de l'alimentation larvaire chez les Coléoptères Bathysciinae (Leptodirinae) troglobies.

RÉGRESSION DES YEUX ET DES CENTRES OPTIQUES

Les premières données histologiques sur la structure des yeux régressés et des centres optiques sont celles de WYMAN (1853) sur le poisson souterrain *Amblyopsis spelaea* de la Mammoth cave, suivi de celles de LEYDIG (1856, 1883), PUTNAM (1872), RAMSAY (1901), et principalement EIGENMANN en 1899 et 1909, synthétisées au XXe siècle par POULSON (1963).

Quant à l'œil de *Proteus anguinus*, il a fait l'objet de premières descriptions par HESS (1889), KHOL (1891), SCHLAMPP (1892), mais c'est à DURAND (1971) que l'on doit une description complète et détaillée du développement de l'œil jusqu'au phénomène dégénératif chez la larve et l'adulte.

En ce qui concerne les Invertébrés, LESPÈS en 1868 dissèque le cerveau de l'*Aphaenops leschenaulti*, anophtalme, le dessine, note l'absence de nerf optique et d'yeux, et conclut de la forme inhabituelle allongée du cerveau à l'absence des centres optiques.

PACKARD (1988) décrit avec précision les premières modifications dans le cerveau liées à la disparition des yeux ou à leur régression partielle sur plusieurs Crustacés souterrains: l'Isopode *Caecidotea stygia*, le Décapode *Cambarus hamulatus*, les Coléoptères *Neaphaenops (Anophtalmus) telkampfi* et *Ptomaphagus (Adelops) hirtus*.

Ces observations ont été confirmées au XXe siècle: disparition des centres optiques, absence de cristallin et de cornée, absence de pigment oculaire, disparition des rhabdomes chez les espèces anophtalmes.

Quant à l'origine de la disparition des yeux chez les cavernicoles, elle a fait l'objet à la fin du siècle de vives controverses entre les lamarckistes, partisans de l'action directe du milieu, de l'absence de lumière, et ceux de la sélection naturelle, aucun n'apportant d'arguments

scientifiques. A noter que de nos jours les mécanismes intimes qui régissent la disparition des yeux ne sont pas entièrement éclaircis et font encore l'objet de débat.

COMPENSATION SENSORIELLE DE LA PERTE DES YEUX

Aesthaetascs

De Rougemont en 1876, est le premier à écrire que les baguettes olfactives (de nos jours nommées aesthaetascs) des Isopodes souterrains (*Asellus aquaticus* des puits) sont plus longues que celle des formes de surface. Leydig en 1883 confirme ces vues. FAXON (1885) et PACKARD (1888) montrent que chez les Décapodes *Orconectes* américains le nombre des aesthaetascs et des segments antennaires est plus élevé chez les formes aveugles que chez les oculées. VIRÉ en 1904 aboutit aux mêmes conclusions chez les Isopodes *Caecosphaeroma* et *Faucheria faucheri* dont il figure les aesthaetascs avec exactitude (DOLLFUS et VIRÉ, 1904).

Dès cette époque l'on conclut, sur la base de simples observations morphologiques, que le sens olfactif est plus développé chez les stygobies.

Neuromasts

Chez le Protée, des observations du comportement lors des déplacements durant lesquels les Protées évitent les obstacles, Marie von CHAUVIN et HAMMAN (1896) concluent à une augmentation de leur puissance tactile, et ce dernier localise les organes responsables dans certaines papilles nerveuses localisées dans des lignes du corps (les neuromastes de nos jours) décrits chez le *Necturus* américain par Benjamin KINSBURG.

Chez les *Amblyopsis* de la Mammoth Cave les organes de la ligne latérale sont décrits par plusieurs auteurs mais leur rôle n'est pas clairement démontré.

Ce n'est qu'au XXe siècle que sera clairement démontré le rôle des neuromastes de la ligne latérale dans la détection des proies et des obstacles, ainsi que le plus fort développement d'organes récepteurs des vibrations, des déplacements d'air, des odeurs chez les Insectes terrestres et des substances chimiques véhiculées par l'eau chez les cavernicoles aquatiques.

RÉGIME ALIMENTAIRE

HAMANN en 1896 résume les observations disparates faites sur le Protée.

PACKARD (1888) conclut des observations et des élevages que la nourriture des poissons *Amblyopsis spelaea* est à base de Crustacés, celle des Décapodes de la Mammoth cave également à base de petits Crustacés, en particulier de *Cecidotea*, tandis que les *Ptomaphagus (Adelops) hirtus* sont des détritivores se nourrissant également de champignons et de Collemboles. Ce sont les premières données sérieuses. Il pré-

cise que le régime alimentaire des *Neophaenops*, des Araignées et des Opilions n'est pas connu.

La réduction ou non des ressources alimentaires selon les grottes et leur conséquence ont fait débat, qui ne pouvait être tranché en l'absence d'expérimentation.

En conclusion

Les premières données anatomiques et biologiques solides ont été publiées au XIXe siècle. Tant pour les Vertébrés souterrains, Protée et Poissons américains, que pour les Coléoptères et Crustacés souterrains. Les recherches se sont développées avec une attention particulière à la régression des yeux et aux modalités de la reproduction, et à certains organes des sens considérés comme compensant la perte de la vue.

Le XXe Siècle - Post É. Racovitza 1907

SECONDE GRANDE PÉRIODE DE LA BIOSPÉOLOGIE (1907-1950) IMPACT DE É. RACOVITZA

On a beaucoup souligné l'impact considérable qu'a eu sur le développement de la Biospéologie l'article d'Émile RACOVITZA de 1907, véritable manifeste surtout par son introduction. Loin de moi l'intention de reprendre ce que de nombreux auteurs qui l'ont connu, ou lui ont succédé en Biospéologie ont écrit (voir GUIART et JEANNEL, 1948; MOTAS, 1964; le livre du Centenaire, ORGHIDAN et DUMITRESCO Réd., 1970; etc).

Je me contenterai de reprendre quelques points.

En premier, est-il utile de rappeler ce que tout biospéologue sait. La découverte dans la Cova del Drac en 1904 du Cirolanide *Typhlocirolana moraguesi* fut pour Émile RACOVITZA comme la fameuse pomme pour NEWTON, la découverte qui tout d'un coup éclaira la voie qu'il allait définitivement suivre, abandonnant les recherches océanographiques. Il comprit l'importance que peuvent présenter les animaux cavernicoles pour les problèmes d'évolution car leur anatomie et leur biologie portent l'empreinte du mode de vie souterrain.

Après les données scientifiques sérieuses publiées au XIXe, et que j'ai résumé en faisant abstraction de l'écume des travaux non scientifiquement étayés, dont RACOVITZA a fait une sévère critique, Émile RACOVITZA a eu par cet article, par son action et par sa très forte personnalité scientifique, une influence considérable sur le développement de la Biospéologie entre les deux guerres mondiales. Ceci s'est traduit par:

- La création du premier Institut de Spéologie à Cluj en Roumanie, saisissant l'opportunité de revenir dans son pays que lui offrait la création du nouvel état la Roumanie à la conférence de Trianon en 1919. Il fit appel à deux zoologistes de renom, René JEANNEL et Pierre-Alfred CHAPPUIS, et les con-

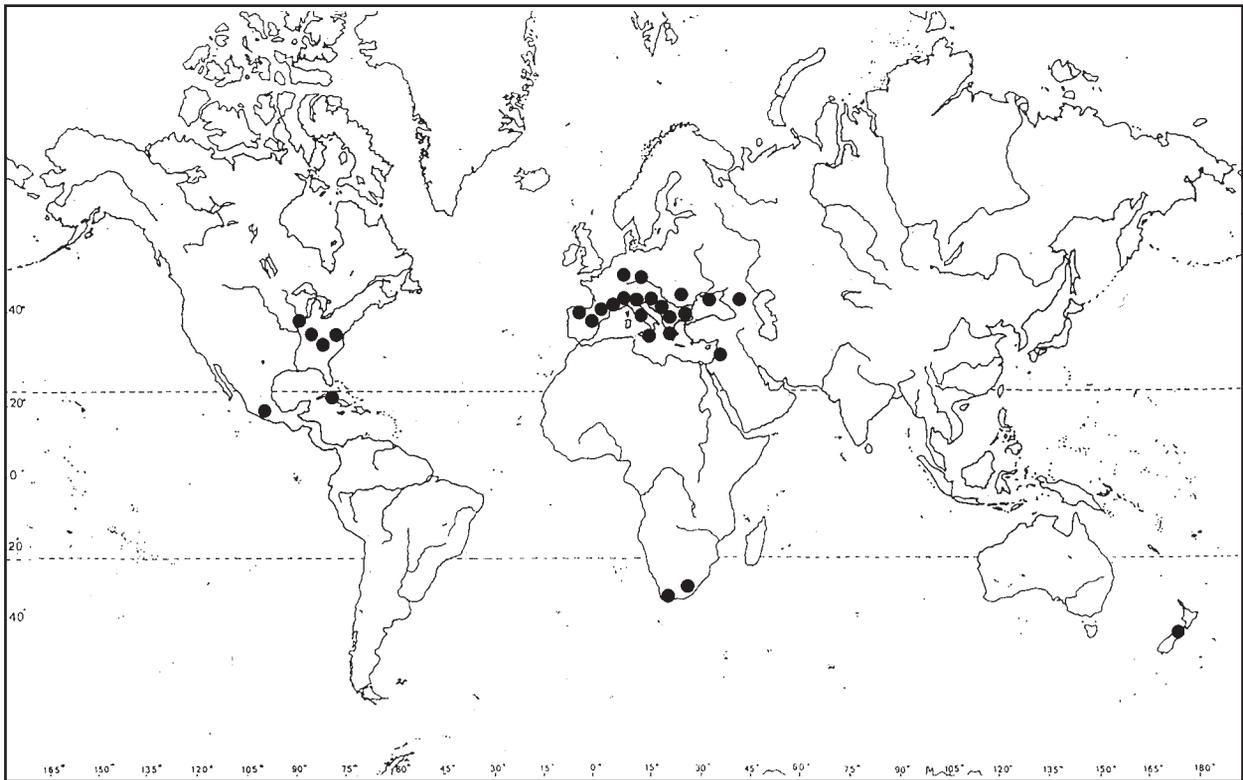


Figure 2: Faune souterraine. Régions explorées avant 1900.

Figure 2: Fauna subterrània. Regions explorades abans de 1900.

vainquit de venir avec leur famille à Cluj, trio célèbre par la somme des publications et les nouveautés qu'ils ont apporté dans les domaines souterrains terrestre et aquatique.

- L'organisation de l'inventaire biospéologique souterrain par la création de «*Biospeologica*». Cette entreprise, qui s'est étendue sur 50 années et à laquelle ont collaboré nombre de taxonomistes français et d'autres pays, a contribué de façon majeure à enrichir l'inventaire mondial de la faune souterraine, et elle a été à l'origine de progrès considérables sur la biogéographie et la compréhension de la genèse des faunes souterraines. Soixante dix-sept mémoires ont été publiés dans les *Archives de Zoologie expérimentale et Générale*, regroupés d'une part sous la rubrique «*Énumération des grottes visitées*» (1904 à 1958), et d'autre part sous la forme de Monographies biogéographiques et systématiques des groupes cavernicoles.
- Dans le domaine purement scientifique, Émile RACOVITZA est le premier à souligner que les invertébrés souterrains ne vivent pas seulement dans les grottes mais aussi dans les fentes et à mettre en avant l'importance du réseau de fentes. Cette idée a été reprise par JEANNEL sous la forme d'un réseau phréatique terrestre; elle lui est souvent attribuée or elle revient à É. RACOVITZA. Le peuplement des fentes des karsts n'a été démontré qu'au cours de la seconde moitié du siècle.

Les deux amis et collaborateurs de RACOVITZA ont pris ensuite leur envol.

René JEANNEL est devenu l'un des plus grands Coléoptérologistes du XXe siècle inscrivant sa vision de la biogéographie, de l'origine et de la dispersion des espèces dans la théorie de la dérive des continents de WEGENER, confirmée peu après son décès par les données de la tectonique des plaques. Il n'aura pas eu la joie de voir ses vues, basées sur les arguments que les animaux souterrains fournissent en raison de leur faible capacité de dispersion, lui donnaient raison contre tous les géologues français et certains de ces collègues zoologistes.

Quant à CHAPPUIS, avec KARAMAN, il est à l'origine d'une technique de prospection, le trou Chappuis-Karaman, qui a permis l'inventaire de la faune interstitielle souterraine des cours d'eau à partir de leurs berges et des bancs sableux. Ce nouvel habitat souterrain est malheureusement encore de nos jours insuffisamment ou même pas du tout pris en compte dans les programmes nationaux ou internationaux sur les cours d'eau, leur gestion et leur protection.

TROISIÈME PÉRIODE DE LA BIOSPÉOLOGIE

1 - Après la seconde guerre mondiale, elle débute en 1948 par la création du laboratoire souterrain du CNRS à Moulis, avec sa grotte-laboratoire équipée pour les élevages, les observations et l'expérimentation dans des conditions naturelles.

C'est René JEANNEL, de retour en France au Muséum de Paris, ne disposant d'aucune grotte, le Laboratoire des Catacombes de VIRÉ ayant été détruit par l'inondation de la Seine en 1910, qui a voulu faire

passer la Biospéologie de l'observation dans les conditions naturelles des grottes à des études dans les conditions climatiques d'une grotte laboratoire naturelle. Il a choisi la grotte de Moulis pour en faire un laboratoire souterrain.

Dans la grotte de Moulis, c'est Albert VANDEL qui a lancé en 1954 le premier programme concerté d'étude de la reproduction et du développement des Vertébrés (Protée, Euproctes) et des Invertébrés terrestres (Coléoptères, Opilions, Araignées, Diplopodes, Collemboles), et aquatiques (Copépodes, Isopodes, Amphipodes, Décapodes), avec une foule de chercheurs recrutés au CNRS, ou de l'université et du Muséum de Paris.

2 - C'est également sous la Présidence de René JEANNEL que le premier Congrès de Spéléologie s'est déroulé à Paris. Peu à peu la Biospéologie est devenue une branche, certes active mais mineure, de ces immenses congrès de Spéléologie. Le besoin s'est alors fait sentir de regrouper les Biospéologues au sein d'une même instance. C'est ce qui a présidé à la création de la Société de Biospéologie en 1979 par C. JUBERTHIE de Moulis et R. GINET de Lyon, qui de française est devenue européenne au Colloque de Rome, puis officiellement internationale à celui de Makarska en Croatie.

La Société organise un Congrès tous les deux ans, après Verona en 2002, c'est Raipur en Inde qui est programmé en Novembre 2004. Elle publie une Revue scientifique, les «Mémoires de Biospéologie» du Volume 5 au 28, auquel succède depuis 2003 sous un nouveau titre «Subterranean Biology».

3 - Cette période se caractérise par la multiplication des centres de recherches en Biospéologie. Ces nouveaux centres sont répartis dans le monde entier: citons le Japon sous l'impulsion de Sun-Ishi UENO, le Brésil sous celle d'Eleonora TRAJANO, le Maroc (Marrakech) sous celle de BOUTIN et MESSOULI, l'Espagne avec plusieurs universités dont Barcelone sous l'impulsion de Francesc ESPAÑOL, les Canaries avec Pedro OROMÍ, et les Baléares, l'Italie avec Firenze et Giuseppe MESSANA, Rome avec Valerio SBORDONI et Marina COBOLLI-SBORDONI, Turin avec Pier-Mauro GIACHINO et Achile CASALE, Hambourg avec Jacob PARZEFALL et Horst WILKENS, les USA avec la création du Karst Water Institut et Dan CULVER, Perth en Australie avec William HUMPHREYS, plus récemment Zagreb en Croatie, etc; cette liste n'est pas exhaustive. Enfin la Chine, au potentiel faunistique remarquable, s'éveille à la Biospéologie avec la description de poissons souterrains.

4 - Dans la seconde moitié du XXe siècle, la Biologie souterraine a élargi son champ d'action à l'ensemble des différents types d'habitats souterrains connus et découverts, c'est-à-dire:

- aux microespaces terrestres du M.S.S découvert dans les Pyrénées en 1980, qui a apporté non seulement un nouvel habitat mais une voie nouvelle de colonisation pour les formes terrestres
- aux microespaces aquatiques du milieu hyporhéique des cours d'eau de surface

- aux tunnels de laves bien représentés au Fuji Yama au Japon ainsi qu'aux autres types de cavités volcaniques,
- aux grottes anchihalines des côtes continentales et des îles,
- aux glaciers naturelles dont le type est la grotte Scarisoara en Roumanie,
- aux aquifères à production primaire obtenue par décomposition bactérienne de H₂S, dont le type est la Grotte Movile en Roumanie;

Elle a diversifié ses méthodes de projection en utilisant des méthodes indirectes pour étudier la faune des parties inaccessibles des habitats souterrains, ceci par:

- marquage et recapture pour les invertébrés qui vivent dans les fentes des karsts,
- filtrage plus ou moins en continu des résurgences pour l'étude du peuplement de la zone noyée et des nappes.

Elle a innové avec le sondage Bou-Rouch et d'autres méthodes, associés à des mesures chimiques et hydrogéologiques pour étudier l'habitat et la faune souterraine hyporhéique des cours d'eau.

Les recherches écologiques, écophysiologiques et éthologiques ont pris un grand essor en mettant en pratiques les méthodes scientifiques propres à ces disciplines.

Plus récemment la génétique moléculaire est appliquée à la phylogénie des formes souterraines, et jointe à la génétique des populations et aux connaissances nouvelles sur le paléoclimat à la formation des espèces.

Enfin l'impact des polluants sur les espèces souterraines et leurs habitats est étudié en laboratoire et dans les conditions naturelles; l'idée que les animaux souterrains peuvent être des indicateurs de l'état de conservation du milieu fait son chemin.

5 - L'exobiospéologie dans les planètes ou leurs satellites renfermant de l'eau et des tunnels de lave protecteur contre les radiations n'est peut être plus une vue de l'esprit pour les générations futures.

6 - Enfin la protection des habitats et de leur faune souterraine est un volet important qui s'est ouvert à la Biospéologie. Les paléotroglobies et paléostygobies ont une valeur patrimoniale exceptionnelle car ils représentent de véritables archives zoologiques d'espèces ou de groupes disparus de la surface.

Cette protection des espèces et des habitats s'inscrit dans:

- La convention de Washington sur la protection de la faune sauvage;
- La convention de Rio sur la protection de la Biodiversité;

Elle s'appuie sur plusieurs législations européennes:

- La convention de Bonn sur la préservation des espèces migratoires, s'appliquant aux Chauves-souris;
- La convention de Berne sur la protection de la faune et des habitats naturels;
- La Directive Habitats de la CEE dite "Natura 2000"; S'y est ajouté en 1996 la Convention Ramsar qui s'applique aux massifs karstiques et à leurs aquifères. Enfin la recommandation n° 36 de 1992 du Conseil de

l'Europe, qui prend en compte les Invertébrés et la Biodiversité, est un document qui décline les critères objectifs pour mettre en place la protection des sites souterrains majeurs, grottes, mines, M.S.S., habitat interstitiel aquatique.

Ajoutons que le classement des Chauves-souris comme espèces protégées facilite la mise en place de protection des sites d'hibernation et de reproduction ou des sites majeurs de transit dans les grottes et les mines.

La cartographie des espèces souterraines entreprise dans quelques pays d'Europe en concertation avec les USA est susceptible de fournir, en complément des arguments biologiques et écologiques sur l'intérêt patrimonial des espèces, des données sur le degré d'endémisme, déterminantes pour les organismes publics et les décideurs.

Cette protection peut se faire dans chaque pays selon des modalités propres à sa réglementation: par exemple en France par la création de Réserves Naturelles dans le cadre de la loi de 1976 sur la protection de la Nature.

7 - Malgré l'attachement au terme «**Biospéologie**», («**Biospeleology**» en anglais), il convient de réfléchir s'il faut continuer à l'utiliser exclusivement, car il s'applique mal aux autres milieux que les grottes, et pour beaucoup de personnes et d'organismes il a une connotation, grottes et spéléologie sportive, qui dessert l'approche scientifique. Je propose donc d'utiliser conjointement le terme de «**Biologie souterraine**», «**Subterranean Biology**», qui rend mieux compte du champ d'action. La Société Internationale de Biospéologie est allé dans ce sens en transformant le titre de sa revue de *Mémoires de Biospéologie en Subterranean Biology*.

Conclusions Générales

Je clos cette contribution en félicitant les organisateurs pour cette commémoration qui a le mérite de rappeler que tous ces aspects du vaste champ des sciences dont la Biospéologie fait partie doivent être couverts, que l'habitat souterrain est très certainement le plus vaste sur le globe terrestre et à ce titre ne peut être ignoré, que le milieu par ses contraintes a été un champ naturel d'adaptation et de spéciation pour les animaux qui l'ont colonisé passivement ou activement selon les cas au cours des temps géologiques, et qui l'est encore de nos jours dans les zones nordiques depuis les retrait des glaces du Würm, et que la bibliographie ne peut se limiter aux publications dans des revues dites de rangs A ou aux dix dernières années.

Bibliographie

ABEILLE de PERRIN, E. (1872): *Etude sur les Coléoptères cavernicoles, suivie d'un synopsis des Adelops pyrénéens par F. Caignard de Saulcy*. Marseille, Olive.

ABEILLE de PERRIN, E. (1878): Notes sur les Leptodirites. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 12(3): 144-155.

ABSOLON, K. (1900): Beiträge zur Kenntnis der mährischen Höhlenfauna. *Verhand. Naturforsch. Ver. Brünn*, 39: 6-14.

AGRICOLA, G. (1556): *De Re Metallica Libri XII*. Frobenius, Basel, 559 pp. Traduction en français par A. France-Lanord, Gérard Klop ed. Thionville, 1992.

APFELBECK, V. (1894): Sur la faune des cavernes de la Bosnie-Herzégovine. *Bull. Soc. Spéleo. Paris*: 23-24.

BEDEL, L. et SIMON, E. (1875): Liste générale des Articulés cavernicoles de l'Europe. *J. Zool.*, 4:1-69.

BELLARD PIETRI, E. de (1957): El Guácharo. *Bol. Soc. Venezolana Ci. nat.*, 18(88): 3-41.

BENEDICT, J. E. (1896): Preliminary descriptions of a new genus and three new species of Crustaceans from an artesian well at San Marcos, Texas. *Proceed. U.S. States Nat. Mus.*, 18(87): 615-617.

BILIMEK, D. (1867): Fauna der grotte Cacahuamilpa in Mexico. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 17: 901-908.

BIRSTEIN, Y. A. (1970): Caractéristique zoogéographique de la faune souterraine de l'Union Soviétique: 211-221. In: *Livre du centenaire Emile Racovitza*. Ed. Acad. Rep. Soc. Rom.

BLATCHLEY, W. S. (1896): Indiana caves and their fauna. *Report Geol. Nat. Res.*, 21: 121-212

BONVOULOIR, H. de (1861): Description d'un genre nouveau et de deux espèces nouvelles de Coléoptères. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*: 567-571.

BORNER, C. (1901): Über einige theilweise neue Collembolen aus den Höhlen der Gegend von Lemathe in Westphalie. *Zool. Anz.*, 24: 333-345.

CHAUVIN, Marie von (1882): Vorläufige Mittelung über die Fortpflanzung des *Proteus anguinus*. *Zool. Anz.*, 5: 330-332.

CHAUVIN, Marie von (1883): Die Art der Fortpflanzung des *Proteus anguinus*. *Zeit. F. wissen. Zool.*, 38: 671-684.

CHILTON, C. (1882a): On some subterranean Crustacea. *Trans. New Zealand Inst.*, 14: 171-174, pl. 8.

CHILTON, C. (1882b): Notes on, and a new species, of subterranean Crustacea. *Trans. New Zealand Inst.*, 15: 69-83, pl. 1-3.

CHILTON, C. (1894): The subterranean Crustacea of New Zealand with some general remark on the fauna of caves and wells. *Trans. Linn. Soc. London*, 6(2): 162-284, pl. 16-23.

CHOPARD, L. (1928): Sur une gravure d'Insecte de l'époque magdalénienne. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 41: 64-67.

COSTA, A. (1867): Saggio della Collezione de' Crostacei del Mediterraneo del Museo Zoologico della Università di Napoli, inviata alla Esposizione di Parigi del 1867. *Ann. Mus. Zool. Napoli*: 1-13, 2 pl.

DE KAY, J. E. (1842): Description of *Amblyopsis spelaeus*. *Zoology of New-York*, Albany, New York, 3: 187.

DELAROUZÉE, Ch. (1857): Description de trois Coléoptères nouveaux trouvés dans la caverne de Bétharram (Hautes-Pyrénées) et d'un *Halipilus* nouveau. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 3^e sér., 5: 94-95.

DELAROUZÉE, Ch. (1859): Description de deux Coléoptères nouveaux. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 3^e sér., 7: 65-69, pl. 1.

DELEURANCE-GLAÇON, S. (1963): Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12(5): 1-172.

DIECK, G. (1869): Beiträge zur subterranean Käferfauna Südeuropas und Maroccos. *Berl. Entomol. Zeit.*, 13: 337-360.

DOLLFUS, A. & VIRÉ, A. (1904): Sur quelques formes d'Isopodes appartenant à la faune souterraine d'Europe. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 8^e sér., 20: 365-412, pl. 14-15.

DURAND, J. P. (1971): Recherches sur l'appareil visuel du Protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Ann. Spéleol.*, 26(3): 497-824.

EIGENMANN, C. H. (1899): The eyes of blind vertebrates of North America. I. The eyes of the Amblyopsidae. *Arch. f. Entwickl.*, 8: 545-617.

EIGENMANN, C. H. (1909): Cave Vertebrates of America. A study in degenerative Evolution. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 104(247): 29 pl.

EMERTON, J. H. (1875): Notes on spiders from caves in Kentucky, Virginia and Indiana. *Amer. Natur.*, 9: 278-281, pl. 1.

FANZAGO, F. (1877): Sopra alcuni Miriapodi cavernicoli della Francia e della Spagna. *Atti Acc. Rom.*, 3, Mem. I: 407-417.

FAXON, W. (1885): A revision of Astacidae. Part 1. *Mem. Comp. Mus. Nat. Hist. Cambridge*, 10,4.

FORBES, S. A. (1876): List of Illinois Crustacea. *Bull. Illinois Mus. Nat. Hist.*: 3-25.

FORBES, S. A. (1881): A rare fish in Illinois (*Chologaster* n. sp.). *Amer. Naturalist*, 15: 232-233.

FRIDVALDSZKY, J. (1865): Adatok a magyarhoni barlangok faunájáky. *Math. Természettud. Közlem.*, 3: 17-53.

- FRIDVALDSZKY, J. (1879a): Synopsis of the five species of *Anophthalmus* found in Hungary. *Természetrázi Füzetek*, II, heft 1.
- FRIDVALDSZKY, J. (1879b): Coleoptera nova ab Eduardo Merkl in M. Balkan inventa. *Természetrázi füz. kiad. Mag. nem. Mus.*, 3: 230-233.
- FRIES, S. (1874a): Crustacea found in the cave of Falkenstein. *J. H. Ver. Württemberg*, 30: 114-118.
- FRIES, S. (1874b): Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora. *Württemberg Jahreshäfte*, 30: 162.
- GANGLBAUER, L. (1892): Ein neuer *Anophthalmus* aus der Herzegowina. *Wiener Entomol. Z.*, 11(8): 233.
- GARMAN, S. (1889): Cave animals from south-western Missouri. *Bull. Comp. Mus. Zool., Harvard*, 17: 225-240.
- GERSTAECKER, A. (1856): Carcinologische Beiträge. *Arch. Naturg.*, 22(1): 101-162.
- GERVAIS, M. (1835): Note sur deux crevettes qui vivent aux environs de Paris. *Ann. Sci. Nat.*, 2^e sér., 4:128.
- GESTRO, R. (1885): Note entomologique : I. Contribuzione allo studio della fauna entomologica delle caverne in Italia. *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova*, 22: 129-151, 1 pl.
- GIARD, A. (1899a): Sur un Myriapode cavernicole de Djurdjura (*Blaniulus drahoni* n. sp.). *C. R. Assoc. Fr.*, 27e session, Nantes 1898: 170.
- GIARD, A. (1899b): Sur un Isopode cavernicole de Djurdjura (*Tithanethes gachassini* n. sp.). *C. R. Assoc. Fr.*, 27e session, Nantes 1898: 172-173.
- GINET, R. (1993): Historique résumé des connaissances sur le genre *Niphargus* en France (Crustacé Amphipode des eaux souterraines).: 289-293. In. *Cent ans de spéléologie française. Spelunca Mémoire*, n° 17, F.F.S. ed. Paris.
- GLAÇON, S. (1954): Sur le cycle évolutif de quelques *Speonomus* (Coléoptères Bathysciinae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 238: 398-400.
- GUIART, J. & JEANNEL, R. (1948): Emile-Georges Racovitza. *Arch. Zool. expér. gén.*, 86(1): 1-28.
- GURNEY, R. (1908): A new species from a fresh water spring in in the Algerian Sahara. *Zool. Anz.*, 32: 682-685.
- HAMANN, O. (1896): *Europäische Höhlenfauna*. Jena, H. Costenoble, 296 pp.
- HAMPE, C. (1856): Ein neuer Höhlenkäfer, *Pholeuon angusticolle*. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 6: 463-464.
- HESS, C. (1889): Beschreibung des Auges von *Talpa europaea* und von *Proteus anguineus*. *Arch. F. Ophthalmol.*, 35: 1-19.
- HORN, G. H. (1888): Synopsis of the Silphidae of the United States with reference to the genera and other countries. *Trans. Amer. Entomol. Soc. Phil.*: 219-380.
- JEANNEL, R. (1942): *La genèse des faunes terrestres*. Presses Univ. France, 514 pp., 8 pl.
- JUBERTHIE, C. (1988): Paleoenvironment and speciation in the cave beetle *Speonomus delarouzei* (Coleoptera Bathysciinae). *Int. J. Speleol.*, 17: 31-50.
- JUBERTHIE, C., DURAND, J. et DUPUY, M. (1996): La reproduction des Protées: bilan de 35 ans d'élevage dans les grottes-laboratoires de Moulis et d'Aulignac. *Mém. Biospéol.*, 23: 53-56, 1 pl.
- KAMMERER, P. (1912): Experiments über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduction bei *Proteus anguinus* Laurenti. *Arch. Entwickl. Meech.*, 33: 348-461.
- KOHL, C. (1891): Vorläufige Mitteilung über das Augen *Proteus anguineus*. *Zool Anz.*, 14(359): 93-96.
- KOLENATI, F. (1858): Beschreibung zweier Poduriden aus der Slouper Höhle in Mähren. *Sitz.-ber. Akad. Wissensch. Wien*, 29: 241-249
- KOLLAR, V. (1833): Verzeichniss der im Erzherzogthume Oestreich vorkommende geradeflügeligen Insecten. Wien.
- LAURENTI, J. N. (1768): *Specimen medicum exhibens synopsis reptilium emendatum cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacum*. Viennae, 219 pp.
- LESPÈS, Ch. (1857): Note sur quelques insectes des grottes de l'Ariège. *Ann. Sci. Nat.*, 7: 277-284, 1 pl.
- LESPÈS, Ch. (1868): Recherches anatomiques sur quelques Coléoptères aveugles. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 4^e sér., 7: 63-71, pl. 1.
- LEYDIG, F. (1883): Untersuchungen zur Anatomie und Histologie die Tiere. II. – Hautpapillen des blinden Fisches der Mammuth-Höhle. III. Auge und Antennen des blinden Krebses der Mammuth-Höhle. *Mit. Acht. Tafeln, Bonn.*: 29-44.
- LINDER, J. (1858): Coléoptères trouvés dans une grotte des Pyrénées et aux environs d'Auch. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 6: 158-160.
- LINDER, J. (1859): Description de trois nouvelles espèces d'*Anophthalmus* trouvés en France. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 7(3):71-73.
- LUCANTE, A. (1880-1882): *Essai géographique sur les cavernes de la France et de l'étranger*. 1880, I. – France : région du sud, 76 pp. 1882, II. – France : régions de l'est, du centre du nord et de l'ouest, 202 pp *Bull. Soc. Et. Sci. Angers*, Ed. Germain.
- LUCAS, H. (1860): Observation sur un genre nouveau d'Arachnide trachéenne (*Scotolemon lespesii*) qui habite les grottes de l'Ariège. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 8(3): 973-988.
- MARTINEZ DE LA ESCALERA, M. (1899): Examen del grupo Bathysciidae de España. *Anal. Hist. Nat.*, ser. 2(8): 28-80.
- MAYET, V. (1876): Métamorphoses de l'*Adelops delarouzei*. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*: 196.
- MILLER, L. (1855): Beiträge zur Grottenfauna Krains (*Adelops, Machaerites*). *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 5: 505-510.
- MILLER, L. (1856): Beschreibung eines neuen Grotten-käfers aus Ungarn. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 6: 635-636, pl. 8.
- MILIUS, J. D. (1622): *Philosophia reformata*. British Muséum, Département des Imprimés, Londres.
- MOTAS, C. (1964): Naissance de la Biospéologie. *Int. J. Spéleol.*, 1(1-2): 153-161.
- ORGHIDAN, T. & DUMITRESCO M. (Réd.) (1970): *Livre du Centenaire. Emile G. Racovitza 1868-1968*. Acad. Répub. Soc. Roumanie ed, Bucarest, 697 pp.
- PACKARD, A. S. (1888): The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species. *Nat. Acad. Sci. Mem.*, 4(1): 1-156.
- PARKER, G. H. (1890): The eyes in blind Crayfishes. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College*, 20.
- PARONA, C. (1880): Di due Crostacei cavernicoli (*Niphargus puteanus* Koch e *Tithanethes feneriensis* n. sp.) delle grotte di Monte Fenera (Val Sesia). *Atti Soc. ital. Sci. Nat.*, 23: 42-60.
- PECK, S. B. (1981): Climatic change and the evolution of cave invertebrates in the Grand Canyon. *N.S.S. Bull.*, 42: 53-60.
- PIOCHARD DE LA BRULERIE, C. (1872): Notes pour servir à l'histoire des Coléoptères cavernicoles. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 5^e sér., 2: 443-472.
- POEY, F. – 1856 (1958): *Memorias Historia Natural Isla de Cuba*, T. 2: 95-114, pl. 9-11.
- POULSON, T. L. (1963): Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Amer. Midl. Natur.*, 70:257- 290.
- PUTNAM, F. W. (1872): The blind fishes of the Mammoth Cave and their allies. *Amer. Natur.*, 6.
- RAMSAY, E. E. (1901): The optic lobes and optic tracts of *Amblyopsis spelaeus*. *J. Comp. Neurology*, 11.
- REITTER, E. (1880): Coleopterologische Ergebnisse einer Reise nach Croatia und Slavonia. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 29: 35-56.
- REITTER, E. (1886): Beiträge zur Systematik der Grotten-Silphiden. *Wien Entomol. Z.*, 5: 313-316.
- ROUGEMONT, P. DE (1876): *Die Fauna der dunkeln Orte*. München, 40 pp., 5 pls.
- SCHAUFUSS, L. W. (1863): Neue Grottenkäfer. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 13: 1219-1222.
- SCHINER, J. R. (1854): Fauna der Adelsberger-Lueger und Magdalenen-Grotte, 231-272. In : A. Schmidl. *Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*. Wien Braumülle.
- SCHIÖDTE, J.-C. (1849): *Bidrag til den underjordiske Fauna*. *Kgl. Dansk vidensk. Sertskabs Skr., Raekke, naturv. Og Math., Copenhagen*, 5^e sér., 2: 1-39, pl. 1-4.
- SCHIÖDTE, J.-C. (1851): *Specimen faunae subterraneae*. London.
- SCHLAMPP, K. W. (1892): Das Auges des *Proteus anguineus*. *Z. f. wiss. Zool.*, 53: 537-557.
- SCHMIDL, A. (1854): *Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*. Wien Braumülle, 316 pp, 15 pl.
- SCHMIDL, A. (1857): Beschreibung der Baradla Höhle in Ungern. *Sitz.-ber. Akad. Wissench. Wien*, 22: 579.
- SCHMIDT, F. (1832): *Leptodirus hochenwartii* und *Elater graffi* beschreiben. *Gistel Faunus*, 1: 83-86.
- SCHMIDT, F. (1852): Ueber die Fauna der Grotten Krains. *Lotos*, 2: 242-243.
- SCHMIDT, F. (1860): Drei neue Höhlenkäfer aus Krain. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 10: 669-672.
- SIMON, E. (1872): Notice sur les Arachnides cavernicoles et hypogés. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 5(2): 215-244.
- SIMON, E. (1882): Etudes arachnologiques, 13ème Mémoire. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 6^e sér., 2, p. 201-240.
- SIMON, E. (1896a): Description d'un arachnide cavernicole de l'Afrique australe. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*: 285.
- SIMON, E. (1896b): La faune aveugle des cavernes des îles Philippines et du Transvaal. *Bull. Soc. Spéleol.*, 2 (6-7): 123-125.
- STURM, J. (1844): *Anophthalmus*, neue Gattung aus den Familie der Caraben. *Sturm's Deutschland fauna*, 15: 6, 1 pl.
- STURM, J. (1847): Beschreibung einer neuen Art von *Anophthalmus*, Blindaufkäfer. *Sturm's Deutschland fauna*, V(19): 3-6.
- STURM, J. (1849): *Leptodirus*. Gattung aus der Familie des Scydmaenides. *Sturm's Deutschland fauna*, 20: 1-8, 1 pl. couleur.
- STURM, J. (1853): Abbildung und Beschreibung einer zweiten und dritten Art von *Leptodirus*, einer Gattung aus der Familie der Scydmaenides. *Sturm's Deutschland fauna*, 25(1): 109-113

- TELLKAMPF, Th. G. (1844): Ueber den blinden Studien der Mammuthöhle in Kentucky, mit Bemerkungen über einige andere in dieser Höhle lebende Tiere. *Müller's Archiv. F. Anat. Physiol.*, 4.
- TURQUIN, J. M. (1993): Les citations françaises antérieures à 1900 dans les ouvrages de Biospéologie, p. 285-288. In. *Cent ans de spéléologie française. Spelunca Mémoire*, n° 17, F.F.S. ed. Paris.
- UHAGON, S. (1881): Especies nuevas del género *Bathyscia* encontradas en Vizcaya. *Anal. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 10: 113-126.
- VALVASOR, J. W. F. (1689): *Die Ehre des Herzogthums Crain*. 4 vol. Laybach.
- VANDEL, A. (1966): The cave salamander *Proteus* and its development. *Stud. in Speleol.* 1(4): 181-185.
- VANDEL, A. & BOUILLON, M. (1959): La reproduction du Protée (*Proteus anguinus* Laur.). *C. R. Acad Paris*, 248: 1267-1272.
- VANDEL, A., DURAND, J. & BOUILLON, M. (1966): Contribution à l'étude du développement du *Proteus anguinus* Laurenti (Batraciens Urodèles). *Ann. Spéléol.*, 3: 609-619.
- VEJDOVSKY, F. (1882): *Tierische Organismen der Bruunnenwässer von Prag*. Prag, 70 pp., 8 pl.
- VERHOEFF, K. W. (1898) Fauna diplopoda Bosne, Hercegovine i Dalmacije. *Glasn. Zem. Mus. Bosn. Hercz.*, 10(2-3): 467-491.
- VIGNA-TAGLIANTI, A. (1972): Le attuali conoscenze sul genere *Niphargus* in Italia (Crustacea Amphipoda): 11-23. Act. 1^{er} Coll. Int. Genre *Niphargus*, Verona. *Mus. Stor. Nat. Verona, Memorie* n° 5.
- VIRÉ, A. (1896): Etudes sur la faune souterraine du Jura ...*Mém. Soc. Spéléol.*, 6: 135-167.
- VIRÉ, A. (1900): *La faune obscuricole de France*. Baillière et fils eds, Paris, 159 pp.
- VIRÉ, A. (1904): La Biospéologie. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 139: 992-995.
- WANKEL, H. (1856): Ueber die Fauna der mährischen Höhlen. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 6: 467-470.
- WANKEL, H. (1860) Beiträge zur Fauna der mährischen Höhlen. *Lotos Jahrb.*, 10: 105-122; :137-143; :201-206.
- WYMAN, J. (1853): On the eye and the organ of hearing in the blind fish (*Amblyopsis spelaeus* de Kay) of Mammoth Cave. *Amer. J. Sci. Arts*, 17: 258-261.
- ZELLER, E. (1888) Ueber die Larve des *Proteus anguinus*. *Zool. Anz.*, 11: 570-572.
- ZELLER, E. (1889) Ueber die Fortpflanzung des *Proteus anguinus* und seine Larve. *Jahre. Ver. Vater. Naturk. Württemberg*, 45: 131-138.