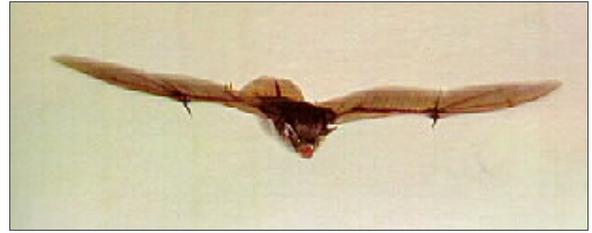


Les animaux cavernicoles

L'auteur tient particulièrement à chaleureusement remercier Monsieur Raymond Tercarfs pour sa collaboration et ses conseils.



Chauve-souris

Copyright © 1997 R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Table des matières

1. [Introduction](#)
2. [Conditions générales de vie du milieu souterrain](#)
3. [Les catégories d'êtres hypogés](#)
4. [Adaptations générales](#)
5. [Exemples d'adaptations particulières](#)
6. [En savoir plus...](#)



1. Introduction

Pour que la vie apparaisse et s'organise, il est indispensable qu'un certain nombre de conditions physico-chimiques soient remplies (ex. taux d'humidité, température, composition des terrains, etc.). Toutefois, le **rayonnement solaire** a été la condition indispensable des phénomènes vivants.

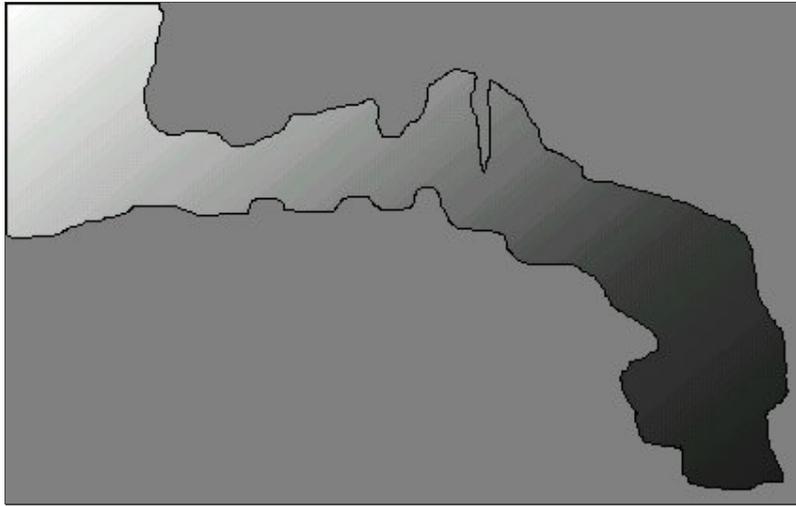
On en déduit donc que le monde souterrain est peuplé par des formes animales dérivées de certaines espèces vivant à la surface de la terre. En termes scientifiques, on dira que tous les animaux **hypogés** (vivant sous terre) ont évolué à partir des animaux **épigés** (vivant à la surface).



2. Conditions générales de vie du milieu souterrain

Depuis les débuts de la biospéléologie, tous les auteurs ont affirmé le caractère stable des milieux souterrains. Des recherches récentes ont fourni des résultats qui tempèrent cette affirmation : en effet, les conditions de vie qui règnent dans une grotte sont loin d'être identiques aux divers niveaux de celle-ci. Cependant, il est indéniable qu'**une grotte est un milieu plus stable à tout point de vue qu'un habitat superficiel.**

2.1 L'obscurité



L'obscurité est l'un des aspects les plus frappants des milieux souterrains. En effet, ces endroits sont plongés dans une **obscurité totale permanente**. Les entrées de nombreuses grottes sont suffisamment étendues pour qu'un gradient d'éclairage s'établisse, de sorte qu'il existe, en ces endroits, une diminution continue de l'intensité lumineuse. Mais dans tous les cas, **la zone profonde d'une grotte est entièrement obscure**.

Cette obscurité permanente a entraîné deux conséquences très importantes du point de vue biologique : **l'absence du nyctémère** et **l'absence de végétation à chlorophylle**.

2.2 L'absence du nyctémère



Le nyctémère (nux = nuit et héméra = jour) désigne une période complète de 24 heures. Cette période est subdivisée en une sous-période diurne et une sous-période nocturne.

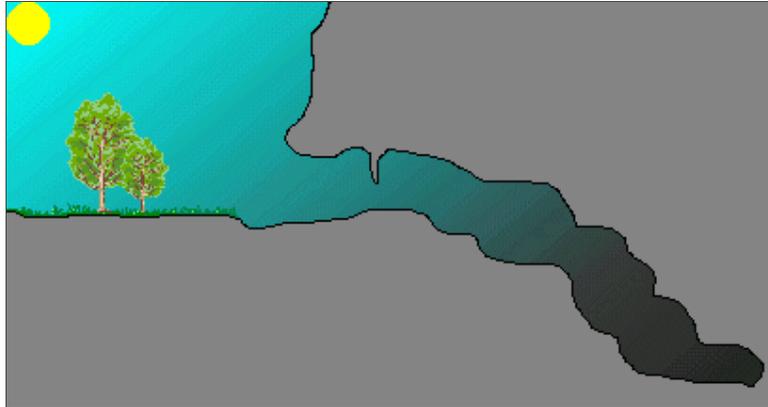
L'absence de cette périodicité diurne - nocturne a pour conséquence que les animaux cavernicoles, **en permanence dans l'obscurité**, sont soustraits aux changements extérieurs réguliers auxquels sont soumis les animaux épigés.

Le problème qui surgit immédiatement à propos des cavernicoles est de savoir s'ils manifestent des activités périodiques dans un milieu où règne une nuit perpétuelle. Or, c'est le cas : **les cavernicoles ont des périodes d'activité et des périodes de repos bien distinctes**. On a prouvé chez la plupart des animaux épigés (vivant en surface) l'existence

d'un sens du temps autonome, indépendant des variations périodiques extérieures.

Les cavernicoles étant les descendants d'êtres épigés qui possèdent cette horloge physiologique, il est logique que cette faculté soit restée, vu qu'elle trouvait son utilité.

2.3 L'absence de végétation à chlorophylle



Les radiations lumineuses n'atteignent pas les milieux souterrains, de sorte qu'aucune végétation verte ne s'y est développée. Cela fait que dans l'écologie de ces habitats, une des principales sources de nourriture des animaux épigés est absente.

Il s'agit donc de chercher d'autres sources d'énergie pour assurer la subsistance des cavernicoles...

2.4 La température

Les variations de température sont beaucoup moins marquées dans le milieu hypogé qu'à la surface de la Terre. Dans la plupart des grottes, les variations annuelles de température n'atteignent que des fractions de degré. De telles conditions thermiques sont peu favorables aux processus physiologiques des organismes hypogés. C'est pourquoi **l'évolution des conditions de vie est caractérisée par une extrême lenteur.**

La croissance et le développement des animaux cavernicoles sont extraordinairement ralentis, par rapport à ce que l'on observe chez les animaux épigés.



3. Classement des êtres hypogés

On distingue trois grandes catégories d'animaux cavernicoles.

3.1 Les troglodèmes (hôtes temporaires)

Ces êtres qualifiés de "troglodèmes" sont des cavernicoles temporaires, vivant habituellement dans la zone allant des entrées de grottes jusqu'à la pénombre, où la nourriture d'origine animale ou végétale ne manque pas.



Scolioptéryx libatrix

Copyright © 1997R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Un exemple : ce papillon carvernicole (*Scolioptéryx libatrix*) aux antennes déployées pose encore bien des énigmes aux biologistes.

On trouve cette espèce à l'entrée de presque toutes les grottes d'Europe dès la fin de l'été...

Là, les individus vont rester immobiles pendant de longs mois, même au milieu d'un courant d'air glacé...

Que recherchent-ils exactement sous terre...???

En tout cas, pour tous ces animaux, les grottes constituent seulement des abris, des lieux d'hivernage ou d'estivage mais **ils tirent de l'extérieur leurs moyens d'existence**. Ils fréquentent temporairement les grottes en raison d'exigences physiologiques particulières liées aux variations saisonnières et caractérisées par un ralentissement prolongé de l'activité de l'organisme.

<u>Motifs de la pénétration dans les cavernes</u>	<u>Epoque</u>	<u>Région géographique</u>	<u>Exemples</u>
Hibernation	Hiver	Pays tempérés froids	Papillons Chauve-souris Mollusques
Diapause estivale	Eté	Pays tempérés froids	Phryganes
Estivation	Eté	Pays chauds	Batraciens Diptères
Refuge	Toute l'année	Tous pays	Rongeurs
Collecte de nourriture	Toute l'année	Pays chauds	Serpents
Stade larvaire	Hiver	Pays tempérés froids	Coléoptères

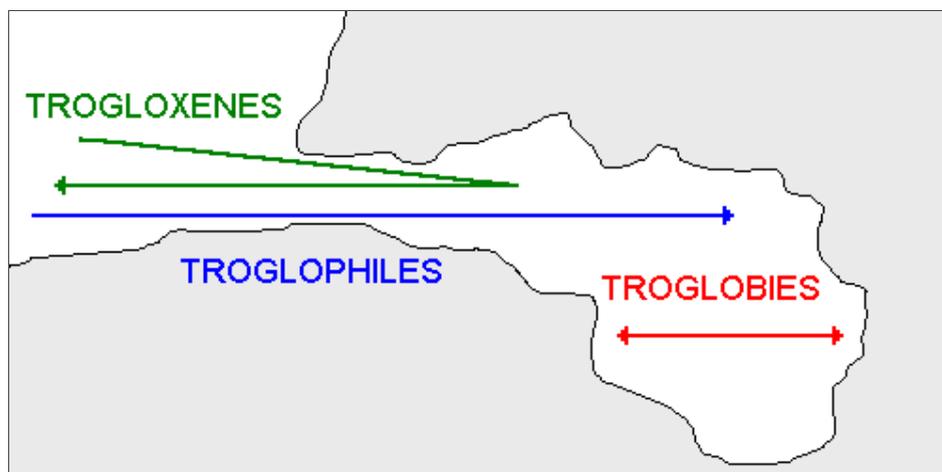
Le milieu hypogé ne constitue nullement un gîte obligatoire, l'animal étant susceptible de trouver éventuellement des conditions semblables dans des niches épigées. Les troglaxènes ne diffèrent en rien des formes épigées sous l'angle morphologique.

3.2 Les troglaphiles (hôtes électifs)

Le groupe des "troglaphiles" correspond à des animaux qui vivent régulièrement dans les grottes, jusque dans les zones les plus obscures mais sans y être confinés. Dans beaucoup de cas, la raison de **leur présence est quasi indépendante de la grotte**. La principale caractéristique est que ces animaux sont capables d'effectuer tout leur cycle de développement dans le milieu souterrain.

3.3 Les troglobies (prisonniers)

Ces animaux dits "troglobies" se retrouvent exclusivement dans les cavernes où se déroule tout le cycle de leur existence. Le qualificatif de *prisonnier* qui est souvent utilisé souligne le fait que **ceux-ci sont dans l'impossibilité absolue de quitter le milieu souterrain**. Si les troglobies sont des hôtes permanents du milieu souterrain, et de celui-là seul, c'est parce que leur survie est impossible ailleurs.



4. Adaptations des cavernicoles

Plusieurs théories expliquent ces adaptations en milieu souterrain. Celle qui prévaut actuellement est celle émise par Lucien CUENOT en 1914.

4.1 La théorie de la préadaptation

Selon CUENOT, certaines espèces possèdent des caractères, qui tout en étant secondaires à un moment de leur histoire, peuvent orienter celles-ci ultérieurement vers des modes de vie différents.

Ces nouveaux modes de vie sont déterminés à la fois par ces caractères et par la disponibilité de certains milieux dans lesquels ils prendront une importance biologique accrue.

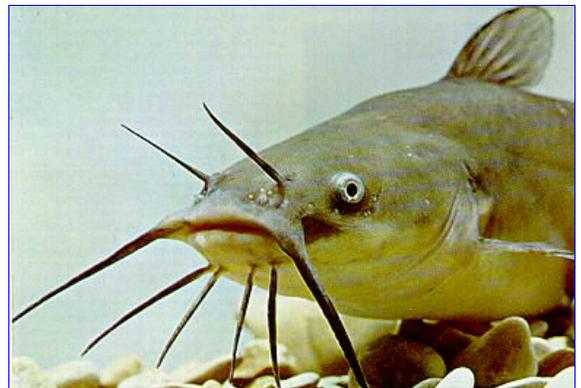
1) Des organismes de surface qui possèdent des organes phosphorescents sont plus susceptibles de peupler les fonds marins obscurs que les formes dépourvues de ces organes.



Euphasia

Crevette de genre *Euphasia*

2) De même, les Silures, poissons pourvus d'yeux très petits et manifestant des comportements fouisseurs, sont des candidats plus probables à la vie cavernicole que d'autres espèces démunies de ces caractères.



Silurus glanis

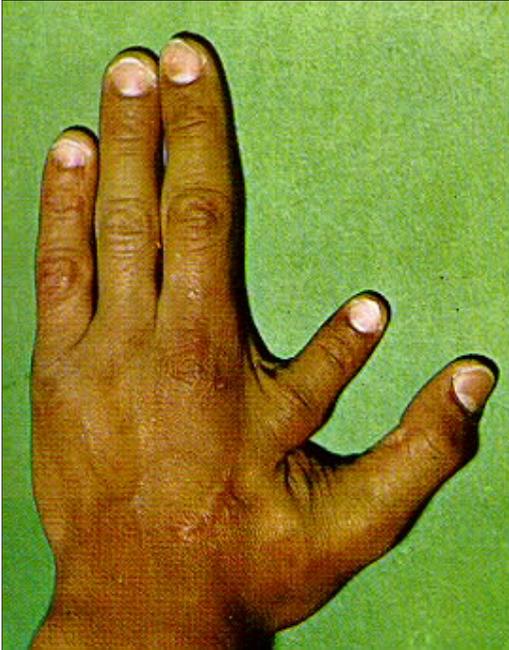
Silure (poisson chat)

CUENOT résume l'action de ce mécanisme en disant que les caractères préadaptatifs ont pour effet de "filtrer" la faune qui vit à proximité d'un habitat souterrain ; les espèces préadaptées sont capables de passer à travers les mailles du filtre, lequel arrête celles qui ne sont pas nanties de ces caractères.

Les animaux une fois entrés dans le milieu hypogé vont subir une série de phénomènes de **dégénérescence**,

4.2 Les phénomènes de dégénérescence

La vie cavernicole entraîne toute une série de réductions morphologiques et fonctionnelles qui font apparaître les habitants caractéristiques du monde souterrain comme des dégénérés.



Exemple de mutation chez l'homme

La notion de dégénérescence est couramment appliquée à des cas biologiquement exceptionnels et désigne la plupart du temps une aberration individuelle.

Ainsi, les mutations qui affectent un nombre restreint de spécimens au sein d'une population, produisent des effets qui sont dits dégénératifs parce que ces derniers produisent des individus qui se distinguent du type génétique normal. Est réputé normal l'individu qui répond à la description du genre ou de l'espèce caractérisant le type le plus fréquent.

On dira en conséquence qu'un individu est dégénéré lorsqu'un ou plusieurs traits typiques de la catégorie à laquelle il appartient, s'écartent du modèle zoologique représentatif.

Un exemple très clair de ces phénomènes est fourni par les malformations segmentaires que l'on constate chez certains individus : apparition d'un doigt surnuméraire, raccourcissement de la tête, etc.

4.3 L'évolution régressive.

L'évolution régressive n'est pas un "retour" à un stade primitif de la forme animale considérée. En effet, l'évolution est un processus irréversible.

Il s'agit même dans le cas des troglobies, d'un phénomène **constructif**. Il est nécessaire

d'insister sur le caractère purement dégénératif des processus de l'évolution régressive, sans jamais introduire la notion de "recul", laquelle n'a aucun sens dans la phylogénie.

4.4 La nourriture des animaux hypogés

Le régime des cavernicoles est dans l'ensemble assez polyvalent. La plupart des troglobies sont détritivores (et sont capables de se satisfaire de n'importe quelle matière organique inerte) ou encore omnivores (et absorbent tous les types de nourriture selon les possibilités momentanées).

Que peuvent trouver naturellement sous terre ces cavernicoles ?

- **L'eau**

L'eau apporte de nombreux débris organiques provenant de la surface, tels que brindilles, feuilles, graines putréfiées, parfois de petits animaux.

- **Le guano**

L'une des sources les plus actives de ravitaillement sont les déjections des chauves-souris, ce que l'on appelle habituellement **guano** (reliefs des repas et résidus de la digestion).

Le guano est utilisable en tant que tel par les cavernicoles, mais il constitue entre autre, un substrat organique important pour les moisissures et les bactéries.

- **L'argile**

L'argile est, aussi incroyable que cela paraisse, un aliment. Pour le Protée, amphibien cavernicole, on a démontré qu'une alimentation composée exclusivement d'argile avait suffi pendant deux ans pour permettre à de jeunes protées de tripler leur taille. Cette argile souterraine contient une quantité importante de matière organique inerte, mais aussi une foule de bactéries (10 à 250 millions par gramme de limon sec).

De plus, l'on retrouve dans cette argile des acides aminés provenant, de la surface ainsi que des Champignons Actinomycètes. Les troglobies sont capables d'ingérer directement cette argile



Argile

4.5 La cécité

L'oeil fonctionnel est toujours absent chez les troglobies. Chez les adultes, l'oeil est invisible de



Caecobarbus geertsii

Copyright © 1997R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

l'extérieur et l'emplacement de cet organe n'est marqué par aucun signe typique. A la naissance, la plupart des troglobies possèdent encore un oeil nettement visible, bien que mal formé. Au fur et à mesure que l'animal grandit, les structures oculaires régressent et l'ensemble de l'organe est recouvert par la peau.

Selon Lamarck, le non-usage d'un organe entraîne à long terme son atrophie. L'exemple spectaculaire du Protée est cité. Toutefois, Darwin explique l'inutilité de la vision par la sélection. En effet, la disparition des structures oculaires est un phénomène tolérable puisque dans le milieu hypogé la possession de ces dernières ne constitue pas un caractère positif de survie. Cependant les troglobies sont sensibles à la lumière. Cette sensibilité photique est localisée dans les cellules sensorielles de la peau.

De plus, la dépigmentation permet une pénétration directe des rayons lumineux dans la masse cérébrale. (Cette sensibilité dermatoptique est une rémanence, Elle existe chez les animaux épigés). C'est la sensibilité chimique qui a pris le relais de la vision.

En effet, un poisson cavernicole, *Anoptichthys* par exemple, possède un sens gustatif d'une finesse extraordinaire. Exprimé au pourcentage de distribution des substances utilisées pour provoquer l'excitation chimique (sucré, salé, acide, amer), les minima nécessaires sont plusieurs milliers de fois plus petits chez la forme cavernicole que chez la forme épigée,

4.6 La dépigmentation

Chez la plupart des animaux souterrains, l'absence d'incitation hormonale résultant de l'état aveugle et de l'absence de lumière entrave la fonction des téguments mélaniques : **l'individu reste de teinte claire**. La pigmentation est généralement nécessaire pour protéger un être contre les radiations solaires. Sous terre, ce problème n'existe plus.



5. Adaptations caractéristiques de quelques cavernicoles

5.1 Cas de troglaphiles (hôtes électifs)

a) Une planaire : *Fonticola notadena*.

Une caractéristique essentielle des points d'eau dans les grottes est leur variabilité. Ils sont directement influencés par le régime des pluies extérieures. Il arrive que ces points d'eau (gours par exemples) s'assèchent totalement. Comment les animaux supportent-ils ces périodes de dessiccation (atteignant parfois un an) ?

Dans la grotte de la Balme, le milieu occupé par les Planaires est un petit gour limoneux dont le remplissage ne dure que quelques semaines par an. A ce moment, le gour est abondamment fréquenté par les *Fonticola notadena*.

Le dessèchement du gour provoque la disparition des Planaires. Mais, dès que le gour se remplit à nouveau, les Planaires sont immédiatement présentes.

Et ce sont les mêmes Planaires !

Elles sont restées en vie pendant toute la période de dessiccation (1 an !). Lorsque le niveau de l'eau a baissé, les Planaires se sont insinuées dans de petites excavations. Elles cessent tout déplacement et semblent se condenser sur elles-mêmes, toutefois sans s'enkyster.

Dès que le gour se remplit un an après, elles retrouvent leur aspect normal et leur activité en un temps qui varie de 30 secondes à 15 minutes !



Fonticola notadena

Copyright © 1997 R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

b) Les Araignées cavernicoles.

Les *Argiopidae* constituent une famille d'araignées qui construisent une toile en fil de soie pour capturer des proies. Dans le milieu extérieur un tel dispositif couvrant une large surface est évidemment adapté à la capture des proies en vol. Or, dans les cavernes, ce procédé semble inutile car les animaux ailés sont très rares.

Comment les *Argiopidae* se sont-ils adaptés ?

Les toiles de ces animaux sont devenues des

réseaux de fil de soie disposées **le long des parois**. Elles sont établies pour capturer des animaux se déplaçant sur les murs.

Dès qu'un de ces organismes entre en contact avec les fils de soie, il s'y engluie, et ses mouvements attirent immédiatement l'araignée. Celle-ci enroule véritablement la proie dans un écheveau.



Meta menardi

Copyright © 1997R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

c) Un mollusque troglophile : *Oxychilus cellarius* (Müller)



Oxychilus cellarius

Copyright © 1997R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Techniquement, comment un gastéropode lent peut-il capturer un insecte ailé ?

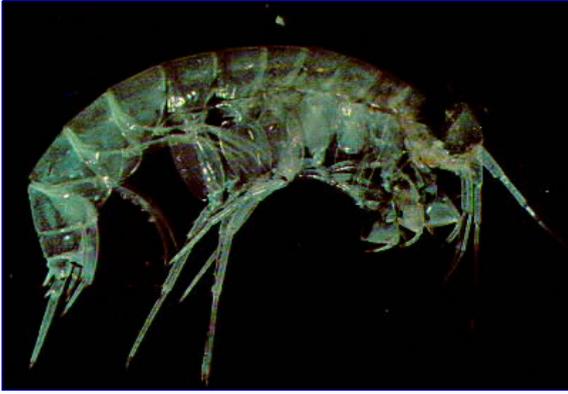
Les seuls papillons trogloxènes existants ne fréquentent les grottes que pour une seule raison : hiberner. Durant l'hiver, leur engourdissement est très profond (quand on touche ces insectes, ils ne réagissent pas). Si on les détache de la paroi, ils tombent lourdement sur le sol et ne se relèvent qu'après plusieurs heures.

L'Escargot peut facilement les escalader; dès qu'il est parvenu sur l'insecte, celui-ci ne peut plus s'envoler en raison du poids du mollusque. L'Escargot commence immédiatement à dévorer les ailes puis abandonne sa victime mutilée sur le sol. Dans d'autres cas, il dévore l'abdomen de sa victime et abandonne sa proie.

L'*Oxychilus* est un véritable troglophile.

5.b . Cas de troglobies ("prisonniers du monde souterrain")

a) Les crustacés



Niphargus

Copyright © 1997R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Les troglobies sont prisonniers du milieu souterrain. Cet état de chose est clairement illustré par le cas des *Niphargus*. Les *Niphargus* sont dépigmentés comme la plupart des troglobies. Actuellement **les *Niphargus* ne peuvent vivre à la lumière à cause de cette décoloration**. Ils fuient la lumière et une intensité trop forte (+ de 20.000 Lux) les tue en quelques jours.

Les *Niphargus* ne peuvent plus supporter de variations thermiques importantes et rapides. De ce

fait, ils sont obligés de rester dans un milieu stable thermiquement.

b) Un Batracien remarquable : *Proteus Angineus*.

Le *Proteus anguineus* est le seul amphibien cavernicole européen. L'apparence extérieure du Protée est celle d'un cavernicole authentique et rappelle l'aspect des poissons aveugles typiques.

Les téguments transparents présentent une coloration blanche ou rosée. Toutefois, de jeunes Protées placés dans un éclairage permanent, ont tendance à se pigmenter. L'animal acquiert dans ces conditions une coloration foncée marquée de taches jaunes.



Proteus anguineus

Copyright © 1997 R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Au stade embryonnaire, l'oeil du Protée possède une structure comparable à celle des amphibiens épigés, Cependant, juste avant la naissance, le développement s'arrête. Le globe oculaire s'enfonce dans l'orbite, son volume diminue et la peau le recouvre progressivement.

c) Les Champignons.



Cordyceps

Copyright © 1997 R. Tercarfs - Dr. Sc. Zool.
Maître de recherche au FNRS

Les spores des Champignons supérieurs entraînées dans les grottes se développent parfois quand le substrat leur est favorable. Elles donnent naissance à des Champignons profondément modifiés présentant des malformations et des déformations qui les rendent souvent méconnaissables. Habituellement une nouvelle sporulation ne se produit pas.

Les champignons inférieurs sont nombreux sous terre. Ils peuvent subsister longtemps dans l'argile en s'enkystant. Les kystes donnent naissance à un mycélium qui se développe rapidement et assure une nouvelle sporulation. Ces moisissures assurent une partie de l'alimentation des cavernicoles.

L'humidité des cavernes est propice au développement des champignons mais il leur faut des substances organiques pour se nourrir. Aussi, certaines espèces (*Cordyceps*) se sont-elles spécialisées dans l'attaque des insectes !

Les spores se déposent sur le corps d'un animal et commencent à se développer. Cette croissance est telle que l'hôte meurt bientôt, complètement "dévoreré" par le champignon.



6. Pour en savoir plus...

Nous vous proposons un **article de Raymond Tercarfs**, rédigé spécialement pour ce site.

[Les animaux cavernicoles, par R. Tercarfs](#)