

Le peuplement animal des karsts de France (Éléments de biogéographie souterraine pour les Invertébrés). Première partie : la faune aquatique

René Ginet, Christian Juberthie

Citer ce document / Cite this document :

Ginet René, Juberthie Christian. Le peuplement animal des karsts de France (Éléments de biogéographie souterraine pour les Invertébrés). Première partie : la faune aquatique. In: Karstologia : revue de karstologie et de spéléologie physique, n°10, 2e semestre 1987. La table ronde franco-polonaise (1-8 juin 1987) pp. 43-51;

doi : <https://doi.org/10.3406/karst.1987.2174>

https://www.persee.fr/doc/karst_0751-7688_1987_num_10_1_2174

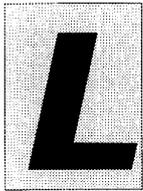
Fichier pdf généré le 07/11/2018

Abstract

The biogeographical distribution of Invertebrate animals in french karsts (First part : The aquatic fauna)
This text analyses the bibliographic data in order to draw up a schematic representation of the biogeographical distribution of Invertebrate animals found in French karsts up to 1985. The animal population of these karsts is very varied, especially in the south of France. For many groups, there are obvious links with geological history and paleo-ecology. This text first lists the aquatic groups (from Porifera to Crustacea ; the latter is the most varied and numerous in karstic water). It puts forward possible solutions to the problems posed by the ways followed by the ancestors of present-day groups, either of superficial freshwater origin, or of marine origin during the Tertiary, and whose areas were later modified by the impact of Quaternary glaciations. For the terrestrial groups (cf. *Karstologia* n° 11), subterranean penetration followed different pathways, among which the Superficial Hypogean Compartment (M.S.S. = Milieu Souterrain Superficiel) plays an obvious role ; this shows that many troglobites are not limited, in the underground environment, to just caves and the karst. The Arthropods, and among them the Insects, are of course the most varied and the best known. Their biogeographical distribution reflects the problems of speciation, ecology and endemism, which are discussed in the text.

Résumé

Analysant les données de ta bibliographie, ce texte donne un bilan schématique de la répartition biogéographique des animaux Invertébrés, signalés jusqu'en 1985 dans les karsts français. Le peuplement animal des karsts est très varié, su tout dans la moitié sud de la France. Pour beaucoup de groupes, son étude montre des liens évidents avec l'histoire géologique et la paléo-écologie. Ce texte énumère d'abord les groupes aquatiques (des Spongiaires aux Crustacés, ces derniers étant les plus divers et tes plus nombreux dans les eaux karstiques). Il expose les problèmes posés, et les solutions envisagées, concernant les voies suivies par les ancêtres des groupes actuels, qui sont soit d'origine dulçaquicole superficielle, soit d'origine marine au Tertiaire ; les aires initiales ont été ensuite modifiées par l'impact des glaciations du Quaternaire. Pour les groupes terrestres, qui seront analysés ensuite (cf. *Karstologia* n°11), la pénétration souterraine a utilisé des voies différentes, parmi lesquelles le Milieu Souterrain Superficiel (M.S.S.) joue un rôle évident ; ce dernier montre que beaucoup de troglobies ne sont pas limités, dans l'espace souterrain, au seul domaine des cavernes et au seul karst. Les Arthropodes, et parmi eux les Insectes, sont évidemment les plus variés et aussi les mieux connus. Leurs répartitions biogéographiques expriment les problèmes de spéciation, d'écologie, d'endémisme qui sont évoqués dans le texte.



LE PEUPELEMENT ANIMAL DES KARSTS DE FRANCE

(Éléments de biogéographie souterraine
pour les Invertébrés)

Première partie: la faune aquatique

René GINET, Université Lyon I. L.A. C.N.R.S. 367 «Ecologie des eaux douces», Hydrobiologie et écologie souterraines, 43 bd. du
11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex

Christian JUBERTHIE, Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis, 09200 Saint-Girons

Résumé:

Analysant les données de la bibliographie, ce texte donne un bilan schématique de la répartition biogéographique des animaux Invertébrés, signalés jusqu'en 1985 dans les karsts français. Le peuplement animal des karsts est très varié, surtout dans la moitié sud de la France. Pour beaucoup de groupes, son étude montre des liens évidents avec l'histoire géologique et la paléo-écologie. Ce texte énumère d'abord les groupes aquatiques (des Spongiaires aux Crustacés, ces derniers étant les plus divers et les plus nombreux dans les eaux karstiques). Il expose les problèmes posés, et les solutions envisagées, concernant les voies suivies par les ancêtres des groupes actuels, qui sont soit d'origine dulçaquicole superficielle, soit d'origine marine au Tertiaire; les aires initiales ont été ensuite modifiées par l'impact des glaciations du Quaternaire. Pour les groupes terrestres, qui seront analysés ensuite (cf. *Karstologia* n°11), la pénétration souterraine a utilisé des voies différentes, parmi lesquelles le Milieu Souterrain Superficiel (M.S.S.) joue un rôle évident; ce dernier montre que beaucoup de troglobies ne sont pas limités, dans l'espace souterrain, au seul domaine des cavernes et au seul karst. Les Arthropodes, et parmi eux les Insectes, sont évidemment les plus variés et aussi les mieux connus. Leurs répartitions biogéographiques expriment les problèmes de spéciation, d'écologie, d'endémisme qui sont évoqués dans le texte.

Mots-clés: Biogéographie, biospéologie, animaux cavernicoles aquatiques, systématique, France.

N.B.: Article initialement prévu pour «Karsts de France».

Abstract: THE BIOGEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF INVERTEBRATE ANIMALS IN FRENCH KARSTS (FIRST PART: THE AQUATIC FAUNA)

*This text analyses the bibliographic data in order to draw up a schematic representation of the biogeographical distribution of Invertebrate animals found in French karsts up to 1985. The animal population of these karsts is very varied, especially in the south of France. For many groups, there are obvious links with geological history and paleo-ecology. This text first lists the aquatic groups (from Porifera to Crustacea; the latter is the most varied and numerous in karstic water). It puts forward possible solutions to the problems posed by the ways followed by the ancestors of present-day groups, either of superficial freshwater origin, or of marine origin during the Tertiary, and whose areas were later modified by the impact of Quaternary glaciations. For the terrestrial groups (cf. *Karstologia* n°11), subterranean penetration followed different pathways, among which the Superficial Hypogean Compartment (M.S.S. = Milieu Souterrain Superficiel) plays an obvious role; this shows that many troglobites are not limited, in the underground environment, to just caves and the karst. The Arthropods, and among them the Insects, are of course the most varied and the best known. Their biogeographical distribution reflects the problems of speciation, ecology and endemism, which are discussed in the text.*

Key-words: Biogeography, biospeology, Invertebrate animals, subterranean aquatic animals, systematic, France.

INTRODUCTION

Grâce à la diversité de ses zones karstiques, aux aléas de son histoire géologique et à la variété de ses climats actuels ou passés, la France montre une intéressante richesse en espèces animales souterraines. Leur répartition dans l'espace naturel - dont l'étude fait l'objet de cette «écologie à grande échelle» qu'est la biogéographie - a suscité depuis plus d'un siècle beaucoup d'études approfondies, dont l'ensemble permet de retracer l'essentiel des modalités et de l'histoire de la colonisation du milieu karstique par les animaux; mais le fait que tout le domaine naturel ne soit pas encore complètement prospecté, et les connaissances inégales sur les groupes systématiques présents sous terre, font que l'on ne peut pas encore tracer un panorama qui soit réellement exhaustif et synthétique. Nous nous proposons donc simplement d'évoquer ici cette richesse souterraine en animaux Invertébrés, sous la forme d'un bref bilan biogéographique, qui emprunte résultats et exemples aux travaux de nombreux chercheurs, renvoyant à la bibliographie pour les nécessaires compléments. Nous pourrions ainsi résumer les enseignements qu'apporte l'étude de la répartition géographique des cavernicoles de la France, en notant bien que:

1) si certains groupes d'animaux sont bien étudiés et bien connus, d'autres le sont beaucoup moins;

2) que les recherches et les trouvailles ultérieures risquent, en les complétant, de modifier les aires actuellement délimitées, et les conclusions que ces dernières permettent aujourd'hui.

Un peu artificiellement, mais commodément, cet exposé - qui suit la hiérarchie systématique des Invertébrés - sera partagé en deux grandes parties: la première sera consacrée à la faune des eaux souterraines karstiques, la seconde à celle des milieux terrestres: la problématique est en effet différente pour les peuplements de ces deux domaines naturels que l'on ne peut pas réunir en un seul et même «milieu souterrain».

**I. CARACTERES GENERAUX
DE LA FAUNE AQUATIQUE
DES KARSTS DE FRANCE**
(14, 23, 33, 34, 40, 46, 49, 51.X)*

Malgré les différences dans ses modes de gisement dues aux textures des terrains, rocheux ou meubles, qui la contiennent, l'eau souterraine constitue un domaine théoriquement continu dans l'espace, depuis le littoral marin jusqu'aux karsts d'altitude. De ce fait, beaucoup des animaux adaptés à vivre dans le milieu aquatique karstique (les «troglobies aquatiques» ou, mieux, les «stygo-bies») ont des contacts plus ou moins directs avec les autres types d'eaux souterraines; ces contacts rendent possibles les échanges et les déplacements de populations par voie souterraine d'une région à l'autre. Comme, souvent, ces espèces aquatiques ont une écologie plus polyvalente que les troglobies terrestres, rares sont celles qui restent strictement confinées dans les seuls réseaux karstiques.

Il résulte de cela que les répartitions géographiques sont assez vastes et peu nettement délimitées, surtout si l'on s'adresse aux genres; mais le morcellement dans l'espace de populations souterraines a, pour certains groupes tout au moins, entraîné une fragmentation topographique et une évolution spécifique ou sub-spécifique d'unités systématiques qui sont alors endémiques de telle ou telle région restreinte ou de tel ou tel karst particulier; on retrouvera un problème identique avec la faune terrestre.

Sans prétendre avoir la diversité des faunes aquatiques hypogées de l'Europe Méridionale ou Centrale, les karsts français n'en présentent pas moins une remarquable richesse: tous les groupes d'Invertébrés des eaux douces (les «dulçaquicoles») existent sous terre: mais, bien que parfois quelques Poissons s'égarer sous terre à la faveur d'une communication facile avec un cours d'eau de la surface, il n'y a pas, en France, de Vertébré stygobie; en Europe, seul le Protée appartient à cette catégorie écologique, et son domaine géographique est le karst triestin et yougoslave. Par ailleurs, aucun Insecte n'est stygobie, alors qu'il existe des Coléoptères phréatobies dans les eaux interstitielles du sud-est de la France; mais ces dernières n'entrent pas dans le cadre de la présente étude.

Un problème général doit être précisé dès l'abord, car il éclairera certaines des données qui suivent; c'est celui de la colonisation souterraine: quelle est l'origine des espèces aujourd'hui confinées dans le domaine aquatique hypogé? Quelles ont été les voies qu'ont empruntées les ancêtres de ces espèces pour occuper ce domaine écologique?

En toute hypothèse, c'est dans les eaux de la surface qu'il faut rechercher les peuplements originels; la faune souterraine, qu'elle soit

aquatique ou terrestre, est en effet constituée par des lignées qui résultent de l'évolution génétique et écologique de formes animales jadis épigées. Si donc l'on trouve encore aujourd'hui, dans les eaux douces de la surface, des espèces qui sont proches parentes des espèces souterraines, la voie de leur pénétration sous terre (sinon ses modalités évolutives!) est assez simple à concevoir; il s'agit d'une adaptation à la vie souterraine (avec cependant toutes les conséquences d'ordre biologique, éthologique et écologique que cela signifie) sans changement fondamental du milieu vital, qui reste l'eau douce. Ce transfert surface/sous-sol a pu se faire simplement en suivant le fil de l'eau qui, avant d'être souterraine, est obligatoirement d'abord superficielle; les animaux dulçaquicoles ont suivi cet enfouissement, même si, concrètement, on doit envisager, depuis le cours d'eau, une remontée de l'animal par la source, vers le sous-sol plus en amont.

Malgré sa simplicité, il semble que ce premier processus n'ait intéressé qu'une minorité des habitants aquatiques du karst, comme les Planaires ou les Aselles, par exemple. En effet, pour beaucoup d'autres lignées stygobies, leurs plus proches parents «superficiels» sont, non pas des animaux d'eau douce, mais des espèces, actuellement ou jadis, marines. Cette seconde voie de colonisation de l'eau douce souterraine à partir du domaine marin est plus difficile à saisir; elle s'applique cependant à de nombreux animaux stygobies, comme l'Amphipode *Niphargus*, l'Isopode *Caecosphaeroma*, et bien d'autres. Certaines recherches montrent que ces stygobies franchement dulçaquicoles sont encore capables de supporter sans dommage des pourcentages notables d'eau salée. Souvenir de leur lointaine origine?

Nous emprunterons à G. Magniez (1978), qui l'a fort nettement tracée, la description de ce processus à propos des Crustacés du genre *Stenasellus*: «...si nous plaçons par la pensée un hypothétique ancêtre des *Stenaselles* dans les graviers marins près du delta d'un fleuve, il est clair que ses descendants, manifestant une aptitude à vivre en eau dessalée, puis douce, ont pu s'installer dans les alluvions du fleuve lui-même, puis remonter peu à peu le cours (souterrain), émigrer dans les alluvions des affluents et en coloniser les nappes phréatiques, puis gagner les zones des sources et exurgences, et, par là-même, les systèmes karstiques: cours d'eau souterrains actifs, systèmes noyés, puis zones d'infiltration et de ruissellement des massifs calcaires, et tout ceci dans un laps de temps relativement court, peut-être de l'ordre de quelques millénaires seulement.»

La connaissance de la répartition géographique des stygobies peut donc, pour certains groupes tout au moins, cadrer avec l'histoire géologique du Tertiaire, rythmée par les transgressions et les régressions marines; ce sont ensuite les grandes glaciations du Quaternaire qui ont contribué à modeler les limites de certaines espèces. Les variations de la géologie permettent d'envisager l'histoire et la dynamique du peuplement aquatique souterrain.

PLANCHE 1: Exemples de répartitions biogéographiques d'Invertébrés aquatiques souterrains, Plathelminthes et Mollusques.

Fig. 1: Stations européennes des Planaires du genre *Dendrocoelum* (d'après GOURBAULT, 1972);

Fig. 2: stations des Planaires du genre *Atrioplanaria* en Europe occidentale (d'après GOURBAULT, 1972);

Fig. 3: Carte zoogéographique des Gastéropodes Hydrobiinés cavernicoles, dans l'est de la France et en Suisse (d'après BERNASCONI, 1969);

circles noirs: stations examinées,
circles noirs surmontés d'une croix: présence de *Bythinella*,
circles noirs avec croix inférieure: présence de *Hauffenia*,
circles blancs pointés: présence de *Bythiospeum*,
circles blancs pointés bordés de deux croix: présence des trois genres ensemble,
points noirs: ville - repère
La ligne en tirets indique l'avancée maximale des glaciers au Riss,
la ligne en pointillés indique l'avancée maximale des glaciers au Würm.

PLATE 1: Example of biogeographical distribution of subterranean aquatic Invertebrates, Planarians and Molluscs:

Fig. 1: European stations of the Planarian of the genera *Dendrocoelum* (according to GOURBAULT, 1972);

Fig. 2: Stations of the Planarian of the genera *Atrioplanaria* in Western Europe (according to GOURBAULT, 1972);

Fig. 3: Zoogeographical map of the cave-dwelling Gasteropoda Hydrobiinae in Eastern France and in Switzerland (according to BERNASCONI, 1969):

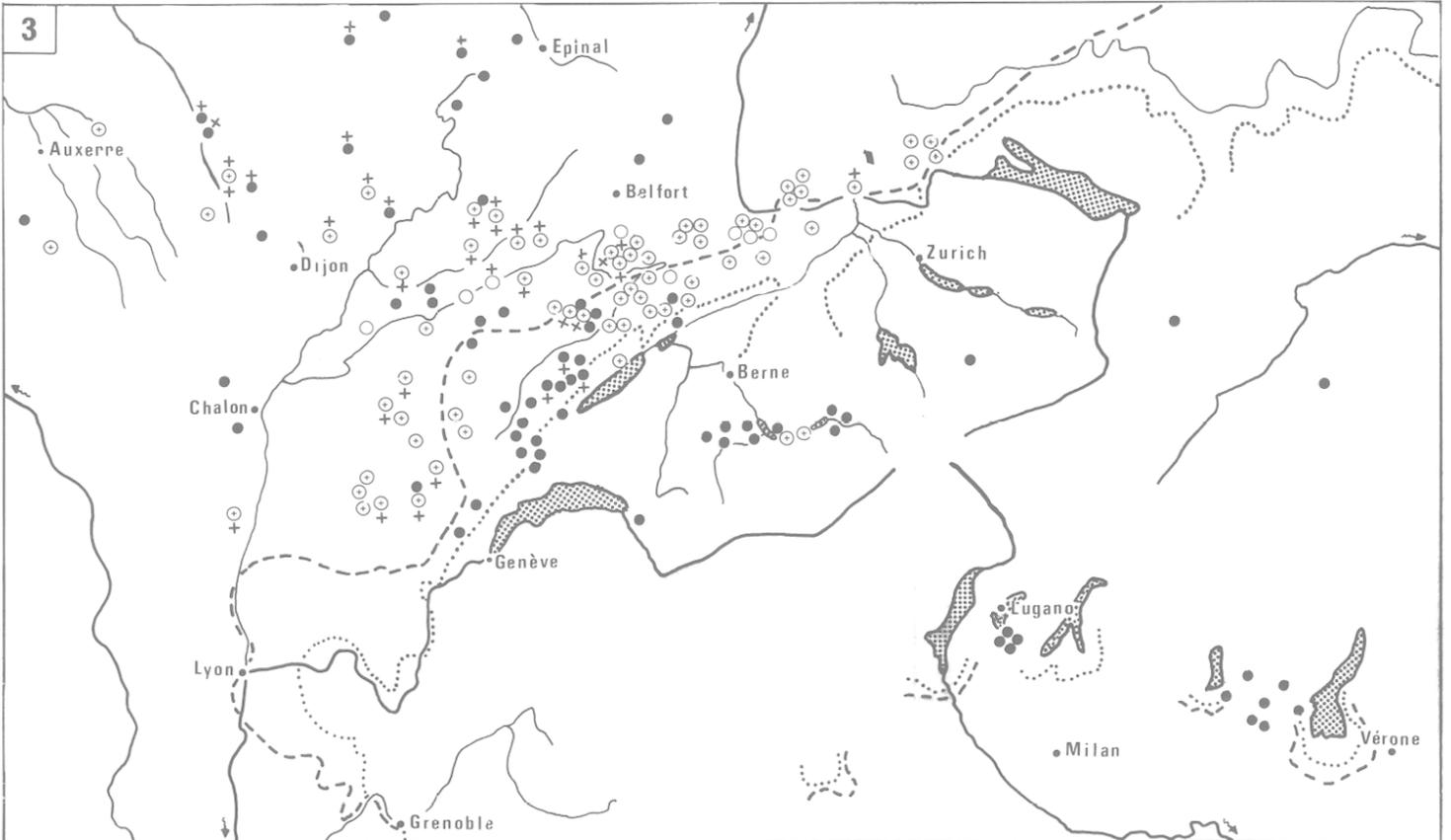
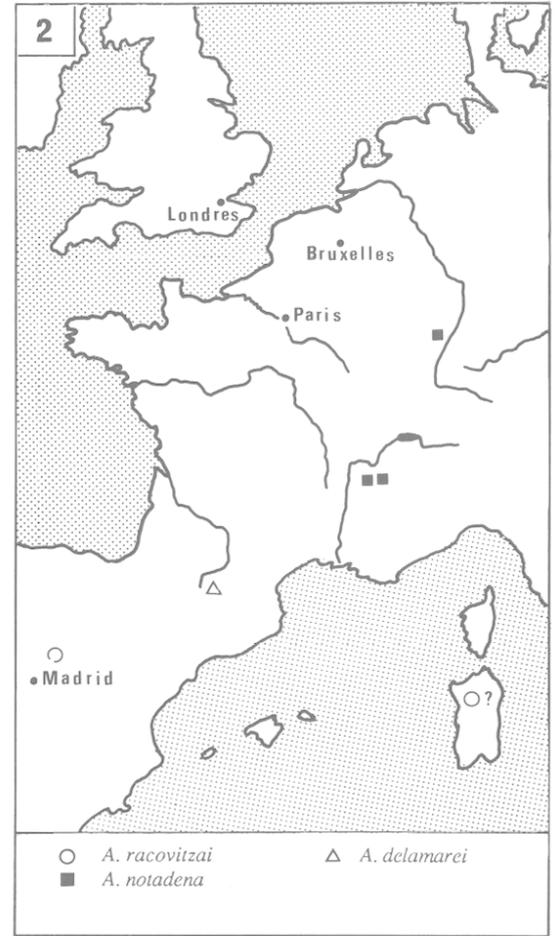
solid circles: stations examined,
solid circles topped by a cross: presence of *Bythinella*,
solid circles with a cross underneath: presence of *Hauffenia*,
dotted open circles: presence of *Bythiospeum*,
dotted open circles between two crosses: presence of the three genera together,
black points: towns.
The dashed line represents the maximum progression of the Riss glaciers,
the dotted line represents the maximum progression of the Würm glaciers.

**II. INVENTAIRE BIOGEOGRAPHIQUE
CLASSE PAR EMBRANCHEMENT
ZOOLOGIQUE**

A - Les SPONGIAIRES (1)

Aucune éponge n'est stygobie. La présence de l'éponge des eaux douces épigées *Ephydatia mülleri*, faite récemment dans une grotte des gorges de l'Ardèche, est exceptionnelle; elle resterait du domaine anecdotique - car cet animal ne montre aucune propension pour la vie souterraine- si cette présence ne permettait pas de soupçonner le fait que la cavité où il vit est occupée par une simple dérivation souterraine de l'Ardèche, dont le courant a passivement entraîné sous terre cet animal qui a pu se fixer et y survivre:

(*) Les nombres entre parenthèses, en tête de chaque chapitre, renvoient à la bibliographie: les auteurs ne sont, de ce fait, pas cités dans le texte lui-même.



cette éponge sert ainsi de «traceur biologique» capable de montrer l'origine d'une circulation souterraine: c'est à ce titre exemplaire qu'elle mérite d'être signalée ici.

B - Les PLANAIRES (Plathelminthes Turbellariés Tricladés Paludicoles) (24, 42)

Ces Vers Plats sont fréquents dans les eaux de la surface: deux familles existent dans les eaux karstiques. La famille des Planariidés n'est représentée sous terre que par trois genres seulement, dans quelques stations bien localisées surtout en ce qui concerne les genres troglobies *Planiolia* (en Ariège et Haute-Garonne) et *Atrioplanaria* (en Isère et en Savoie) (Pl. 1, fig. 2). Il n'en va pas de même avec la famille des Dendrocoelidés, qui renferme un grand nombre d'espèces karstiques. Ces dernières ont des aires géographiques d'ampleur très différente, soit relativement grande (comme *Dendrocoelum collini* dans l'est de la France), soit exigüe (comme *Dendrocoelum tuzetae* dans l'Aude et en Ardèche, ou *D. regnardi* en Albigeois), soit même limitée à un ou deux réseaux karstiques seulement (comme *D. gineti* de la Goule-Noire en Vercors et du Guiers-Vif en Chartreuse) (Pl. 1, fig. 1).

C - VERS ANNELIDES OLIGOCHETES (12,35,36)

Sauf en ce qui concerne *Haplotaxis leruthi*, Annelide de grande taille présent dans plusieurs grottes pyrénéennes, les récoltes de Vers Oligochètes troglobies sont très rares dans les eaux des karsts français. Cette rareté tient certainement plus à celle des recherches qu'à une véritable absence de ces animaux. Trois faits peuvent en témoigner:

1) la capture de trois espèces de Lumbriculidés lors d'une unique prospection dans le fond graveleux de la rivière souterraine de Corveissiat, dans l'Ain: ces espèces ont une répartition biogéographique très différente: l'une, *Anastylus parvus*, n'était auparavant connue que dans des ruisseaux superficiels de Tchécoslovaquie; la deuxième, *Bythionus lemani* est une espèce du fond de lacs subalpins, la dernière, *Dorydrius michaelsoni*, est un «fossile vivant» au fond du lac Léman, et ces trois espèces se trouvent réunies dans le même système karstique jurassien.

2) Une seule prospection de la rivière souterraine de La Balme (Isère) a révélé l'existence de 5 familles, 6 genres et 7 espèces d'Oligochètes, dont deux sont nouvelles.

3) La présence du Tubificidé *Peloscoclex turquini* dans une cavité du Jura Méridional.

En conclusion, si les Oligochètes aquatiques du karst suggèrent en France un vaste champ d'étude, il est encore trop ambitieux de tirer des conclusions biogéographiques précises à partir des connaissances actuelles sur cet embranchement.

D - Les SANGSUES (Vers Annélides Achètes) (50)

Les Hirudinées de la famille des Herpobdellidés sont des espèces prédatrices de grande taille (jusqu'à 25 cm !) qui vivent normalement dans les eaux superficielles: mais une espèce, *Trocheta bychowskii*, s'est implantée dans les karsts du Jura: elle a été observée dans l'aquifère profond de la région de Besançon, et dans la zone des infiltrations où elle mène une vie amphibie: se reproduisant sous terre, elle peut donc être qualifiée de troglophile, et elle se nourrit aux dépens des *Niphargus* locaux.

E - Les MOLLUSQUES (6 à 9, 16, 50)

Comme pour l'éponge d'eau douce précédemment évoquée, la présence parfois abondante dans l'eau de certaines cavités (particulièrement en Ariège) du petit Bivalve du genre *Pisidium* permet simplement de matérialiser des liens assez directs avec les eaux de la surface: ces Mollusques, tout au moins en France, restent en effet essentiellement des formes épigées.

Il n'en va pas de même avec les Gastéropodes dont certains Prosobranches (de la famille des Hydrobiidés, avec les genres *Bythinella*, *Bythiospeum*, *Hauffenia*) peuvent être qualifiés de troglobies. De petite taille (2 à 3 mm), ils ne sont pas fréquents sous terre, bien que certaines cavités puissent héberger jusqu'à trois espèces différentes (cas du massif de Dorvan, dans l'Ain). Ces Mollusques recouvrent néanmoins une aire biogéographique assez vaste, qui va du Jura franco-suisse, par la France méridionale, jusqu'aux Pyrénées centrales (Pl. 1, fig. 3). Pour Bernasconi, les ancêtres des *Bythiospeum* se sont installés dans les mers du Tertiaire ancien sous la forme du genre *Hydrobia*: leur pénétration sous terre serait consécutive à l'existence du bras de mer miocène qui unissait au Néogène la Méditerranée et la Mer du Nord. La distribution actuelle des espèces de ce genre stygobie aurait été ensuite modelée par l'avancée des glaciers rissiens et würmiens. *Hauffenia minuta*, au contraire, paraît être un stygobie récent, à répartition méditerranéo-rhodanienne.

F - Les ARTHROPODES Crustacés

Les Invertébrés les plus fréquents et aussi les mieux connus de la faune aquatique karstique appartiennent au vaste embranchement des Arthropodes et, parmi ceux-ci, à la classe des Crustacés. Présentes dans tous les biotopes aquatiques épigés du globe, il n'y a rien d'étonnant à ce que nombreuses soient les lignées de Crustacés qui ont tenté l'aventure souterraine. Ces Arthropodes hypogés ont fait l'objet d'une multitude de travaux; les quelques données résumées ici sont loin de pouvoir même esquisser l'essentiel des connaissances acquises à leur sujet.

1 - Copépodes Cyclopoïdes (11,37)

Si les eaux karstiques hébergent assez souvent des espèces épigées entraînées sous terre par les eaux d'infiltration, deux genres de Cyclopidés doivent être distingués: ce sont *Speocyclops* et *Graeteriella*, car toutes leurs espèces sont des formes stygobies. En France, ces minuscules Crustacés nageurs

ont été observés surtout dans les karsts méridionaux (Pyrénées, Causses, Cévennes) (Pl. 2, fig. 1, 2 et 6): ils forment des populations très denses, étagées depuis l'épikarst jusqu'au niveau noyé.

2 - Copépodes Harpacticoïdes (43 à 45, 47)

Depuis la capture en 1910 de leur première espèce troglobie faite par Chappuis dans la grotte pyrénéenne de Bétharram, les récoltes de ces microscopiques Copépodes rampants se sont multipliées, surtout dans les Pyrénées grâce à l'activité des chercheurs du Laboratoire Souterrain de Moulis. Le filtrage continu d'émergences karstiques a permis la capture de milliers d'individus entraînés au dehors par les crues: l'analyse extrêmement poussée de ces récoltes a fourni de nouvelles et précieuses indications écologiques et hydrologiques générales, en particulier par les travaux faits sur le karst du Baget, en Ariège.

Le bilan biogéographique des Harpacticoïdes établi par R. Rouch en 1968 a montré, dans le domaine souterrain du sud-ouest de la France, l'existence de 4 familles, 15 genres et 46 espèces, dont 29 sont des formes hypogées. Ce capital s'est encore augmenté depuis, en particulier en 1977 où un forage de 60 mètres, dans les calcaires lacustres du Lutétien languedocien à Saint-Gély, calcaires non karstifiés en surface, a fourni une nouvelle famille de ces Harpacticoïdes, celle des Gelyellidés.

3 - Ostracodes (13)

À côté des Ostracodes commensaux de Crustacés Isopodes stygobies que l'on a décrits dans les karsts nord-montpelliérains, et dont le cas déborde le cadre de la présente étude, trois Ostracodes stygobies du groupe des Candoninés (genre *Mixtacandona* et *Pseudocandona*) ont été récemment décrits dans les sédiments et les résurgences du Vidourle souterrain, dans le département du Gard.

PLANCHE 2: Exemples de répartitions biogéographiques de Crustacés aquatiques souterrains:

Fig. 1: Répartition du Copépode Cyclopidé *Speocyclops* dans le sud de la France;

Fig. 2: Agrandissement pour les Pyrénées ariégeoises (même genre);

Fig. 1 et 2: extraites de LESCHER-MOUTOUÉ (1973).

Fig. 3: Aire biogéographique de l'Amphipode *Niphargus* (extrait de RUFFO, 1982);

Fig. 4: Stations de *Niphargus virei* dans le sud-est de la France (d'après GINET et DECOU, 1977).

Fig. 5: Les stations de quelques Isopodes stygobies dans les karsts des Pyrénées Orientales (d'après BERTRAND, 1973)

Fig. 6: Répartition, en Europe, du Copépode souterrain *Graeteriella* (extrait de LESCHER-MOUTOUÉ, 1973).

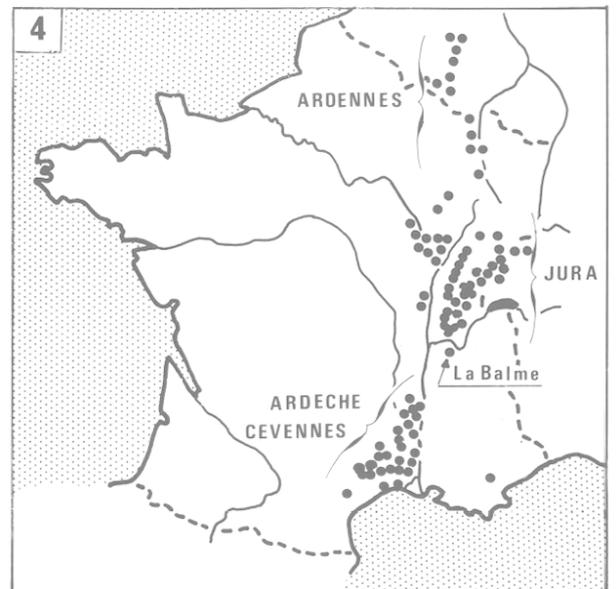
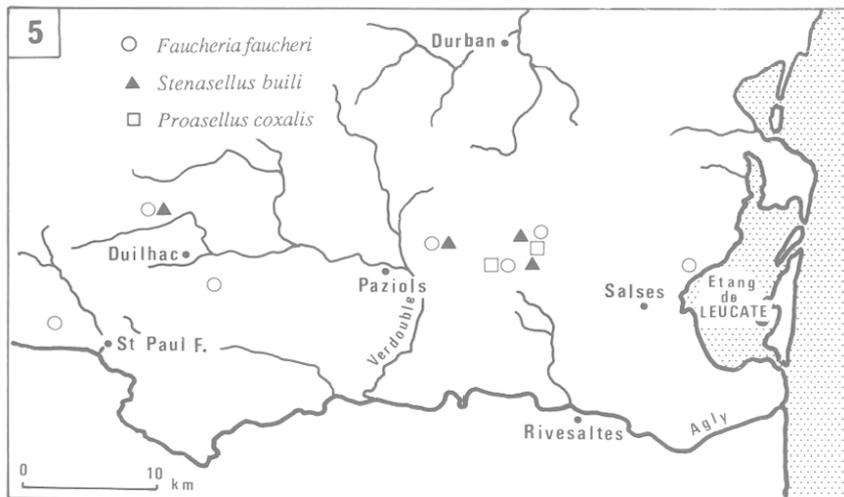
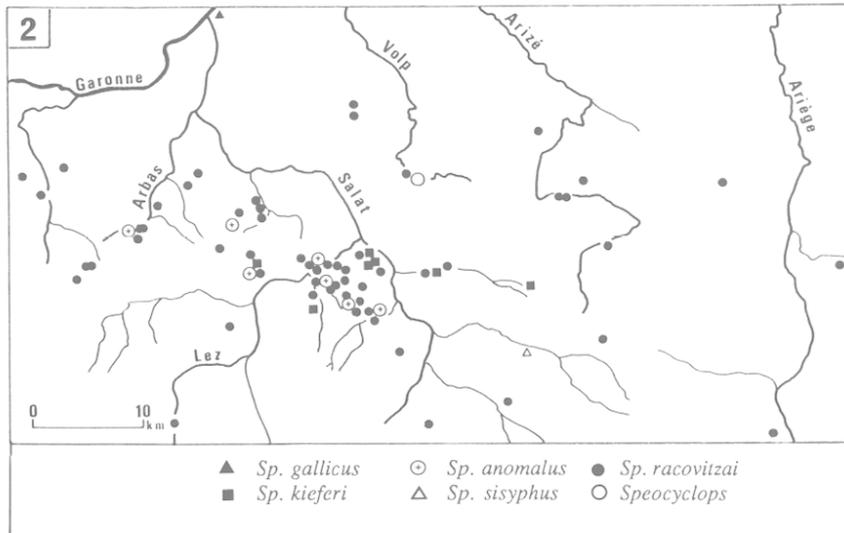
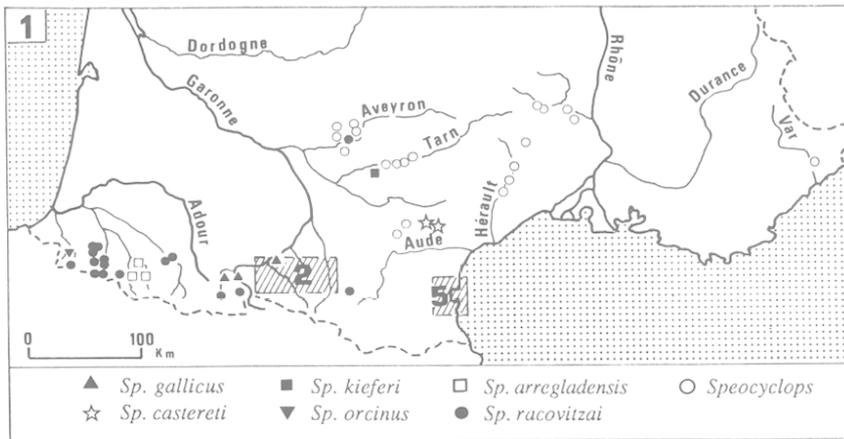


PLATE 2: Examples of biogeographical distribution of subterranean aquatic Crustaceans:

Fig. 1: Distribution of Copepoda Cyclopidae Speocyclops in the South of France;

Fig. 2: Enlargement of the area of the Ariège Pyrenees (same genera);

Fig. 1 and 2: taken from LESCHER-MOULTOUÉ (1973).

Fig. 3: Biogeographical area of the Amphipoda Niphargus (taken from RUFFO, 1982);

Fig. 4: Stations where the species Niphargus virei was found in South-east France (after GINET and DECOU, 1977).

Fig. 5: Stations where some isopods were found in the karsts of the western Pyrenees (from BERTRAND, 1973)

Fig. 6: Distribution, in Europe, of the subterranean Copepoda of the genera Graeteriella (from LESCHER-MOULTOUÉ, 1973).

4 - Amphipodes (2 à 5, 17 à 23, 41, 48, 49)

Ces «crevettes souterraines» (mais ce sont de «fausses crevettes» pour le zoologiste) sont bien connues des spéléologues; le principal genre des Amphipodes hypogés, le genre *Niphargus*, est en effet l'animal «symbole» des eaux karstiques européennes (Pl. 2, fig. 3). En France, sans avoir la diversité taxonomique qu'il montre dans les karsts du centre de l'Europe, ce genre est présent dans tous les types d'eaux souterraines, où sont installées des populations souvent très denses; il semble que l'ensemble des karsts français héberge des *Niphargus*.

Ce genre est, en France, connu par une vingtaine d'espèces dont la systématique est difficile, par suite de la variabilité morphologique des individus et des populations. A l'état adulte, la taille des espèces varie de plus de quatre centimètres (*N. virei*) à environ sept millimètres (*N. kochianus*). Les répartitions géographiques de ces espèces sont plus ou moins bien délimitées; on peut remarquer, cependant, la distribution assez nette de *N. admiraulti* dans l'ouest de la France (entre Loire et Garonne), celle de *N. virei* dans la moitié est (Lorraine, Jura septentrional, Cévennes, Languedoc), celle de *N. rhenorhodanensis* des Vosges à la Méditerranée. *Niphargus schellenbergi* est assez dispersé sur le territoire français, mais il abonde en Lorraine. Quelques espèces, au contraire, sont très localisées, comme *N. gallicus* près des rives de la Méditerranée, *N. gineti* (1) dans les Causses; *N. balazuci* et *N. nicaensis* enfin ne sont encore connus que de leur station d'origine, respectivement la grotte du Colombier près de Vallon-Pont-d'Arc (Ardèche) et un puits, maintenant inaccessible, dans la ville de Nice.

Les spécialistes sont d'accord pour faire dériver le genre *Niphargus* d'ancêtres marins qui auraient colonisé directement les eaux souterraines au Tertiaire; ainsi, l'espèce *N. rhenorhodanensis* jalonne-t-elle assez bien les rives de la mer miocène dans le sud-est de la France. Il est cependant difficile de préciser l'histoire de chacune des espèces, car les déplacements des *Niphargus* par voie interstitielle ont rendu confuses les limites biogéographiques; aussi, chaque espèce a-t-elle pu suivre des cheminements souterrains différents, cheminements qu'il n'est pas encore possible de synthétiser.

Un problème de biogéographie intéressant les *Niphargus* est celui de l'action qu'ont pu avoir les glaciers du Quaternaire sur le modèle de la répartition actuelle de certaines espèces. Par exemple, l'aire de *N. virei* montre un hiatus au niveau du Jura méridional et de la région dauphinoise (Pl. 2, fig. 4); l'absence de cette grande espèce dans ces régions pourtant pourvues de karsts peut être imputée à l'action destructrice des glaciers qui y régnaient il y a 12000 ans encore. Par contre, *N. rhenorhodanensis*, qui peu-

ple cette même zone, et qui fait preuve de potentialités écologiques moins étroites que *N. virei*, pourrait avoir survécu sous ces glaciers; mais il a aussi bien pu reconquérir très rapidement (dix millénaires) le terrain perdu lors des glaciations en utilisant la voie interstitielle, suivant alors le schéma décrit par Magniez pour les *Stenasellus* aquitains (voir plus loin).

Quelques autres genres d'Amphipodes hypogés peuplent certains karsts de France, mais leurs stations sont beaucoup moins fréquentes que celles de *Niphargus*; par exemple peut-on citer la présence - à vrai dire écologiquement exceptionnelle, car il s'agit d'un genre phréatobie- de *Salentinella* dans une grotte ariégeoise; celle de *Pseudoniphargus* dans la grotte d'Oyenbeltza dans les Pyrénées Atlantiques (récolte inédite, par J. Chauvin en 1975); celle de *Pseudoniphargus adriaticus* dans une grotte voisine de Bonifacio.

5 - Isopodes

Les Crustacés de l'ordre des Isopodes sont très bien représentés dans le domaine aquatique souterrain. Si certains restent cantonnés dans les eaux phréatiques, comme les Microparasellidés, d'autres peuplent aussi les karsts; en France, plusieurs lignées de ces Crustacés montrent une intéressante diversité biogéographique; trois d'entre elles méritent une attention particulière; ce sont d'une part les Flabellifères, d'autre part les Asellotes Asellidés et Stenasellidés.

a) Flabellifères (10, 21)

Les Flabellifères, au corps trapu, sont surtout des Isopodes marins; mais certains d'entre eux, s'étant adaptés à l'eau douce, ont colonisé quelques karsts français où ils montrent une répartition très localisée et très morcelée. On retiendra plus particulièrement les espèces suivantes (Pl. 2 fig. 5):

- *Sphaeromides raymondi*: ce bel animal (18 mm) existe dans quelques karsts cévenols, où il peuple la zone noyée (grotte de la Dragonnière, sur la rive droite de l'Ardèche, et quatre stations dans l'Hérault);

- *Faucheria faucheri*: petit Isopode (3,5 mm) présent dans les karsts noyés de basse altitude du Languedoc et des Corbières orientales;

- *Caecosphaeroma virei*, qui vit dans quelques rivières souterraines et dans le karst noyé du Jura franc-comtois;

- *Caecosphaeroma burgundum*, qui a une répartition géographique partagée en deux aires distinctes mais situées toutes deux dans des terrains du Jurassique, à l'est du Bassin Parisien et dans l'ouest du Massif Central. S'agit-il d'une relique marine du Tertiaire qui aurait colonisé des karsts alors côtiers?

b) Asellidés (25 à 31)

Naguère, les Aselles karstiques étaient tous désignés sous le nom d'*Asellus cavaticus*; mais, les stations se multipliant, les travaux des systématiseurs aboutirent à séparer cette unique dénomination spécifique en un nombre d'espèces tel qu'une clarification deve-

PLANCHE 3: Exemples de répartitions biogéographiques, de schémas paléogéographiques et écologiques, concernant quelques Crustacés Isopodes hypogés:

Fig. 1: Situation géographique des stations de l'Asellidé *Proasellus cavaticus* (extrait de HENRY, 1976);

Fig. 2: Carte montrant la configuration probable des côtes atlantiques à l'époque du maximum glaciaire au Würm; les flèches schématisent la colonisation post-glaciaire de *Proasellus cavaticus* vers le nord et vers le sud, suivant les sous-écoulements (extrait de HENRY, 1976);

Fig. 3: Répartition géographique du genre *Stenasellus* dans le Bassin Aquitain et dans le nord de la Péninsule Ibérique (extrait de MAGNIEZ, 1978);

Fig. 4: Schéma de l'évolution paléogéographique, au Thyrrénien, des *Stenasellus* du groupe *virei* (d'après MAGNIEZ, 1978);

Fig. 5: Schéma montrant la colonisation, par un animal aquatique souterrain, d'un système karstique (R), émergeant en F, par l'intermédiaire du sous-écoulement (A) qui accompagne un cours d'eau superficiel (D); exemple de *Stenasellus virei* dans le système de Padirac/Fontaine Saint-Georges/Dordogne, dans le sud-ouest de la France (extrait de MAGNIEZ, 1978);

PLATE 3: Examples of biogeographical distribution of paleogeographic and ecological schemas, concerning some hypogeous aquatic isopod Crustaceans:

Fig. 1: Geographic location of stations where the Asellidae *Proasellus cavaticus* was found (from HENRY, 1976);

Fig. 2: Map showing the probable configuration of the Atlantic coast during maximum Würm glaciation; the arrows represent the post-glacial colonization by *Proasellus cavaticus* northwards and southwards, following the underflows (from HENRY, 1976);

Fig. 3: Geographic distribution of the genera *Stenasellus* in the Aquitaine basin and the north of the Iberian peninsula (from MAGNIEZ, 1978);

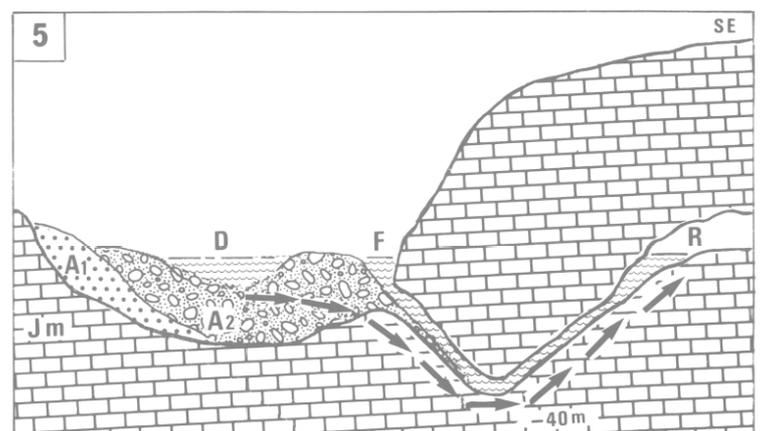
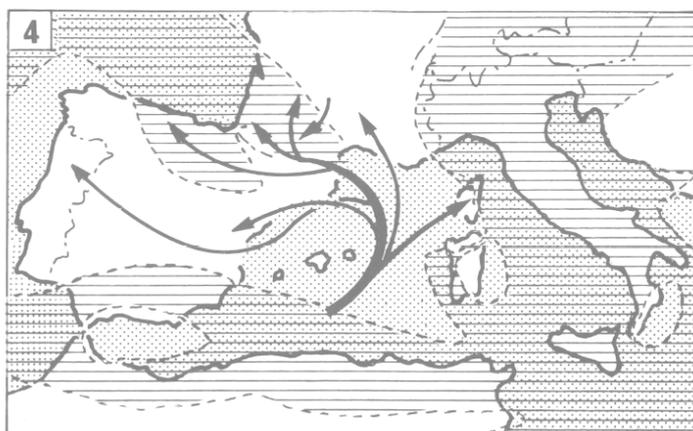
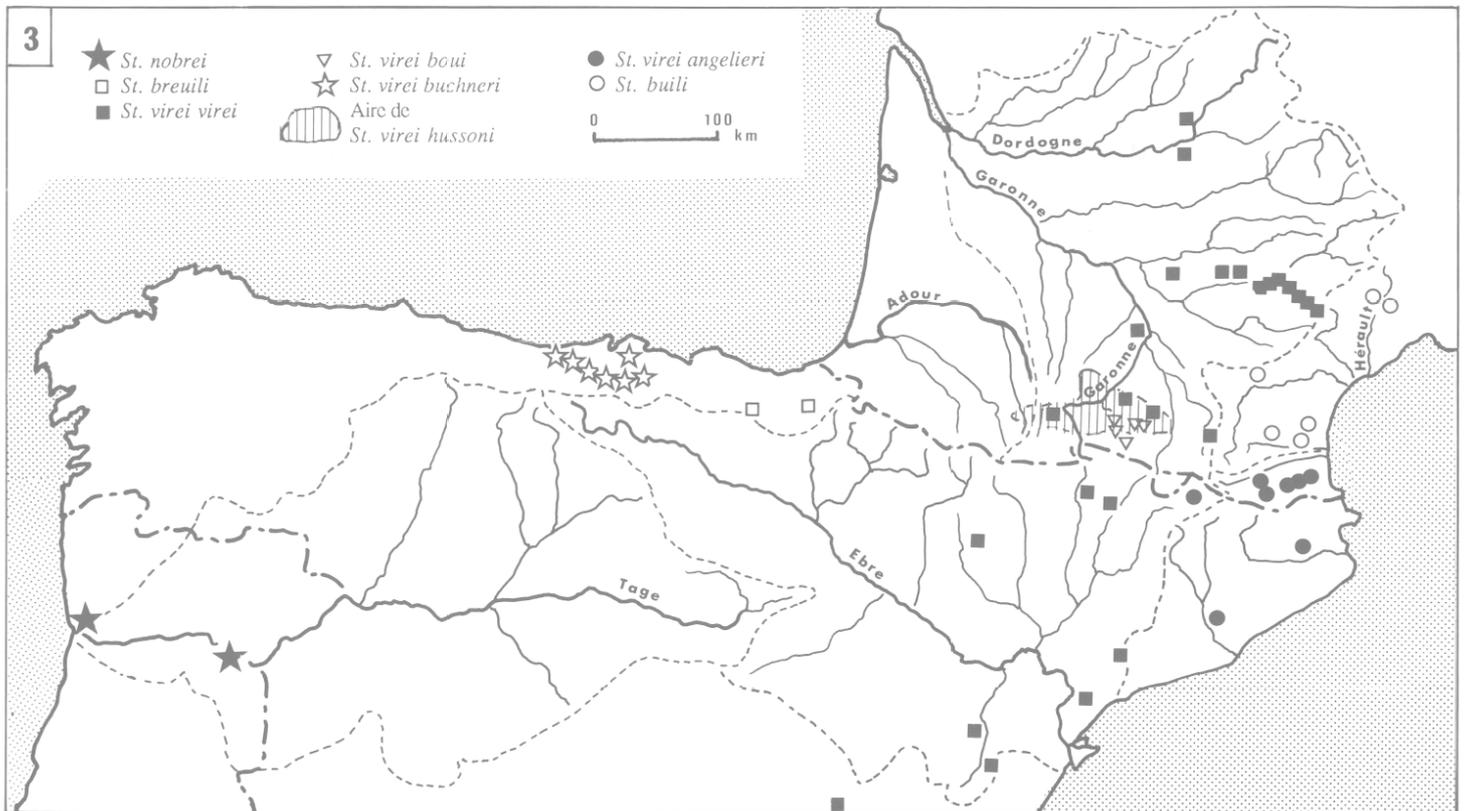
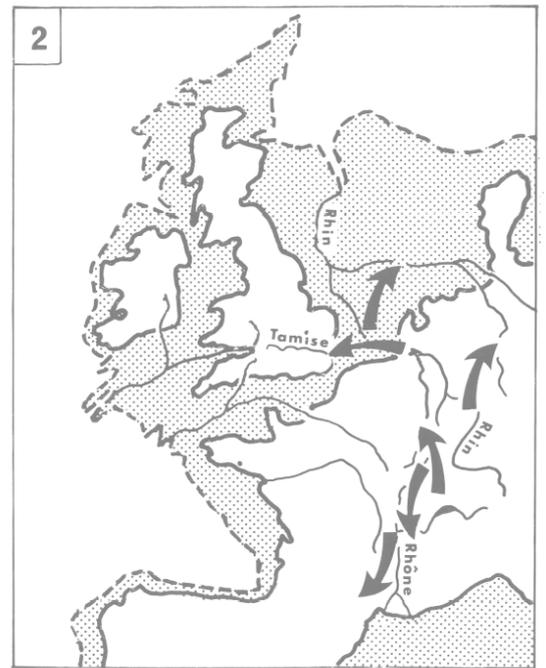
Fig. 4: Schema of the paleogeographic evolution, during the Thyrrénian, of the *Stenasellus* of the *virei*-group (from MAGNIEZ, 1978);

Fig. 5: Schema showing colonization, by a subterranean aquatic animal, of a karstic system (R), with its outlet at F, through the underflow (A) which accompanies a surface water course (D); example of *Stenasellus virei* in the Padirac/Fontaine Saint-Georges/Dordogne, in the south-west of France (from MAGNIEZ, 1978);

nait indispensable, tout en permettant en même temps l'analyse des diverses lignées évolutives qu'elles dessinent. Ce travail fut exécuté par J.-P. Henry et G. Magniez, le premier se consacrant ensuite aux Asellidés, le second à *Stenasellus*.

Les Asellidés des karsts français appartiennent au genre *Proasellus*, à l'exception de *Gallasellus*, dont l'espèce *G. heilyi* est présente dans la résurgence de Sompt (Deux-Sèvres). Le genre *Proasellus* compte une dizaine d'espèces stygobies; certaines ont une vaste aire géographique, comme *P. cavaticus* qui est présent dans l'est, le sud-est, les Causses, la vallée du Tarn; d'autres

(1) Cette espèce vient d'être récoltée (1987) dans plusieurs mines abandonnées de la région cristalline de Tarare (Rhône) ce qui agrandit beaucoup son aire biogéographique (résultat non encore publié).



sont moins répandues; c'est le cas de *P. beroni* en Corse et de *P. valdensis* dans le Jura, en Savoie et en Dauphiné, où cette espèce se trouve dans les karsts de haute altitude, comme le gouffre Jean-Bernard à Samoëns (Haute-Savoie); *P. valdensis* est en effet un animal capable de vivre dans des eaux très froides.

D'autres espèces enfin sont très localisées, comme *P. spelaeus* dans le massif des Arbaillies (Pyrénées-Atlantique) et *P. racovitzai* au Goueil-di-Her, en Haute-Garonne.

Selon Henry, *Proasellus cavaticus* serait le relict d'une forme d'eau douce superficielle qui se serait installé sur le bord occidental des Alpes à la fin du Tertiaire; sa pénétration dans le domaine souterrain aurait été influencée par les glaciations du Quaternaire; sa répartition hypogée actuelle résulte d'une expansion post-glaciaire, donc récente et rapide, sa polyvalence écologique lui permettant d'envahir tous les types d'eaux souterraines en profitant de leur continuité dans l'espace (Pl. 3, fig. 2). *P. valdensis* a même pu subsister au contact des glaciers, voire dans l'eau restant liquide sous ces glaciers.

c) Stenasellidés (38 à 40)

Cette autre famille de Crustacés Isopodes renferme de nombreuses espèces, de plus grande taille que les précédentes (7 à 16 mm), qui toutes sont adaptées à la vie souterraine et qui se trouvent principalement dans les régions chaudes du globe (Mexique, Afrique, Bornéo, sud de l'Europe, etc.). La France compte trois espèces stygobies; la plus fréquente, *Stenasellus virei*, comporte quatre sous-espèces. L'une d'entre elles, *S. virei virei*, peuple divers types d'eaux souterraines dans les bassins hydrographiques de la Dordogne et de la Garonne, ainsi qu'en Espagne; les trois autres ont une aire plus restreinte car elle est limitée à une partie des Pyrénées (par exemple, *S. virei boui* habite des eaux plutôt interstitielles du bassin du Salat, à l'amont de Saint-Girons, en Ariège). Les deux autres espèces françaises de *Stenasellus* ont une répartition différente: *S. racovitzai* dans le sud de la Corse, et *S. buili* dans les karsts de l'Aude, de l'Hérault et des Pyrénées Orientales (Pl. 3, fig. 3).

L'analyse faite par G. Magniez des stations européennes de *Stenasellus* montre qu'il s'agit d'une répartition biogéographique dite «thyrrénienne» (Pl. 3, fig. 4); ce terme désigne une faune d'origine marine ancienne, installée sur le continent méditerranéen du Paléogène; les représentants de cette faune ont ensuite suivi les fragments de ce continent après son partage au Tertiaire; mais les moeurs thermophiles des ancêtres des *Stenasellus* ne se sont pas accommodés des glaciations du Quaternaire, et les peuplements ont été alors décimés. L'aire biogéographique actuelle des *Stenasellus*, qui est assez vaste, résulterait d'une recolonisation récente, en suivant la voie sous-fluviale. La population karstique des *Stenasellus* du gouffre de Padirac fut longtemps considérée comme un résidu de peuplement très localisé; mais suivant la conception précédente, ce serait au contraire «une sorte d'avant-garde du peuplement de la nappe fluviale, qui s'est aventurée en raison de sa mor-

phologie favorable permettant une communication facile avec les eaux interstitielles de la vallée» (Pl. 3, fig. 5).

Cette solution nouvelle d'un problème complexe posé par la dynamique des peuplements souterrains devrait être valable pour d'autres éléments de la faune stygobie: d'origine tertiaire, quasi-anéanties par la rigueur des glaciations quaternaires, les populations animales qui ont pu survivre en aval des glaciers ont ensuite profité de la continuité des eaux dans l'espace souterrain, pour repeupler les systèmes karstiques, depuis l'aval vers l'amont, et du bas vers le haut des massifs calcaires.

6 - Les Crustacés Décapodes Natantia (15, 32)

Plusieurs espèces de Crevettes stygobies (de «vraies crevettes» celles-ci!) sont installées dans quelques karsts du pourtour de la Méditerranée; une seule d'entre elles existe en France, où elle reste très localisée dans une petite aire géographique; il s'agit de *Troglocaris inermis*, appartenant à la famille des Atyidés - dont tous les représentants épigés sont dulçaquicoles-; c'est un animal gracieux, très transparent, très agile, qui mesure environ deux centimètres. Récoltée par R. de Joly dans la grotte de Cambous (Gard), elle a été jusqu'à présent observée dans le niveau noyé et les laisses de crue de quelques cavités du Gard et de l'Hérault seulement, ce qui n'est pas sans rappeler le cas de l'Isopode *Sphaeromides raymondi* évoqué plus haut.

(à suivre: 2ème partie «les Invertébrés terrestres et la biogéographie des karsts de France»; *Karstologia* n°11).

Remerciements :

Les auteurs remercient vivement Mr. Roger Laurent, technicien au CNRS (UA "Ecologie des eaux douces") pour sa mise au point de l'illustration de ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

Cette liste bibliographique arrêtée à 1986, ne prétend pas renfermer la totalité des travaux publiés, même récemment, sur la biogéographie des animaux cavernicoles de France. Enumérant les textes qui ont été utilisés dans le présent travail, et quelques ouvrages généraux, elle permettra néanmoins une première orientation, pour les groupes examinés; la consultation des ouvrages cités en référence dans ces textes donnera ensuite les compléments d'information éventuellement souhaités (les nombres figurant avant les noms des auteurs de la plupart des références correspondent aux citations et renvois bibliographiques, placés après le titre de chacun des chapitres du texte précédent).

1- AELLEN,V. et BRANDT (1983): Présence d'éponges d'eau douce en grotte.- **Mémoires de Biospéologie**, X, p.231-234.

2 - BALAZUC,J.(1954): Les Amphipodes troglobies et phréatobies de la faune gallo-rhénane.- **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale**, 91, p.153-193.

3 - BALAZUC,J.(1956): Spéléologie du département de l'Ardèche.- **Rassegna Speleologica Italiana**, Mémoire 2, p.1-

158. et réédition 1986, édition de la Bouquinerie Ardéchoise (Aubenas).

4 - BALAZUC,J.(1957): Notes sur les Amphipodes souterrains.- **Notes Biospéologiques**, XII, p.67-80.

5 - BARNARD,J.-L. et BARNARD,C.-M. (1983): Freshwater Amphipoda of the world. I - evolutionary patterns (358 + XVII p., 92 cartes); II - handbook and bibliography (472 p.).

6 - BERNASCONI,R.(1967): Les Hydrobiinae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. I - aperçu historique et distribution zoogéographique.- **Annales de Spéléologie**, XXII, 3, p.523-535.

7 - BERNASCONI,R.(1969): Les Hydrobiinae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. II - distribution zoogéographique et limite septentrionale de la zone à *Bythiospeum*.- **Annales de Spéléologie**, XXIV, 4, p.683-694.

8 - BERNASCONI,R.(1975): Les Hydrobiinae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. V - révision des *Hauffenia* Pollonera.- **Annales de Spéléologie**, XXX, 2, p.303-311.

9 - BERNASCONI,R.(1977): *Hauffenia (Neohoratia) minuta minuta*, un Mollusque Gastéropode Hydrobiidé des eaux souterraines du Jura Neuchâtelois.- **Cavernes (La-Chaux-de-Fonds)**, supplément 1, p.28-32.

10 - BERTRAND,J.-Y.(1973): Sur le peuplement des eaux souterraines des karsts du Languedoc et des Corbières.- **Annales de Spéléologie**, XXVIII, 4, p.675-684.

11 - CHAPPUIS,P.-A.(1933): Biospéologie n°LIX. Copépodes (1e série), avec l'énumération de tous les Copépodes cavernicoles connus en 1930.- **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale**, LXXVI, 1, p.1-57.

12 - DELAY,B.(1970): Données sur l'écologie, l'anatomie et la biologie d'*Haplotaxis (Pelodrilus) leruthi* (Hrabé) (Oligochète, Haplotaxidae).- **Annales de Spéléologie**, XXV, 3, p.621-649.

13 - DANIELOPOL,D.(1978): Ostracodes du sud de la France. 2 - *Pseudocandona simililampadis* n. sp.- **International Journal of Speleology**, 10, p.57-71.

14 - DEROUET,L.(1952): Influence des variations de salinité sur des Crustacés cavernicoles et épigés. I - Etude de l'intensité des échanges respiratoires.- **Compte-rendus de l'Académie des Sciences** (Paris), 234, p.473-475.

15 - FAGE,L.(1937): *Troglocaris schmidti inermis* subsp. nov. Crustacé décapode aveugle des eaux souterraines françaises.- **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale**, LXXVIII, 6, p.215-229.

16 - GIBERT,J. et LAURENT,R.(1982): L'écosystème karstique du massif de Dorvan (Torcieu, Ain, France). IV - la dérive d'Invertébrés hypogés aquatiques au niveau de

l'exutoire principal du massif.- **Polskie Arch. Hydrobiol.**, XXIX, 2, p.471-483.

17 - GIBERT,J.(1986): Ecologie d'un système karstique jurassien; hydrogéologie, dérive animale, transits de matières, dynamique de la population de *Niphargus* (Crustacé Amphipode).- **Mémoires de Biospéologie**, XIII (40), 380 p. (Thèse d'Etat, Université Lyon I).

18 - GINET,R.(1955): Faune du gouffre du Caladaire (Basses-Alpes).- **Notes Biospéologiques**, X, 2, p.133-144.

19 - GINET,R.(1957): Capture d'une espèce nouvelle de *Salentinella* (Amphipoda Gammaridae) dans une grotte des Pyrénées ariégeoises.- **Compte-rendus de l'Académie des Sciences** (Paris), 245, p.1173-1175.

20 - GINET,R.(1961): Faune cavernicole du Jura méridional et des Chaînes subalpines dauphinoises. II - contribution à la connaissance des Invertébrés.- **Annales de Spéléologie**, XVI, 3, p.303-325.

21 - GINET,R.(1971): Biogéographie de *Niphargus* et *Caecosphaeroma* (Crustacés troglobies) dans les départements français du Jura et de l'Ain; influence des glaciations.- **Actes du 4e Congrès Suisse de Spéléologie**, Neuchâtel 1970, p.186-198.

22 - GINET,R.(1983): Les *Niphargus* (Amphipodes souterrains) de la région de Lyon (France); observations biogéographiques, systématiques et écologiques.- **Mémoires de Biospéologie**, compte-rendu du Congrès de la Société de Biospéologie. Béziers 1981; X, p.177-184.

23 - GINET,R. et DECOU,V.(1977): Initiation à la biologie et à l'écologie souterraine.- **Ed. J.-P. Delarge** (Paris), 345 p.

24 - GOURBAULT,N.(1972): Recherches sur les Triclades Paludicoles hypogés.- **Mémoire du Muséum National d'Histoire naturelle**, N. S. A. Zoologie, LXXIII, 249 p., 3 pl.

25 - HENRY,J.-P.(1971): Contribution à l'étude du genre *Proasellus* (Crustacea Isopoda Asellidae): le groupe *cavaticus*.- **Vie et Milieu**, XXII, 1, série C, p.33-77.

26 - HENRY,J.-P.(1976): Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée *cavaticus*.- **Thèse Doctorat d'Etat**, Université de Dijon, 270 p.

27 - HENRY,J.-P.(1977): Origine et ancienneté de *Proasellus cavaticus* (Leydig), Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines.- **Proceedings 7th International Speleological Congress**, Sheffield, p.243-246.

28 - HENRY,J.-P. et MAGNIEZ,G.(1968): Premier Aselle hypogé de Corse *Proasellus beroni* n. sp. (Crustacea Isopoda).- **Annales de Spéléologie**, XXIII, 2, p.419-423.

29 - HENRY,J.-P. et MAGNIEZ,G.(1972): Observations sur un Aselle obscuricole de France: *Proasellus racovitzai* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota).- **International Journal of Speleology**, 4, p.171-188.

30 - HENRY,J.-P. et MAGNIEZ,G.(1977): Observations sur *Gallasellus heilyi* (Le-grand, 1956), représentant d'un nouveau genre d'Asellidé souterrain de France.- **Bulletin de la Société Zoologique de France**, CII, 2, p.215-220.

31 - HENRY,J.-P. et MAGNIEZ,G.(1983): Crustacés Isopodes (principalement Asellotes). Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises, 4.- **Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon**, LII, 10, p.319-357.

32 - HOLTHUIS,L.-B.(1956): An enumeration of the Crustacea Decapoda Natantia inhabiting subterranean waters.- **Vie et Milieu**, VII, 1, p.43-76.

33 - JEANNEL,R.(1926): Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain.- **Ed. P. Lechevalier** (Paris), 334 p.

34 - JEANNEL,R.(1943): Les fossiles vivants des cavernes.- **Ed. Gallimard** (Paris), 321 p.

35 - JUGET,J.(1959): Recherches sur la faune aquatique de deux grottes du Jura méridional français, la grotte de La Balme (Isère) et la grotte de Corveissiat (Ain).- **Annales de Spéléologie**, XIV, 3-4, p.391-401.

36 - JUGET,J.(1979): Description de *Peloscolex turquini* n. sp. et redescription de *Peloscolex moszinskii* Kasprzak (Tubificidae, Oligochaeta) avec remarques sur la répartition du genre *Peloscolex* dans les eaux douces françaises.- **Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon**, XLVIII, 2, p.75-80 et 113-118.

37 - LESCHER-MOUTOUE,F.(1973): Sur la biologie et l'écologie des Copépodes Cyclopidés hypogés (Crustacés).- **Annales de Spéléologie**, XXVIII, 3, p.429-502. et 4, p.581-674.

38 - MAGNIEZ,G.(1974-75-76): Contribution à la connaissance de la biologie des Stenasellidae (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines).- **International Journal of Speleology**, 6, 1974, p.1-80 et p.115-171; et 7, 1975, p.79-226.

39 - MAGNIEZ,G.(1978): Les Stenasellides de France (Crustacés Isopodes Asellotes souterrains): faune ancienne et peuplements récents.- **Bulletin de la Société Zoologique de France**, CIII, 3, p.255-262.

40 - MAGNIEZ,G.(1978): Quelques problèmes biogéographiques, écologiques et biologiques de la vie souterraine.- **Bulletin Scientifique de Bourgogne**, XXXI, 1, p.21-35.

41 - MORAND-CHEVAT,C.(1972): Bilan actuel du genre *Niphargus* en France et en Espagne.- **Actes 1e Colloque International sur le genre Niphargus**, Verona 1969, ed. Mus. Civ. St. Nat. Verona, mem. fuori ser. n°5, p.25-31.

42 - PATTEE,E. et GOURBAULT,N.(1981): Turbellariés Triclades Paludicoles. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. I.- **Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon**, L, 9, p.279-304.

43 - ROUCH,R.(1968): Contribution à la connaissance des Harpacticidés hypogés.- **Annales de Spéléologie**, XXIII, 1, p.1-167.

44 - ROUCH,R.(1980): Nouveaux Harpacticidés souterrains des Pyrénées.- **Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris**, 4e série, 2, section A, 3, p.773-792.

45 - ROUCH,R.(1980): Le système karstique du Baget. X - la communauté des Harpacticidés. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondance de la nomocénose hypogée.- **Annales de Limnologie**, XVI, 1, p.1-20.

46 - ROUCH,R.(1986): Sur l'écologie des eaux souterraines dans le karst.- **Stygologia**, II, 4, p.352-398.

47 - ROUCH,R. et LESCHER-MOUTOUE,F.(1977): *Gelyella droguei*, n. g., n. sp., curieux Harpacticide des eaux souterraines continentales de la nouvelle famille des Gelyellidés.- **Annales de Limnologie**, XIII, 1, p.1-14.

48 - RUFFO,S.(1982): Gli anfipodi delle acque sotteranee italiane.- **Lav. Soc. Ital. Biogeografia**, N. S., VII, p.139-169.

49 - STOCK,J.-H.(1980): Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda).- **Bijdr. tot de Dierk.**, L, 1, p.105-144.

50 - TURQUIN,M.-J.(1978): La faune des sédiments immergés de quelques grottes du Jura Central.- **Actes 6e Congrès Suisse de Spéléologie**, Porrentruy, p.71-75.

51 - VANDEL,A.(1964): Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles.- **Ed. Gauthier-Villars** (Paris), 619 p.

X - «Ecologie et biogéographie de la faune souterraine»: colloque de la Société de Biospéologie (Béziers, 1982), 56 communications.- **Mémoires de Biospéologie**, X, (t.37), 1983, 455 p.

X - «Ecologie et biologie des populations souterraines»: colloque de la Société de Biospéologie (Dijon, 1984), 32 communications.- **Mémoires de Biospéologie**, XI, (t.38), 1984, 338 p.