

## La faune troglobie de Belgique : état actuel des connaissances et perspectives

par Jean-Marie HUBART<sup>1</sup> & Michel DETHIER<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Biologie Souterraine de Ramioul (Chercheurs de la Wallonie), rue de Petit Fraigneux 40, B-4550 St Séverin.

<sup>2</sup> Zoologie générale et appliquée (Prof. Ch. Gaspar), Faculté des Sciences agronomiques, B-5030 Gembloux.

### Abstract

Currently, 41 troglobiont species are known in Belgium. We draw up here a provisory catalogue. The distribution of these species and above all the evolution of this fauna during the past 70 years are discussed. We plan to carry out new researches to determine, particularly, if the regression of the troglobiont fauna observed in our country is due to diverse aggressions on the karstic environment or to a lack of recent data.

**Keywords :** Troglobionts, Karst, Belgium.

### Résumé

Dans l'état actuel de nos connaissances, la faune troglobie de Belgique compte 41 espèces. Nous en dressons ici un catalogue provisoire. La répartition de ces espèces et surtout l'évolution de cette faune au cours de ces 70 dernières années font l'objet d'une discussion. Nous nous proposons de mener de nouvelles recherches afin de déterminer, en particulier, si le recul de la faune troglobie observé dans notre pays est dû aux diverses agressions subies par le milieu karstique ou à un manque de données récentes.

### Rappel historique et buts du travail

Si la description du Protée par LAURENTI en 1768 peut être considérée comme le premier succès de la Biospéologie, cette science connut par la suite une longue éclipse et ce n'est qu'au début du XX<sup>ème</sup> siècle qu'elle prit véritablement son essor avec les travaux des trois fondateurs : RACOVITZA en Roumanie, JEANNEL en France et CHAPPUIS en Suisse. Par la suite, il y eut encore VANDEL, DELAMARE-DEBOUTEVILLE, GINET, HENRY, STRINATI et bien d'autres...

En Belgique, les débuts furent plus lents et plus modestes : découverte de *Niphargus* dans des puits de Liège et de Gand à la fin du siècle dernier, liste de Collemboles des grottes de Han et de Rochefort (WILLEM, 1902) et énumération d'une cinquantaine d'espèces présentes dans 19 grottes belges (SCHMITZ & BEQUAERT, 1914).

Il fallut attendre le début des années '30 pour que LERUTH consacre tout son temps et son talent à la Biospéologie. Il est malheureusement mort très jeune, en 1940, mais il a laissé un remarquable ouvrage qui, de nos jours, constitue

encore la base des études biospéologiques belges (LERUTH, 1939).

Par la suite, d'excellents chercheurs se sont encore intéressés à la faune cavernicole mais le plus souvent en dehors de notre territoire : LELLEUP a surtout étudié les insectes de l'humus des sols tropicaux, puis des cavernes d'Afrique centrale et THINÈS fut un grand spécialiste des poissons cavernicoles, absents de notre faune. Les Chiroptères ont néanmoins retenu l'attention de plusieurs biospéologues (DE BLOCK, FAIRON, GILSON,...).

L'étude des invertébrés cavernicoles n'a vraiment repris que dans les années 60, avec F. DELHEZ, qui a rassemblé une importante collection déposée à Ramioul et publié plus de 30 articles (DETHIER, 1998). Malheureusement, ce chercheur est également mort jeune, en 1974.

Depuis près de 40 ans, le premier auteur de ce travail s'intéresse aussi aux invertébrés des grottes et a publié sur ce sujet plus de 60 travaux. En 1961, il a fondé le Laboratoire de Biologie Souterraine de Ramioul, toujours fonctionnel de nos jours, car bien pensé et organisé (HUBART,

1970a, 1989). R. TERCAFS, enfin, a été en Belgique l'initiateur des études écologiques et éthologiques sur les animaux cavernicoles. Il a appliqué à la Biospéologie les méthodes et techniques modernes, en particulier celles découlant de l'informatique.

A l'heure actuelle, s'il y a beaucoup de bons spéléologues et de bons biologistes en Belgique, on rencontre rarement les deux qualités réunies chez une même personne et les recherches en Biospéologie reposent essentiellement sur les épaules de quelques rares amateurs bénévoles.

Le territoire belge est restreint et le nombre de grottes limité. Beaucoup sont soumises à une très forte pression de la part de spéléologues "sportifs" belges mais aussi néerlandais, encouragés par des Tours Operators parfois peu scrupuleux. L'Union Belge de Spéléologie (U.B.S.) et la Commission Wallonne d'Etude et de Protection des Sites Souterrains (C.W.E.P.S.S.) s'efforcent d'y mettre bon ordre. En 1995, le Gouvernement Wallon a pris un arrêté visant à conférer à certaines grottes le statut de "cavités souterraines d'intérêt scientifique". Il faut espérer que cette mesure suffira à protéger les quelque 40 espèces troglobies (une dizaine terrestres et une trentaine aquatiques) qui habitent le sous-sol de notre pays, ainsi d'ailleurs que les nombreuses espèces troglaphiles et troglaxènes, peut-être moins spectaculaires mais tout aussi intéressantes et importantes pour le bon fonctionnement du milieu souterrain.

Dans ce travail, nous nous proposons de faire le point des connaissances sur les espèces troglobies, et cela dans la perspective d'un catalogue et d'un atlas complet et réactualisé. En effet, comme cela apparaît clairement dans le tableau 1, une forte proportion des observations sont antérieures à 1950 (et même à 1939!). Nombre d'espèces n'ont plus été retrouvées (ni recherchées) depuis cette époque. Nous envisageons également la mise au point de méthodes d'estimation de la qualité biologique des milieux souterrains au sens large (grottes, aquifères, milieu souterrain superficiel), démarche ébauchée par TERCAFS (1985), permettant de mieux évaluer la gravité des menaces qui pèsent sur eux : spéléologie sauvage, pollution des eaux et du sol, exploitation des carrières, etc. TERCAFS (loc. cit.) propose un calcul de la "valeur écologique potentielle" (V.E.P.) des cavités en prenant en compte les principaux éléments qui concourent à l'existence d'un milieu souterrain favorable à la présence d'une faune cavernicole. Seulement 2,2% des sites étudiés possèdent une V.E.P. moyenne ou élevée. Cela pourrait orienter utilement nos recherches ultérieures mais ce travail

reste néanmoins ambitieux et de longue haleine (1199 sites karstiques pour la seule province de Liège!), et nécessite beaucoup de temps et de moyens. Ces derniers restent largement à trouver.

## Matériel et méthodes

Les sources de ce travail sont essentiellement bibliographiques et constituent la somme des connaissances publiées à ce jour. Cependant, afin de ne pas alourdir excessivement une liste bibliographique déjà longue, nous ne citons ici que les travaux les plus importants ou ceux qui concernent directement la faune belge : DELHEZ (1965a & b, 1970, 1971), DELHEZ & CHARDEZ (1970), DELHEZ *et al.* (1973), DELHEZ & HOUSSA (1969), DELHEZ & KERSMAEKERS (1973), DETHIER (1998), GODISSART (1973), GODISSART & DELHEZ (1969), GOURBAULT (1971), HENRY (1967, 1974), HUBART (1970a, 1971, 1976, 1982a, b, c, 1998), LEBRUN (1967), LERUTH (1939), MASSOUD (1965, 1967), THIBAUD & MASSOUD (1977) et TERCAFS (1985, 1989, 1991, 1994). Les autres références seront données in extenso dans le catalogue annoncé. Nous avons enfin tenu compte des données d'un manuscrit laissé par F. DELHEZ concernant la faune de 26 grottes belges. Cet important travail est en cours de rédaction (DELHEZ, DETHIER & HUBART, en préparation). Plusieurs grottes sont actuellement à l'étude (Abîme de Comblain, Steinlein, Lyell, Monceau,...) ou prévues, ainsi que des cavités artificielles qui se sont déjà révélées intéressantes. Nous avons également entamé une étude du milieu souterrain superficiel (JUBERTHIE *et al.*, 1979, 1980a et b, 1981) et nous espérons pouvoir aborder l'examen du milieu hyporhéique (ROUCH, 1977, 1986; CREUZÉ DES CHATELLIERS *et al.*, 1991; MARMONIER *et al.*, 1993; GIBERT, 1991).

Le terme "troglobie" (RACOVITZA, 1907) a été parfois quelque peu galvaudé et utilisé uniquement dans le sens "habitant exclusif des grottes". En réalité, il implique d'autres aspects (JEANNEL, 1926; VANDEL, 1964; STRINATI, 1966; GINET & DÉCOU, 1977) et, pour le cerner aussi précisément que possible, nous avons retenu les critères suivants :

\* Les troglobies sont les hôtes exclusifs du milieu souterrain, non seulement des grottes profondes mais aussi des aquifères et du milieu souterrain superficiel (cf. supra).

\* Ils présentent des modifications morphologiques sensibles, comme par exemple la dépigmentation des téguments (ce qui ne veut pas dire qu'ils sont nécessairement blancs), l'anophtalmie (ou au moins la réduction des yeux), la pseudophysogastrie (les élytres, soudés, forment

une chambre au-dessus de l'abdomen) et l'allongement des appendices (antennes, pattes), soies sensorielles. Les *Aphaenops* (Coléoptères Carabidés) constituent un bon exemple de troglobies.

\* Mais ils présentent aussi des modifications plus subtiles, bien que tout aussi importantes, d'ordre physiologique : régression, voire disparition de l'autorégulation thermique et hydrique (ils vivent dans un milieu stable), métabolisme, reproduction et développement fortement ralentis, adoption d'une stratégie K plutôt que d'une stratégie r, allongement des différents stades de développement, diminution du nombre d'œufs et augmentation de leur volume, contraction spectaculaire du stade larvaire chez les Coléoptères (un seul stade larvaire chez les *Speonomus*, par exemple). L'établissement de ces derniers critères demande bien sûr des observations régulières et parfois même des élevages, et c'est loin d'être le cas pour bon nombre d'espèces considérées comme troglobies. Néanmoins, cela permettra peut-être de mieux cerner la différence (si elle existe) entre troglobies et endogés des sols profonds. Les deux milieux présentent en effet de grandes similitudes (température constante, humidité élevée, absence de lumière) mais se distinguent sans doute par des différences dans les ressources trophiques.

### Résultats

TERCAFS (1989, 1991, 1994) a déjà publié de simples listes des troglobies de Belgique. Le tableau 1 fournit les nombres de stations de récolte et les occurrences avant (av.) 1950 et après (ap.) 1949, 1950 étant la date-pivot adoptée par l'European Invertebrate Survey (LECLERCQ *et al.*, 1980). En annexe, nous donnons le détail des localités de capture. Dans le catalogue en préparation, nous fournirons toutes les données détaillées : dates de capture et/ou d'observation, coordonnées (UTM et/ou Lambert) des stations, types de milieux (paroi stalagmitée, gour, etc.). A ce jour, nous avons déjà réuni quelque 250 occurrences.

### Remarques sur le tableau 1

- \* Décrite sous le nom de *Diffflugia curvicollis troglodyta* par DELHEZ & CHARDEZ en 1970, cette espèce est reprise sous le nom de *Netzelia troglodyta* par CHARDEZ dans son catalogue des Thécamoébiens de Belgique en 1985.
- \* *Tracheleuglypha acolla elongata* est considéré comme troglobie par ses descripteurs (DELHEZ & CHARDEZ, 1970). Recueilli le 30.X.1967

dans l'araine de Richeronfontaine (Liège) par DELHEZ & HOUSSA (1969). Pas retrouvé depuis.

- \* *Dendrocoelum boettgeri* AAN DER LAN 1955 a été trouvé dans le sud du Limbourg néerlandais, dans un puits, en compagnie de *C. subterraneus* et de *N. kochianus*.
- \* *T. csernosvitovi* est signalé par LERUTH (1939) et considéré comme troglobie par cet auteur. TERCAFS ne reprend cette espèce dans aucune de ses listes.
- \* LERUTH (1939) écrit, à propos d'*Haplotalix gordioides* : "il est bien difficile de refuser le titre de troglobie à ce Ver...". C'est un élément caractéristique de la faune phréatique, vivant vraisemblablement dans la boue fluide des fissures du sol. Sa présence dans les grandes collections d'eau souterraines et en surface est sans doute accidentelle.
- \* La nomenclature des Crustacés a été revue par les spécialistes de l'I.R.S.N.B. (v. Remerciements). Nous avons retiré de la liste le Copépode *Graeteriella unisetigera* GRAETER (considéré comme troglobie par LERUTH), fréquemment trouvé en surface, dans les mousses et la litière forestière (FIERS, in litt.). Pour les *Niphargus*, nous nous sommes aussi inspirés du récent ouvrage de Ginet (1996).
- \* LERUTH (1939) considère l'Isopode *Trichoniscoides albidus* (BUDE-LUND) comme endogé mais, n'en ayant vu que deux femelles, il n'est pas absolument sûr de sa détermination. VANDEL (1960) estime que seule la forme *T. albidus speluncarum* VANDEL du sud de la France est véritablement cavernicole, la forme nominale étant épigée.
- \* Une seconde espèce de Crangonyctidae, *Synurella ambulans* WZRESN. se trouve dans la collection DELHEZ et, sauf erreur d'étiquetage, proviendrait de Belgique (DETHIER, 1998). Nous n'avons pas encore pu déterminer si cette espèce a déjà été effectivement signalée dans notre pays. *S. ambulans* est un animal troglophile mais dont certaines formes (*tenebrarum*, par exemple) sont considérées comme troglobies.
- \* *S. chappuisi* a également été trouvé dans les sources et les sphaignes et GERECKE (comm. pers.), pour cette raison, pense que l'espèce est seulement troglophile. Mais les *Niphargus* sont aussi et assez souvent trouvés en dehors des grottes sans que personne n'envisage de leur ôter leur statut de troglobies. Une autre espèce, *S. visurgis* VIETS est présente dans la province gallo-rhénane incluant la Belgique

Tableau 1. Les espèces troglobies de Belgique en quelques chiffres.

Ordres	Familles	Genres et espèces	loc.	av.	ap.
Thécamoébiens	Diffugiidae	<i>Netzelia troglodyta</i> CHARDEZ	1		1
	Euglyphidae	<i>Tracheleuglypha acolla elongata</i> DELHEZ & CHARDEZ	1		1
Triclades	Dendrocoelidae	<i>Dendrocoelum collini</i> DE BEAUCHAMP	1	1	
		<i>Dendrocoelum remyi</i> DE BEAUCHAMP	1		5
Lombriciens	Lumbriculidae	<i>Trichodrilus leruthi</i> HRABE	1	2	
		<i>Trichodrilus csernosvitovi</i> HRABE	1	2	
	Haplotaxidae	<i>Haplotaxis gordioides</i> HERMANN	4	4	
Ostracodes	Cypridae	<i>Schellencandona belgica</i> (KLIE)	1	4	
		<i>Schellencandona triquetra</i> (KLIE)	4	8	2
		<i>Pseudocandona zschokkei</i> (WOLF)	1	1	
		<i>Cryptocandona leruthi</i> (KLIE)	1	1	
		<i>Cavernocypris subterranea</i> (WOLF)	1	1	
Copépodes	Cyclopidae	<i>Diacyclops languidoides clandestinus</i> KIEFER	9	9	3
		<i>Diacyclops languidus belgicus</i> KIEFER	1	2	
		<i>Acanthocyclops sensitivus</i> GRAETER & CHAPPUIS	1	3	
	Canthocamptidae	<i>Elaphoidella leruthi</i> CHAPPUIS	1	1	
Isopodes	Asellidae	<i>Proasellus cavaticus</i> LEYDIG	4	3	5
		<i>Proasellus hermallensis</i> ARCANGELI	3	2	1
Amphipodes	Niphargidae	<i>Microniphargus leruthi</i> SCHELLENBERG	1	2	1
		<i>Niphargus aquilex</i> SCHIÖDTE	16	17	7
		<i>Niphargus schellenbergi</i> KARAMAN	23	27	14
		<i>Niphargus kochianus dimorphopus</i> STOCK & GLED.	6	9	2
		<i>Niphargus pachypus</i> SCHELLENBERG	4	4	1
		<i>Niphargus virei</i> CHEVREUX	8	9	5
	<i>Niphargus fontanus</i> BATE	5	6	5	
	Crangonyctidae	<i>Crangonyx subterraneus</i> BATE	2	5	
Acariens	Porohalacaridae	<i>Soldanellonyx chappuisi</i> WALTER	2	2	
		<i>Parasoldanellonyx typhlops belgicus</i> VIETS	1	2	
	Feltriidae	<i>Feltria subterranea</i> VIETS	2	2	
	Rhizoglyphidae	<i>Schwiebea cavernicola</i> VITZTHUM	2	3	
Araignées	Linyphiidae	<i>Diplocephalus lusiscus</i> SIMON	6	5	5
		<i>Porrhoma rosenhaueri</i> KOCH	7	1	10
		<i>Porrhoma convexum</i> (WESTRING)	5	2	6
		<i>Porrhoma microphthalmum</i> CAMBRIDGE	4	7	1
Collemboles	Hypogastruridae	<i>Schaefferia willemi</i> (BONET)	6	1	10
	Onychiuridae	<i>Onychiurus severini</i> WILLEM	9	2	10
	Entomobryidae	<i>Pseudosinella vandeli</i> DENIS	2		4
	Tomoceridae	<i>Tomocerus unidentatus</i> BÖRNER	2		2
	Neanuridae	<i>Gisinea delhezi</i> MASSOUD	3		4
Coléoptères	Pselaphidae	<i>Tychobythinus belgicus</i> (JEANNEL)	2	2	11
Gastéropodes	Hydrobiidae	<i>Avenionia bourguignati</i> LOCARD	2	1	2

loc. : nombre de stations (grottes, puits, sources, ...) où l'espèce a été trouvée; av., ap. : occurrences avant et après 1950 (v. texte).

mais nous n'avons pas été en mesure de trouver une référence prouvant sa présence dans notre pays.

\* TERCAFS (1994) signale *Feltria cornuta paucipora* SZALAY mais ne cite pas cette forme (élevée au rang d'espèce et très répandue, GERCKE, in litt.) dans ses listes précédentes. Nous n'avons pas été en mesure de trouver une référence permettant d'établir la présence de

cette forme en Belgique et TERCAFS lui-même (in litt.) constate qu'elle ne figure pas dans son manuscrit original. D'autre part, LEBRUN (1967) signale comme troglobie l'Oribate *Oribella cavatica* KUNST du Trou Eugène (près de Bomal) et considère comme troglobie (troglophile selon LERUTH, 1939) un autre Oribate, *Belba lengersdorfi* WILLMANN, espèce qui, à l'heure actuelle, doit être rangée dans le

- genre *Damaeus* (G. WAUTHY, comm. pers.). SCHATZ (1983) considère aussi cette espèce comme troglobie, bien qu'il cite des récoltes dans des sols forestiers. En l'absence d'informations plus précises sur la biologie de ces espèces, nous préférons les écarter momentanément de notre liste.
- \* TERCAFS ne signale cette espèce dans aucune de ses listes mais LERUTH (1939) considère la forme subanophthalme de *P. convexum* (qu'il appelle *P. proserpina* SIMON) comme troglobie. Nous suivons ici son avis.
  - \* *Schaefferia willemi* a aussi été trouvé en dehors des grottes, notamment dans les Iles Britanniques (GISIN, 1960).
  - \* *Onychiurus paradoxus* (SCHÄFFER) n'est cité ni par LERUTH (1939), ni par TERCAFS (1989, 1991, 1994), ni par THIBAUD & MASSOUD (1977). Il a pourtant été trouvé à plusieurs reprises dans le milieu souterrain et son statut de troglophile devrait peut-être être revu. Selon GISIN (1960), cette espèce serait synonyme de *O. burmeisteri* (LUBBOCK).
  - \* LERUTH (1939) ne cite aucune localité belge pour *Tomocerus unidentatus* et se réfère à WOLF (1934-1937). Il la considère comme troglobie, avec un ?, bien que, à sa connaissance, elle n'a jamais été récoltée en dehors du milieu souterrain. *T. unidentatus* figure dans la collection de DELHEZ mais, en raison de problèmes d'étiquettes, son origine exacte reste douteuse : Ramioul, grotte aux Végétations, 1965? (DETHIER, 1998). *T. minor* LUBBOCK est une espèce troglophile fréquente dans de nombreuses grottes (LERUTH, 1939; DELHEZ & KERSMAEKERS, 1973; DELHEZ *et al.*, 1973; THIBAUD & MASSOUD, 1977; DETHIER, 1998).
  - \* Dans le manuscrit DELHEZ (DELHEZ, DETHIER & HUBART, en prép.), un autre Collembole troglobie est signalé : *Oncopodura reyerdorfenensis* STACH. Il est connu de grottes allemandes et autrichiennes mais aussi du sol. Ce matériel ne se trouve pas dans la collection DELHEZ (DETHIER, 1998) et il n'est donc pas possible d'en vérifier la détermination. Nous avons trouvé des représentants de ce genre dans plusieurs grottes qui sont actuellement à l'étude chez L. DEHARVENG (Toulouse). C'est un genre très intéressant mais particulièrement difficile. Dans son manuscrit, DELHEZ signale encore la découverte de *Gisinea delhezi* dans la grotte de Rosée. Il considère d'autre part *Arrhopalites bifidus* STACH et *A. pygmaeus* (WANKEL) (= *A. aggtelekensis* STACH, = *A. boneti* STACH selon GISIN, 1960) comme troglobies. Nous préférons ne pas le suivre pour l'instant.
  - \* LERUTH (1939) cite aussi *Hypogastrura stygia* ABSOLON (Collemboles Hypogastruridae), mais sans localités belges, d'après WOLF (1934-37), qui, lui, le signale de cavernes de Roumanie et de Tchécoslovaquie.
  - \* En 1939, LERUTH écrivait (p. 204) : "L'absence complète de Coléoptères troglobies à notre latitude est à présent un fait certain". Trois ans plus tard, dans la grotte Lyell, COLLART récoltait deux Psélaphides dans une flaque d'eau; deux autres étaient recueillis par LELEUP (1948). Sur la base de ce matériel, JEANNEL décrivait la même année *Collartia belgica*, Coléoptère troglobie de Belgique. Cette espèce, rattachée par la suite au genre *Tychobythinus*, ne devait plus être retrouvée avant 1975 et avait même été considérée comme très menacée (GILSON & HUBART, 1973). Puis, entre 1975 et 1977, HUBART (1982) en a recueilli une trentaine d'individus, dont trois vivants, les autres noyés dans des flaques d'eau. Il l'a observée à nouveau en 1996 et, tout récemment, l'a découverte dans la grotte de Ramioul (HUBART, 1998). Ce bref rappel devrait nous rendre prudents dans nos conclusions relatives à la faune troglobie.
  - \* Dans sa liste de 1994, TERCAFS signale aussi *Bythinella dunkeri* (VON FRAUENFELD) et *Avenionia brevis roberti* BOETERS. La première est tout au plus troglophile et vit dans les sources (LERUTH, 1939; ADAM, 1960). A propos de la seconde, BOETERS (1967) pense que le matériel conservé à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique sous le nom d'*Avenionia bourguignati* se rapporte en fait à *A. brevis roberti*. VAN GOETHEM (1988) ne partage pas cette opinion.
  - \* Il serait sans doute plus judicieux de rajouter à la liste des troglobies le Gastéropode Ferussaciidé *Cecilioides acicula* (MÜLLER). Bien qu'à notre connaissance jamais trouvé dans une grotte, ce minuscule mollusque, aveugle et translucide, vit dans la terre meuble et les pierriers calcaires, souvent à grande profondeur. Il est assez peu commun et a rarement été trouvé vivant. On le signale pourtant un peu partout en Belgique (DE WILDE *et al.*, 1986) et dans d'autres pays mais seul ADAM (1960) considère qu'il fait partie du domaine souterrain, au même titre qu'*Avenionia bourguignati*. Des élevages ont pourtant permis de montrer que ce Gastéropode ne pondait que quelques gros œufs, à l'instar des troglobies (WÄCHTLER, 1929; VANDEL, 1964).

Comme on le voit, le statut de troglobie n'est pas encore clairement établi pour certaines espèces. D'autres espèces, considérées comme troglaphiles ou sur lesquelles nous n'avons que peu de renseignements, pourraient venir s'ajouter à notre liste, qui n'est certainement ni exhaustive ni définitive et reste susceptible de remaniements plus ou moins importants. Le problème essentiel est le suivant : si l'on connaît assez bien les caractéristiques morphologiques et physiologiques qui permettent d'attribuer à une espèce donnée le statut de troglobie, on ne sait pas toujours si telle espèce trouvée dans une grotte possède ces caractéristiques, en particulier physiologiques. En effet, seuls des élevages permettent d'évaluer le métabolisme, le nombre et la dimension des œufs, la durée des stades larvaires, etc. Or, pour un certain nombre d'espèces réputées troglobies, ces informations font encore largement défaut.

Enfin, ainsi que nous le soulignons plus haut, l'intérêt des troglobies ne doit pas faire oublier les autres habitants du milieu souterrain. La faune belge comprend aussi quelques troglaphiles remarquables. Citons pour mémoire :

- \* *Lathrobium dilutum* ER. (Coléoptère Staphylinidae), découvert dans la grotte du Hibou près d'Aywaille (FAGEL, 1970).
- \* *Lengersdorfia flabellata* LENGERS. (Diptère Sciaridae), trouvé en juin 1970 dans les fissures de l'argile de la galerie inférieure de la

grotte Lyell par KERSMAECKERS (1974). Cette espèce aptère, décrite en 1942, est connue de Rhénanie et de Thuringe où on l'a trouvée soit dans des grottes, soit dans des forêts de chênes ou de hêtres. On en possède moins de dix exemplaires.

- \* *Lamposoma cavaticum* BECKER (Diptère Empididae) signalé par LERUTH (1939) de deux cavités et jamais retrouvé depuis...
- \* *Prionoglaris stygia* ENDERLEIN (Psocoptère Trogiidae) connu de plusieurs entrées de grottes liégeoises et luxembourgeoises (LERUTH, 1939). En France et en Yougoslavie, à l'exception de deux exemplaires, il est connu seulement de grottes.

### Répartition géographique

En Belgique, des espèces troglobies ont été récoltées dans une petite trentaine de grottes naturelles ou cavités artificielles ainsi que dans un nombre semblable de puits et de sources, ce qui ne représente qu'un pourcentage extrêmement faible des sites karstiques connus (VAN DEN BROECK, MARTEL & RAHIR, 1910; DE BROYER *et al.*, 1996). Mais dans bien d'autres endroits, on a recueilli des espèces troglaxènes et troglaphiles et beaucoup (la plupart!) de cavités n'ont jamais été explorées d'un point de vue biospéologique : LERUTH (1939) par exemple, n'a étudié que 47 cavités belges auxquelles il a consacré une centaine de visites.

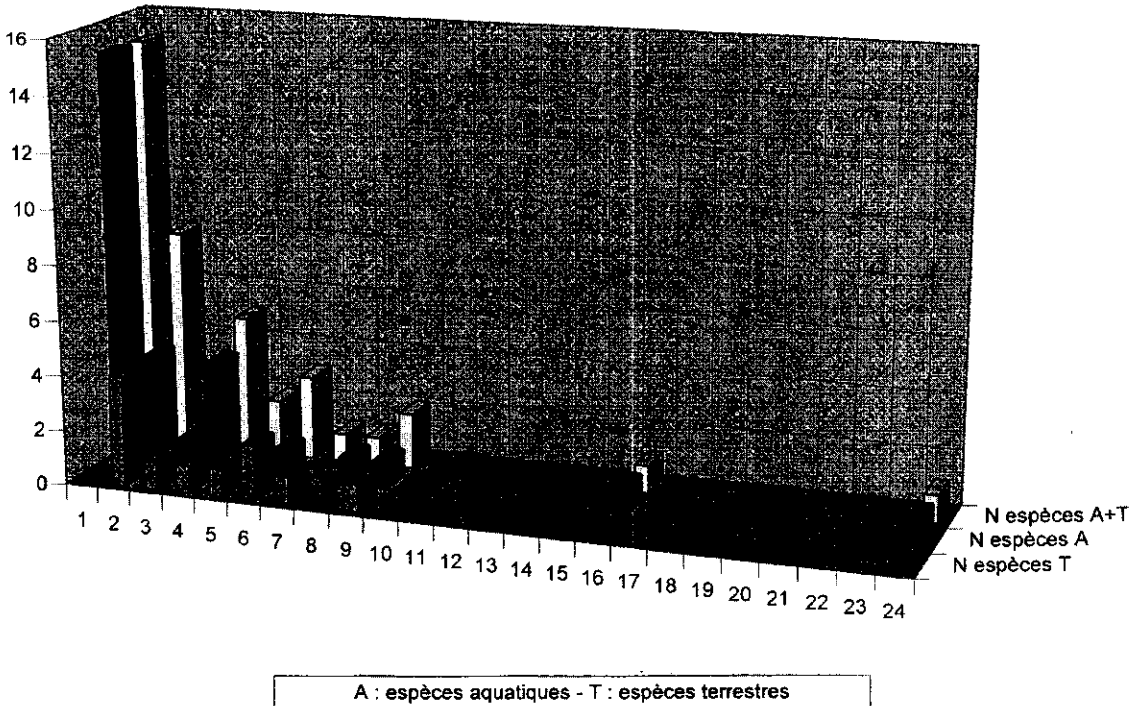


Fig. 1. Répartition des espèces (ordonnées) par nombre de stations (abscisses).

La grande majorité des sites à troglobies se situent bien entendu dans le sud du pays, en particulier dans les terrains dévoniens (Givétien) et carbonifères (Viséen supérieur) constitués de calcaires très purs facilement dissous par l'eau. Seuls trois puits (à Uccle, Gand et Lessines), creusés dans des terrains éocènes, ont livré des *Niphargus aquilex* et *N. schellenbergi*, espèces liées aux nappes phréatiques plutôt qu'au karst proprement dit.

La province de Liège compte plus de la moitié des stations à troglobies, suivie par celles de Namur et de Luxembourg. Mais cela est sans doute lié au fait que les principaux biospéologues belges furent ou sont liégeois.

### Répartition par station

La figure 1 montre que les espèces troglobies aquatiques se répartissent entre les stations selon une courbe en J très nette (au contraire des espèces terrestres). En d'autres termes, il y a un grand nombre d'espèces présentes seulement dans une ou deux stations (23, soit 57,5%), un bon nombre relevées dans plus de deux stations (18, soit 44%) mais seulement 8 (soit 20%) dans plus de cinq stations. Cela traduit peut-être le fait que, dans un milieu donné, les espèces "communes" (présentes dans plusieurs stations) sont

moins nombreuses que les espèces "rares", mais dans ce cas, pourquoi les espèces terrestres présentent-elles une distribution entre les stations aussi différente? Il convient de noter que la plupart des espèces trouvées dans une seule station (ou deux) sont des espèces aquatiques de petite taille (Cypridae, Cyclopidae, Acariens) et qu'il y a peut-être là un défaut d'échantillonnage.

### Evolution de la faune

La figure 2 montre l'évolution des occurrences "avant et après 1950" (cf. supra). Si les occurrences des espèces terrestres (T) augmentent sensiblement après la date-pivot, celles des espèces aquatiques (A) s'effondrent littéralement. Avant 1950, on connaissait 35 espèces troglobies en Belgique; après cette date, on a noté la présence de seulement 25 espèces (Tabl. 1) : 19 ont été retrouvées parmi les 35 initialement connues, 6 sont "nouvelles" (certaines ont été effectivement décrites après 1950, comme par exemple *Gisinea delhezi*) mais 16 n'ont pas été retrouvées et il s'agit toujours d'espèces aquatiques. Pour expliquer cette évolution, on peut bien sûr invoquer la pollution des nappes phréatiques et des eaux souterraines et sans doute y est-elle pour une part non négligeable (bien qu'actuellement impossible à préciser). Mais ici encore, le manque de données ne doit certainement pas être écarté et peut

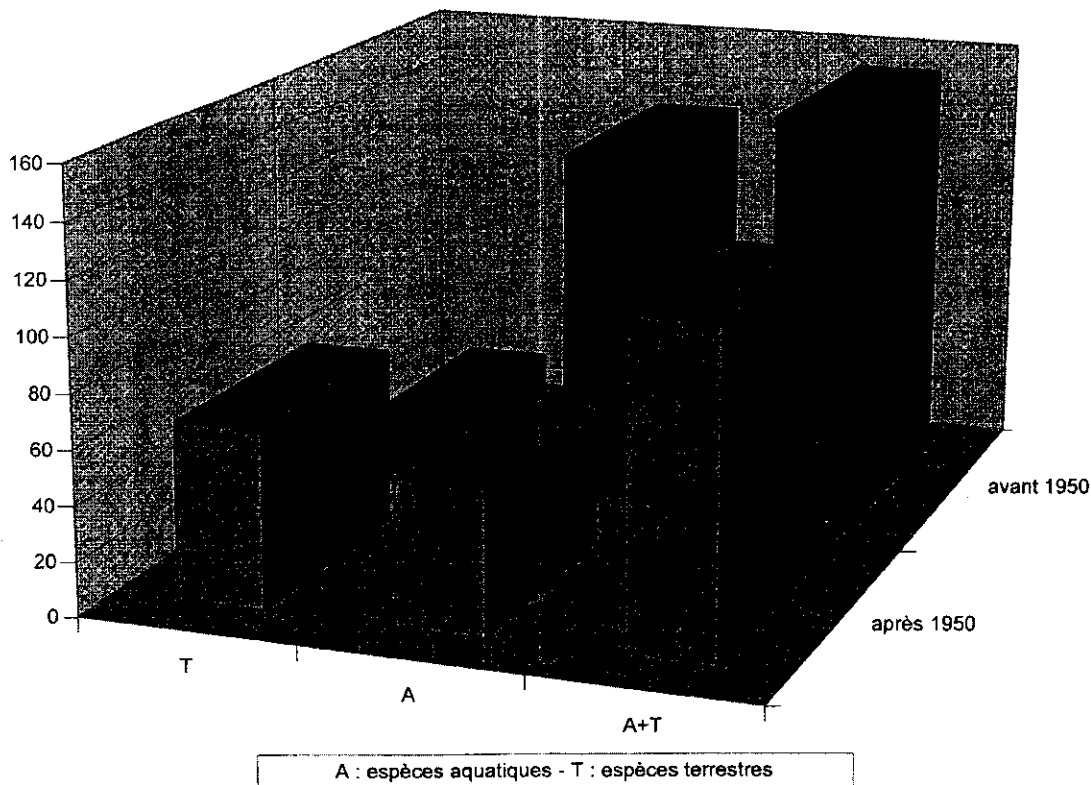


Fig. 2. Evolution des occurrences (ordonnées) des espèces troglobies avant et après 1950.

être même considéré comme la cause principale. En effet, la récolte des troglobies aquatiques, en particulier celle des espèces de petite taille, exige plus d'attention et un matériel plus spécifique que la récolte des espèces terrestres, pour lesquelles un simple tube à échantillon suffit assez souvent. En dépit de leur bonne volonté, bien des spéléologues ne sont pas équipés ni préparés à la récolte de cette faune. D'autre part, il semble bien que l'étude biologique des sources et des aquifères ait été négligée en Belgique au cours de ces dernières décennies.

Par conséquent, en raison du manque de données, il serait hasardeux d'utiliser des estimateurs de dérive faunique (FAGOT & DETHIER, 1998). Certains cependant permettent d'évaluer les régressions ou les augmentations relatives de certaines espèces de manière plus objective qu'on ne le faisait auparavant. Citons plus particulièrement la méthode des effectifs théoriques (STROOT & DEPIEREUX, 1989) et celle des guildes trophiques (DELARZE, 1990). Ces méthodes ne peuvent cependant s'appliquer qu'à des groupes zoologiques (ou botaniques) homogènes du point de vue de leur biologie, de leur taille, etc. : *Niphargus aquilex* et *Tychobythinus belgicus*, bien que tous deux troglobies, ne constituent pas un "groupe homogène". De plus, ces méthodes font appel aux probabilités, il faut donc disposer d'un nombre assez élevé d'occurrences : en d'autres termes, l'absence de capture d'une espèce rare pendant une période donnée n'est pas interprétable.

### Discussion et perspectives

#### Pauvreté relative de la faune troglobie belge

Comparée à celle du sud de la France et d'autres régions méditerranéennes, notre faune troglobie peut paraître pauvre. Cette pauvreté a souvent été attribuée aux glaciations et serait donc récente. Cependant, la faune belge compte des troglobies anciens, en particulier aquatiques, comme par exemple les représentants des genres *Schellencandona*, *Diacyclops*, *Elaphoidella*, *Crangonyx* et *Microniphargus*, dont l'entrée dans le domaine souterrain est certainement bien antérieure aux glaciations quaternaires. Cette constatation a amené LERUTH (1939) à mettre partiellement en doute le bien-fondé de la théorie glaciaire. Il considère que certaines lignées aquatiques ont pu survivre aux glaciations. En ce qui concerne les espèces terrestres, cet auteur admet que l'influence des glaciers a été beaucoup plus marquée et que cela explique le terme de "places vides" utilisé par JEANNEL pour qualifier les grottes nordiques. Néanmoins, il relève que nos for-

mes terrestres semblent bien être toutes des troglobies récents (Araignées, Collemboles) et qu'en outre notre faune compte un certain nombre d'organismes troglaphiles "potentiellement troglobies" : certaines espèces des genres *Porrhoma* (Araignées), *Neobisium* (Chernètes), *Archiboreioiulus* et *Boreoiulus* (Diplopodes), ainsi que *Trechus micros* (Coléoptère) semblent être engagées dans cette voie et nos grottes seraient alors en voie de colonisation. Evoquant la découverte de *Tychobythinus belgicus*, LELEUP (1970) estime notre faune troglobie intéressante et, à l'instar de VANDEL (1964), émet pour certaines espèces l'hypothèse d'un mode de vie nivicole avant l'entrée dans les grottes.

#### Appauvrissement de la faune troglobie : apparent ou réel ?

Ce travail semble mettre en évidence un net appauvrissement de la faune troglobie depuis l'œuvre de LERUTH. Pourtant, à plusieurs reprises, nous avons fortement nuancé cette impression en relevant le fait que les travaux faunistiques sont très rares en Biospéologie et que par conséquent, la "disparition" d'un certain nombre d'espèces pourrait n'être due qu'à un manque de données récentes. La redécouverte assez récente de certaines espèces (*Tychobythinus belgicus*, *Avenionia bourguignati* et *Microniphargus leruthi* par exemple, après respectivement 25, 30 et même 40 ans d'absence), la découverte en Belgique d'espèces troglobies connues d'ailleurs (*Dendrocoelum remyi* en 1968-69, *Schaefferia willemi* dès 1970) et même la description de nouvelles espèces troglobies dans notre pays (*Gisinea delhezi* MASSOUD 1965) nous confortent dans cette opinion.

Pourtant, les menaces qui pèsent sur les milieux karstiques sont toutefois bien réelles et, au cours de ce dernier quart de siècle, plusieurs auteurs les ont soulignées (DE BROYER, 1975, 1979; DELHEZ, 1973; HUBART, 1973, 1975a & b, 1976b, 1978; GILSON & HUBART, 1973; TERCAFS, 1989, 1991, 1995; MICHEL, 1998). Ce sont principalement :

- \* La pollution, surtout celle des eaux de surface qui affecte finalement les eaux souterraines mais aussi les dolines et autres cavités transformées en dépotoirs et même les restes de bivouac (piles, etc.) abandonnés par des spéléologues inconscients ou peu scrupuleux, heureusement de plus en plus rares.
- \* Le vandalisme, qui touche surtout les formations minérales (stalagmites, draperies, excentriques, etc.) mais auquel le monde animal



n'échappe pas, les collectionneurs acharnés frappant même au plus profond des grottes.

- \* Le tourisme, en particulier le tourisme de masse ou "sportif", qui entraîne des modifications climatiques (température, éclairage), physiques (piétinement de l'argile) et même trophiques (apports nutritifs profitant surtout à certains troglodites et aux troglodytes).
- \* Et bien sûr la destruction totale de cavités par l'exploitation massive des carrières, les tracés de routes et de voies ferrées, etc.

La législation en cette matière, les mesures de protection et les moyens d'action ont été évoqués par DE BROYER (1975), TERCAFS (1991) et MICHEL (1998).

### Perspectives

Nos recherches actuelles ont pour objectif de faire le point de la situation, de réactualiser le catalogue et surtout de faire apparaître aussi clairement que possible si la régression de la faune troglodyte est réelle et d'origine anthropique ou seulement apparente, car due essentiellement à un manque de données postérieures à 1950.

Dans ce but, nous travaillons dans trois directions :

1) Visites (ou revisites) fréquentes d'un certain nombre de cavités naturelles ou artificielles : l'Abîme de Comblain-au-Pont, les grottes Lyell, Monceau, Steinlein, aux Végétations ainsi que l'araine de Richeronfontaine et le souterrain de La Chartreuse à Liège sont déjà à l'étude ou le seront incessamment. Nous espérons y retrouver (ou y trouver) des troglodytes qui n'ont plus été revus depuis longtemps, comme par exemple *Schellencandona belgica* et *S. triquetra*, *Micro-niphargus leruthi*, *Soldanellonyx chappuisi*, *Schwiebea cavernicola*, *Gisinea delhezi*, etc. (cf. tabl. 1). Nous établissons également, pour ces cavités, un inventaire aussi complet que possible de la faune globale en fonction des milieux rencontrés (entrées, parois stalagmitées, gours, etc.). Dans l'Abîme de Comblain, par exemple, LERUTH (1939) signalait 11 espèces; nous en avons jusqu'à présent trouvé 26 nouvelles, ce qui amène à 37 le nombre d'espèces connues à ce jour dans cette grotte. C'est peu mais tout notre matériel n'est pas encore déterminé et la découverte récente d'un nouveau puits et de vasques profondes nous laisse quelques espoirs d'allonger encore la liste.

2) Exploration, par le biais de techniques appropriées, de zones du domaine souterrain constituant vraisemblablement le milieu de vie privi-

légié de nombreuses espèces troglodytes, leur apparition dans de grandes cavernes n'étant peut-être qu'un épiphénomène.

\* Les fentes et le milieu souterrain superficiel (c'est-à-dire des sols proches de la surface recouvrant la roche-mère et dont les éléments non compacts présentent une granulométrie permettant la circulation de la faune et l'apport de ressources trophiques) multiplient sans doute par mille le volume du domaine souterrain. Ce réseau immense est aux dimensions exactes de la majorité des troglodytes (à défaut d'être aux nôtres!) et offre sans doute, de plus, des conditions de vie plus constantes que les grandes cavités, toujours susceptibles d'être visitées et perturbées par l'homme. JEANNEL (1926) avait émis l'hypothèse fort vraisemblable de l'existence dans ce milieu d'une faune particulière, "hypertroglodyte", dont nous n'avons que des preuves indirectes : absence quasi totale, dans les cavités accessibles, de larves de certaines espèces (*Aphaenops*, par exemple), colonisation par les troglodytes de galeries artificielles et présence de mêmes espèces de Collemboles au sein d'un même grand massif. Ces "micro-galeries" et "microcavernes" ne nous étant pas accessibles, nous nous efforçons de tourner la difficulté en mettant au point un modèle de pièges-trappes que nous installons dans des sites appropriés en prenant toutes les précautions nécessaires pour ne pas provoquer des massacres inutiles d'animaux.

\* L'étude de la faune des eaux souterraines est abordée de manière indirecte, grâce aux puits, aux sources, aux résurgences et aux cours d'eau hypogés et à l'aide de filets planctoniques, de filets de dérive et de pièges appâtés (et parfois aussi à celle de collègues spéléologues!). Le milieu interstitiel, abritant une riche faune phréatobie ou stygobie, n'est pas non plus, à l'instar des fentes, accessible à l'exploration directe. L'utilisation d'une pompe spéciale (BOU & ROUCH, 1967; MATHIEU *et al.*, 1991) a permis aux chercheurs lyonnais de recueillir des espèces et des informations très intéressantes sur ce milieu (DOLE-OLIVER & MAR-MONNIER, 1992; GIBERT, 1991). Si les moyens le permettent, nous envisageons de nous équiper de cet appareil.

3) Enfin, il nous paraît important de mieux connaître la biologie des animaux troglodytes. Dans ce but, nous prévoyons l'élevage de quelques espèces. Nous disposons, à cet effet, des

installations du Laboratoire de Biologie Souterraine de Ramioul, où de telles expériences ont déjà été menées avec succès (*Proasellus cavaticus* et *hermallensis*, *Niphargus aquilex* et *schellenbergi*). Ces connaissances sont, en effet,

indispensables à une meilleure protection de ces espèces et à une gestion plus efficace et plus rigoureuse de leurs milieux de vie, particulièrement fragiles.

Annexe. Troglodies de Belgique : état des connaissances actuelles.

Genres et espèces	Stations
<i>Netzelia troglodyta</i> CHARDEZ	grotte Ste Anne (Tilff)
<i>Tracheleuglypha acolla elongata</i> DELHEZ & CHARDEZ	araine de Richerontfontaine (Liège)
<i>Dendrocoelum collini</i> DE BEAUCHAMP	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Dendrocoelum remyi</i> DE BEAUCHAMP	source (Ramioul)
<i>Trichodrilus leruthi</i> HRABE	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Trichodrilus csernosvitovi</i> HRABE	sources (Clinchegneux, Waha)
<i>Haplotaxis gordioides</i> HERMANN	fontaine de la Rochette (Marche-en-F.)
	source (La Reid)
	puits (Hermalle s/Argenteau)
	puits (Mont Rigi)
<i>Schellencandona belgica</i> (KLIE)	sources (Clinchegneux, Waha)
<i>Schellencandona triquetra</i> (KLIE)	sources (Clinchegneux, Waha)
	puits (Hermalle s/Argenteau)
	grotte de Han (Rocheftort)
	grotte Lyell (Engis)
<i>Pseudocandona zschokkei</i> (WOLF)	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Cryptocandona leruthi</i> (KLIE)	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Cavernocypris subterranea</i> (WOLF)	source des Quémannes (Tohogne)
<i>Diacyclops languidoides clandestinus</i> KIEFER	grotte du Pré-au-Tonneau (Rocheftort)
	grotte de Han (Rocheftort)
	sources (Waha)
	source de Néblon (Ouffet)
	source (La Reid)
	source de la Xhavée (Wandre)
	galerie de captage (Ans)
	puits (Hermalle s/Argenteau)
	puits (Mont Rigi)
<i>Diacyclops languidus belgicus</i> KIEFER	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Acanthocyclops sensitivus</i> GRAETER & CHAPPUIS	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Elaphoidella leruthi</i> CHAPPUIS	source de la Xhavée (Wandre)
<i>Proasellus cavaticus</i> LEYDIG	grotte Ste Anne (Tilff)
<i>Proasellus cavaticus</i> LEYDIG	grotte de Remouchamps (Aywaille)
	grotte de Hotton (Hotton)
	grotte Corbel (Hierge-Vaucelles)
<i>Proasellus hermallensis</i> ARCANGELI	grotte de Han (Rocheftort)
	puits (Hermalle s/Argenteau)
	sources (Waha)
<i>Microniphargus leruthi</i> SCHELLENBERG	grotte Lyell (Engis)
<i>Niphargus aquilex</i> SCHIOEDTE	grotte de Rocheftort (Rocheftort)
	grotte du Pré-au-Tonneau (Rocheftort)
	grotte de Bohon (Barvaux)
	trou du Diable (Ramioul)
	grotte aux Végétations (Ramioul)
	grotte de Remouchamps (Aywaille)
	grotte Ste Anne (Tilff)
	grotte de Han (Rocheftort)
	grotte de Fièrre (Nessonvaux)
	grotte de Trokay-Bébronne
	puits (Herstal)
	puits (Lessines)
	puits (Gand)

<i>Niphargus aquilex</i> SCHIOEDTE	puits (Hermalle s/Argenteau) source de la Xhavée (Wandre) pouhon des Cuves (Bévercé)
<i>Niphargus schellenbergi</i> KARAMAN	araine de Richeronfontaine (Liège) source (Saint Hubert) grotte de Rochefort (Rochefort) puits (Ciney) grotte Alexandre (Profondeville) sources et fontaines (Waha) grotte de Clermont (Huy) source de Néblon (Ouffet) grotte de Remouchamps (Aywaille) grotte Ste Anne (Tilff) grotte de Ramioul (Flémalle) grotte de l'Adugeoir (Pétigny) source près grotte Monceau (Tilff) source (La Reid) sources (Chaufontaine) sources (Beaufays) source du Wihou (Argenteau) galerie de captage (Ans) source de la Xhavée (Wandre) puits (Mont Rigi) source de Cléfay (Mont Rigi) puits (Uccle) source (Ramioul)
<i>Niphargus kochianus dimorphopus</i> STOCK & GLEDHILL	grotte de Han (Rochefort) puits à Han (Rochefort) grotte de Remouchamps (Aywaille) puits (Herstal) puits (Hermalle s/Argenteau) puits (Gand)
<i>Niphargus pachypus</i> SCHELLENBERG	trou des Sottais (?) grotte Ste Anne (Tilff) source de la Xhavée (Wandre) puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Niphargus virei</i> CHEVREUX	grotte de Rochefort (Rochefort) grotte d'Eprave (Rochefort) grotte de Han (Rochefort) grotte Monceau (Tilff) grotte Ste Anne (Tilff) grotte de Hotton (Hotton) galerie de captage (Ans) puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Niphargus fontanus</i> BATE	grotte du Pré-au-Tonneau (Rochefort) grotte Lyell (Engis) grotte de Remouchamps (Aywaille) grotte de Han (Rochefort) puits (Liège)
<i>Crangonyx subterraneus</i> BATE	puits et sources (Waha) puits (Mont Rigi)
<i>Soldanellonyx chappuisi</i> WALTER	source (Waha) grotte Monceau (Tilff)
<i>Parasoldanellonyx typhlops belgicus</i> VIETS	puits (Hermalle s/Argenteau)
<i>Feltria subterranea</i> VIETS	sources (Clinchegneux, Waha) source de Néblon (Ouffet)

<i>Schwiebea cavernicola</i> VITZTHUM	grotte Monceau (Tilff) galerie de captage (Ans)
<i>Diplocephalus lusiscus</i> SIMON	trou des Nûtons (Marche-en-Famenne) trou du Renard (Marche-en-Famenne) grotte de Remouchamps (Aywaille) grotte de Rosée (Engis) grotte de Han (Rochefort) grotte du Pré-au-Tonneau (Rochefort)
<i>Porrhoma rosenhaueri</i> KOCH	grotte de Hohière (Bomal) grotte de Han (Rochefort) grotte du Père Noël (Rochefort) grotte du Pré-au-Tonneau (Rochefort) grotte Ste Anne (Tilff) grotte de Hotton (Hotton) grotte de Ramioul (Flémalle)
<i>Porrhoma convexum</i> (WESTRING) (f. subanophtalme)	trou Manto (Ben Ahin) grotte de Remouchamps (Aywaille) grotte Lyell (Engis) grotte de Han (Rochefort) grotte du Pré-au-Tonneau (Rochefort)
<i>Porrhoma microphthalmum</i> CAMBRIDGE	trou Manto (Ben Ahin) grotte de Remouchamps (Aywaille) grotte Monceau (Tilff) grotte en pente (Rochefort)
<i>Schaefferia willemi</i> (BONET)	grottes à Ramioul (Flémalle) grotte de Han (Rochefort) grotte de Rochefort (Rochefort) grotte du Fourneau (Sinsin) grotte de Trokay-Bébronne grotte de la cave Vincent (Xhoris)
<i>Onychiurus severini</i> WILLEM	grotte de Rochefort (Rochefort) grotte de Han (Rochefort) grotte de Ramioul (Flémalle) grotte du Père Noël (Rochefort) grotte d'Eprave (Rochefort) grotte Steinlein (Comblain-au-Pont) grotte Lyell (Engis) grotte de Rosée (Engis) abîme de la Nansioûle (Verlaine)
<i>Pseudosinella vandeli</i> DENIS	grotte de Ramioul (Flémalle) grotte aux Végétations (Ramioul)
<i>Tomocerus unidentatus</i> BOERNER	grotte aux Végétations (Ramioul) grotte Lyell (Engis)
<i>Gisinea delhezi</i> MASSOUD	grotte de Ramioul (Flémalle) grotte de Rosée (Engis) grotte aux Végétations (Ramioul)
<i>Tychobythinus belgicus</i> (JEANNEL)	grotte Lyell (Engis) grotte de Ramioul (Flémalle)
<i>Avenionia bourguignati</i> LOCARD	puits (Hermalle s/Argenteau) araine de Richerontfontaine (Liège)

### Remerciements

Nous tenons à remercier très vivement nos collègues qui nous ont apporté leur aide, en particulier dans les domaines de la nomenclature et de la bibliographie. Il s'agit du Prof. PH. LEBRUN (UCL) et des

Drs CL. DE BROYER, F. FIERS, P. MARTIN, G. WAUTHY et K. WAUTERS, de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique ainsi que le Dr R. GERECKE, de l'Université de Tübingen.

## Bibliographie

- ADAM W., 1960. - *Mollusques. Tome 1 : Mollusques terrestres et dulcicoles*. Institut royal des Sciences naturelles, Bruxelles, 402 pp.
- BOETERS H.D., 1967. - *Bythinella brevis* auct. und die Gattung *Avenionia* NICOLAS 1882. *Archiv für Molluskenkunde*, 96 (3/6) : 155-165.
- BOU CL. & ROUCH R., 1967. - Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Académie des Sciences de Paris* 265 (4) : 369-370.
- CREUZÉ DES CHATELLIERS M., TURQUIN M.-J. & GIBERT J., 1991. - Les aquifères : des systèmes biologiques. *Hydrogéologie* 3 : 163-185.
- DE BROYER CL., 1975. - La protection des sites spéléologiques. *Speleologia Belgica* 3 : 4-9.
- DE BROYER CL., 1979. - Sites karstiques et aménagement du territoire en Wallonie. *Annales de la Société géologique de Belgique* 102 : 95-100.
- DE BROYER CL., THYS G., FAIRON J., MICHEL G. & VROLIX M., 1996. - *Atlas du karst wallon (AKWA)*. T. 1, 2, 3 (prov. de Liège), CWEPSS, 896 pp.
- DELARZE R., 1990. - L'intérêt des guildes trophiques dans la comparaison de listes faunistiques qualitatives. *Bulletin de la Société entomologique de Suisse* 63 : 25-32.
- DELHEZ F., 1965a. - Contribution à la connaissance du biotope et de la biologie d'un Crustacé troglobie belge *Asellus (Proasellus) cavaticus leruthi* Arcangeli. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 19 : 44-52.
- DELHEZ F., 1965b. - Découverte d'une nouvelle espèce de Collembole dans les grottes de Ramioul et des Végétations. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 19 : 53.
- DELHEZ F., 1970. - La teneur en CO<sub>2</sub> dans les biotopes de divers Arthropodes troglobies terrestres de la faune belge. 1. L'habitat du Psélaphide *Collartia belgica* JEANNEL, endémique de la grotte de Lyell. *L'Electron* 1 (NS) : 3-10.
- DELHEZ F., 1971. - La teneur en CO<sub>2</sub> dans les biotopes de divers Arthropodes troglobies terrestres de la faune belge. 2. Les habitats des Araignées cavernicoles de quelques grottes belges. *L'Electron* 1 (NS) : 39-48.
- DELHEZ F., 1973. - Pollution du domaine souterrain et corrosion chimique. *Parcs nationaux - Ardenne et Gaume* 28 (2) : 99-103.
- DELHEZ F. & CHARDEZ D., 1970. - Protozoaires des grottes de Belgique. *Annales de Spéléologie* 25 (1) : 107-137.
- DELHEZ F., GILSON R. & HUBART J.M., 1973. - Etude préliminaire de la faune de la grotte de Ramioul. *Bulletin de la Société royale belge d'étude géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 22 : 329-349.
- DELHEZ F. & HOUSSA M., 1969. - L'Araine de Richefontaine à Liège. Etude écologique de la faune cavernicole d'un réseau souterrain artificiel. *Naturalistes belges* 50 (4) : 194-212.
- DELHEZ F. & KERSMAEKERS M., 1973. - Aspect biologique de la grotte du Pré-au-Tonneau à Rochefort. *Speleologia Belgica* 1 : 54-57.
- DETHIER M., 1998. - La collection Delhez. 1. Catalogue provisoire. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 38 : 33-76.
- DE WILDE J.J., MARQUET R. & VAN GOETHEM J.L., 1986. - *Atlas provisoire des gastéropodes terrestres de la Belgique*. Editions du Patrimoine, Institut royal des Sciences naturelles, Bruxelles, 285 pp., 133 cartes.
- DOLE-OLIVER M.J. & MARMONNIER P., 1992. - Patch distribution of interstitial communities : prevailing factors. *Freshwater Biology* 27 : 177-191.
- FAGEL G., 1970. - Une intéressante capture en Belgique : *Lathrobium dilutum* ER. (Coléoptères Staphylinidae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 106 : 165-166.
- FAGOT J. & DETHIER M., 1998. - Estimation de la dérive faunique : progrès et limites. *Notes fauniques de Gembloux* 35 : 83-97.
- GIBERT J., 1991. - Les écotones souterrains/superficiels : des zones d'échanges entre environnements souterrain et de surface. *Hydrogéologie* 3 : 233-238.
- GILSON R. & HUBART J.-M., 1973. - Protection du biotope de la grotte Lyell. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 22 : 329-349.
- GINET R. & DÉCOU V., 1977. - *Introduction à la biologie et à l'écologie souterraine*. J.-P. Delarge, Paris. 345 pp.
- GODISSART J., 1973. - Découverte de la grotte de la cave Vincent. *Speleologia Belgica* 2 : 24-25.
- GODISSART J. & DELHEZ F., 1969. - L'Abîme de la Nânsnioule et appendice sur la biologie de la cavité. *L'Electron* 26 : 11-17+38.
- GOURBAULT N., 1971. - Turbellariés Triclades des eaux souterraines d'Europe occidentale. Nouvelles données géonémiques. *Annales de Spéléologie* 26 (1) : 17-25.
- HENRY J.P., 1967. - Aselles de Belgique. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 97 (4) : 237-244.
- HENRY J.P., 1974. - Sur la présence d'Aselles hypogés aux Pays-Bas : *Proasellus cavaticus* et *Proasellus hermallensis* (Crustacea, Isopoda, Asellota). *Bulletin, Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam* 3 (24) : 221-228.
- HUBART J.-M., 1970a. - Le Laboratoire de Biologie Souterraine de Ramioul. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques*

- ques "les Chercheurs de la Wallonie" 21 : 193-197.
- HUBART J.-M., 1970b. - Liste de quelques espèces nouvelles pour la faune des cavernes de Belgique. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 21 : 199-206.
- HUBART J.-M., 1971. - Note sur un Triclade nouveau pour la faune belge, *Eudendrocoelum remyi* DE BEAUCHAMP. *Naturalistes belges* 52 (8) : 417-426.
- HUBART J.-M., 1973. - Sur la protection des biotopes souterrains. *Parcs nationaux - Ardenne et Gaume* 28 (2) : 103-107.
- HUBART J.-M., 1975a. - Une réserve à créer sans tarder : la grotte de Ramioul. *Bulletin des Réserves Naturelles et Ornithologiques de Belgique* 22 : 24-26.
- HUBART J.-M., 1975b. - Trois grottes remarquables en péril. *Naturalistes belges* 56 : 83-89.
- HUBART J.-M., 1976a. - Six espèces animales seront-elles radiées de la faune belge? *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 23 : 281-284.
- HUBART J.-M., 1976b. - Un biotope singulier, une faune exceptionnelle à protéger. *Bulletin des Réserves Naturelles et Ornithologiques de Belgique*, feuille de contact n° 4 : 1-2.
- HUBART J.-M., 1978. - Essai pour une politique globale et rationnelle de défense des sites souterrains. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 24 : 291-307.
- HUBART J.-M., 1982a. - Compléments à l'inventaire faunistique de Ramioul. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 25 : 341-345.
- HUBART J.-M., 1982b. - *Tychobythinus belgicus* (JEANNEL) (Coléoptère Pselaphidae) : étude et protection du biotope, nouvelles données écologiques. *Naturalistes belges* 63 : 185-199.
- HUBART J.-M., 1982c. - Observations préliminaires sur la biologie de *Proasellus hermallensis* ARCANDELI (Crustacea, Isopoda, Asellota). *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 25 : 347-362.
- HUBART J.-M., 1989. - *Autrement dit... Essai sur la toponymie et la description de l'étage inférieur de la grotte de Ramioul*. Union belge de Spéléologie et Société spéléologique de Wallonie. 55 pp.
- HUBART J.-M., 1998. - *Tychobythinus belgicus* (JEANNEL 1948) (Coleoptera Pselaphidae). Découverte d'une nouvelle station. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 38 : 89-92.
- JEANNEL R., 1926. - *Faune cavernicole de France. Encyclopédie entomologique VII*. Lechevalier, Paris. 334 pp.
- JEANNEL R., 1948. - Un Psélaphidé cavernicole de la Belgique : *Collartia belgica*. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 84 : 33-35.
- JUBERTHIE C., DELAY B. & BOUILLON M., 1979. - Evolution des Coléoptères souterrains et endogés. Description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie*, 7 : 3-11.
- JUBERTHIE C., DELAY B. & BOUILLON M., 1980a. - Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. *C.R. Académie des Sciences de Paris* 290 : 49-52.
- JUBERTHIE C., DELAY B. & BOUILLON M., 1980b. - Extension du milieu souterrain en zone non calcaire : description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie* 7 : 19-52.
- JUBERTHIE C., DELAY B. & BOUILLON M., 1981. - Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie* 8 : 77-93.
- KERSMAEKERS M., 1974. - Diptère Sciaride (Lycoriide) nouveau pour la faune belge : *Lengersdorfia flabellata* LENGERSDORF 1942. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 110 : 35.
- LEBRUN PH., 1967. - Notes sur quelques Oribates (Acari Oribatei) de la faune cavernicole de Belgique. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 103 : 183-188.
- LECLERCQ J., GASPARD CH., MARCHAL J.-L., VERS-TRAETEN CH. & WONVILLE CH., 1980. - Analyse des 1600 premières cartes de l'Atlas provisoire des insectes de Belgique et première liste rouge d'insectes menacés de la faune belge. *Notes fauniques de Gembloux* 4 : 1-104.
- LELEUP N., 1948. - Nouvelle capture, dans la grande caverne d'Engihoul, du Psélaphide troglobie *Collartia belgica* JEANNEL. *Annales de la Société entomologique de Belgique*. 84 : 200-203.
- LELEUP N., 1970. - L'intérêt évident de la faune cavernicole de Belgique. *L'Electron* 5 : 83-86.
- LERUTH R., 1939. - La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle* 87, 506 pp.
- MARMONNIER P., VERVIER PH., GIBERT J. & DOLE-OLIVER M.-J., 1993. - Biodiversity in groundwaters. *Tree* 8 (11) : 392-395.
- MASSOUD Z., 1965. - Description d'un nouveau genre de Collembole cavernicole d'Europe. *Annales de Spéléologie* 20 : 431-435.
- MASSOUD Z., 1967. - Discussion sur le genre *Gisinea* MASSOUD 1965. *Spelunca* Mémoire 5 : 293-294.
- MATHIEU J., MARMONNIER P., LAURENT R. &

- MARTIN D., 1991. - Récolte du matériel biologique aquatique souterrain et stratégie d'échantillonnage. *Hydrogéologie* 3 : 187-200.
- MICHEL G., 1998. - Le karst : une contrainte pour l'aménagement du territoire en Wallonie. *Les Cahiers de l'Urbanisme* 28 : 43-54.
- RACOVITZA E., 1907. - Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospeologica I. Archives de Zoologie expérimentale* 6 : 381-488.
- ROUCH R., 1977. - Considérations sur l'écosystème karstique. *C.R. Académie des Sciences de Paris, série D* : 1101-1103.
- ROUCH R., 1986. - Sur l'écologie des eaux souterraines dans le karst. *Stygologia* 2 : 352-398.
- SCHATZ H., 1983. - *Catalogus Faunae Austriae. Teil 9i : U-Ordnung Oribatei (Hornmilben)*. Oesterreichischen Akademie der Wissenschaften Wien, 118 pp.
- SCHMITZ H. & BEQUAERT M., 1914. - Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Belgique. *Annales de la Société zoologique et malacologique de Belgique* : 67-84.
- STRINATI P., 1966. - Faune cavernicole de la Suisse. *Annales de Spéléologie* 21 (1) : 1-268 et 21 (2) : 357-571.
- STROOT PH. & DEPIEREUX E., 1989. - Proposition d'une méthodologie pour établir des "listes rouges" d'invertébrés menacés. *Biological Conservation* 48 : 163-179.
- TERCAFS R., 1985. - Une banque de données informatisées des milieux karstiques de Belgique. *Annales de la Société géologique de Belgique* 108 : 137-140.
- TERCAFS R., 1988. - Optimal management of karst sites with cave fauna protection. *Environmental Conservation* 15 : 149-166.
- TERCAFS R., 1989. - Etat actuel des connaissances sur les Invertébrés cavernicoles de Belgique. Proposition d'une prospection raisonnée par analyse de la banque informatisée du karst. *C.R. du Symposium "Invertébrés de Belgique", Bruxelles 1988* : 409-413.
- TERCAFS R., 1991. - Bilan et perspectives de la protection des habitats souterrains et des espèces cavernicoles de Belgique. *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques "les Chercheurs de la Wallonie"* 31 : 139-150.
- TERCAFS R., 1994. - Belgique. *Encyclopedia Biospeologica I. Société de Biospéologie* : 611-617.
- THIBAUD J.M. & MASSOUD Z., 1977. - Comparaison entre la faune des Collemboles épigés et cavernicoles de Ramioul (Belgique). *Nouvelle Revue d'Entomologie* 7 (1) : 5-7.
- VANDEL A., 1960. - Isopodes terrestres. *Faune de France* 64, 416 pp.
- VANDEL A., 1964. - *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris. XVII+619 pp.
- VAN DEN BROECK E.A., MARTEL E.A. & RAHR E., 1910. - *Les cavernes et rivières souterraines de la Belgique*. Lamartin, Bruxelles. 2 vol.
- VAN GOETHEM J.L., 1988. - *Nouvelle liste commentée des Mollusques récents Non-marins de Belgique*. Document de travail 53. Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 69 pp.
- WÄCHTLER W., 1929. - Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke *Cecilioides acicula* MÜLL. *Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere* 13 : 359-462.
- WILLEM V., 1902. - Note préliminaire sur les Collemboles des grottes de Han et de Rochefort. *Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 46 : 275-283.
- WOLF B., 1934-37. - *Animalium Cavernarum Catalogus*. Junk Verlag, Berlin.