

Biospéléologie

Exposé Stage Perf. CDS 69 Mars 2013

M. Pouilly (marc.pouilly@orange.fr)

Cet exposé présente dans un premier temps quelques notions générales de biospéléologie et des caractéristiques de la vie sous terre, et illustre dans un deuxième temps les principaux processus d'adaptation des espèces au monde souterrain.

1- BIOSPELEOLOGIE : DEFINITIONS ET VIE SOUTERRAINE

Un peu de vocabulaire et quelques définitions

La vie souterraine est appelée *hypogée* ou *cavernicole* quant elle s'adresse aux milieux souterrains profonds (mines, grottes) ; *endogée* ou *édaphique* pour les milieux souterrains superficiels terrestres (sols) et *phréatique* pour les aquatiques. Ces appellations sont opposées à la vie *épigée* qui s'adresse à la vie se développant dans les milieux superficiels de toute nature caractérisés par un accès à la lumière.

La *biospéléologie* ou *biospéologie* est l'étude du monde vivant dans les milieux souterrains aquatiques et terrestres profonds, donc de la vie hypogée. C'est avant tout une branche de la zoologie, puisque les organismes du règne végétal se développant à partir de la photosynthèse ne peuvent pas coloniser les milieux souterrains (toutefois des champignons et des bactéries se nourrissant sur du matériel organique en décomposition peuvent être inféodés au milieu souterrain). Au delà des approches naturalistes classiques comme la taxonomie et la systématique (sciences des lois et des principes de la classification des organismes vivants permettant leur identification et leur nomination), les études biospéléologiques s'ouvrent à de nombreux champs disciplinaires de la biologie et de l'écologie comme l'anatomie comparée, la physiologie, l'évolution, la génétique ou encore la biogéographie. Dans ces approches les organismes hypogés sont des modèles intéressants soit dans leur comparaison avec des organismes épigés et taxonomiquement proches ; soit par qu'ils sont soumis à des conditions de vie extrêmes (en premier lieu lié à l'absence de lumière) ; soit encore par leur distribution souvent très morcelée (ou fragmentée) et leur populations peu abondantes et isolées facilitant les dérives écologiques et génétiques des organismes (modifications comportementales, physiologiques, morphologiques, biologiques et génétiques qui affectent une population d'individus par comparaison à une autre population de référence) et l'apparition de nouvelles espèces avec des distributions très restreintes (elles sont alors dites 'endémiques' d'un massif ou d'une cavité par exemple).

La biospéléologie utilise plusieurs systèmes de classifications des organismes, qui sont des interprétations plus ou moins subjectives de la réalité (donc discutables et à relativiser), chacune apportant un éclairage particulier et complémentaire sur la composition et l'organisation des peuplements d'un écosystème. Ces classifications permettent d'appréhender plus simplement la complexité et la diversité du système. En biospéléologie, les deux principales sont :

- **La classification taxonomique**, système commun à toutes les disciplines biologiques et qui permet d'identifier et de grouper les organismes au sein de catégories hiérarchisées. Exemple du Petit Rhinolophe (chauve souris) :
 - Classe : Mammifères, Ordre : Chiroptères, Famille : Rhinolophidae, Genre : Rhinolophus, espèce : hipposideros.
 - Une espèce est nommée par le nom de genre suivi du nom d'espèce ainsi que du nom de l'auteur et de la date de la 1ère description : *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) ou plus fréquemment *Rhinolophus hipposideros*.
- **Une classification écologique** en fonction des habitats que l'organisme colonise (indiqué dans le préfixe) et de son degré de dépendance au milieu souterrain (suffixe), Figure 1 :
 - **Préfixes**: Troglo- : milieux terrestres (aussi utilisé en terme générique pour l'ensemble des milieux souterrain) ; Stygo- : milieux aquatiques ; Phréato- : milieux phréatique), Guano- ; etc.
 - **Suffixes**: -xène: hôte occasionnel ; -phile: hôte permanent non obligatoire ; -bie: hôte obligatoire.
 - Par exemple, un stygobie est un organisme strictement inféodé aux eaux souterraines.

- En plus de ces catégories, la faune pariétale regroupe les espèces troglaxènes et troglaphiles de la zone d'entrée des cavités.

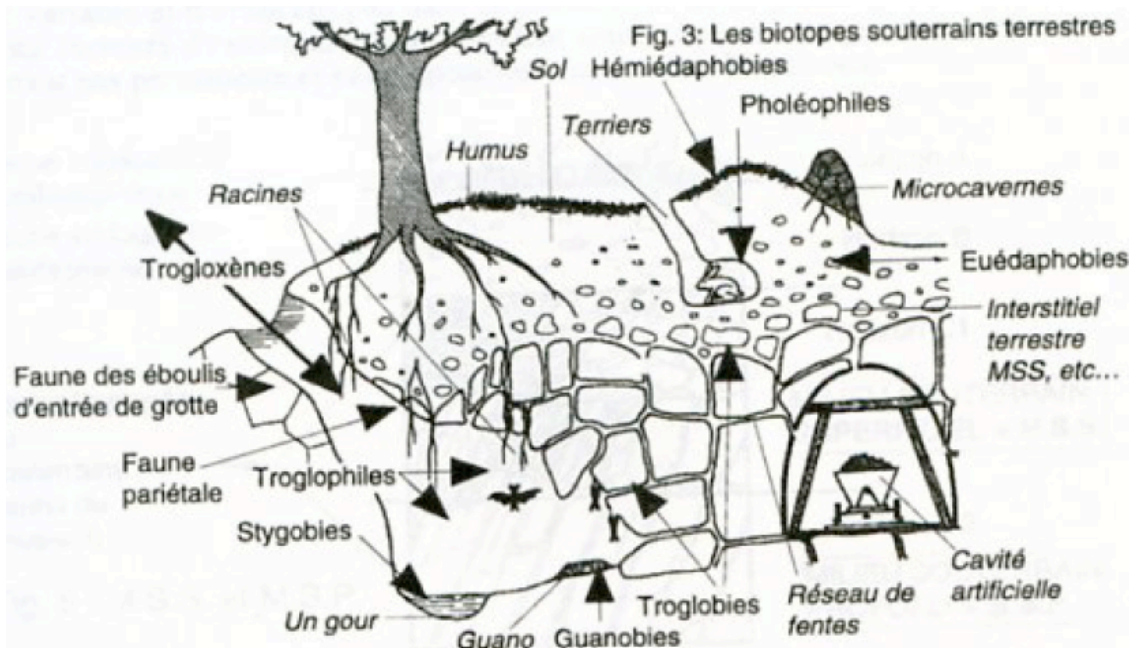


Figure 1- Classification des organismes hypogés en fonction de leur biotique (Ginet et Decou 1977).

Les caractéristiques environnementales de la vie souterraine

Les milieux souterrains se distinguent des milieux superficiels par des conditions environnementales jugées comme favorables ou défavorables au développement des organismes et des populations :

- La stabilité relative des conditions climatiques (les écarts de températures sont réduits et les oscillations sont moins marquées) et une hygrométrie généralement plus forte qu'en surface sont considérés comme des éléments favorables dans les systèmes souterrains. A l'inverse l'obscurité est défavorable au développement animal, de même que le manque de chaleur (notamment dans les régions tempérées).
- Dans les milieux souterrains les ressources alimentaires sont réputées être moins abondantes, prévisibles et diversifiées (en particulier absence de végétation, base de nombreux réseaux trophiques dans les écosystèmes), et sont considérées comme limitantes pour le développement des populations.
- Les faibles taux de colonisation et d'abondance des organismes peuvent entraîner des difficultés pour assurer la reproduction (et la nutrition). A l'inverse ces mêmes caractéristiques peuvent avoir des effets positifs en limitant les effets de compétition et de prédation.
- L'isolement géographique des cavités et des massifs (ou fragmentation des systèmes et des habitats) limite les capacités d'échanges entre populations d'habitats différents. Cet isolement fragilise les populations mais facilite les dérives écologiques et génétiques et donc l'apparition de nouvelles espèces.

Ces éléments sont toutefois à relativiser et ne constituent pas une généralité dans l'ensemble du monde souterrain. Par exemple les conditions hydrologiques, hydroclimatiques et d'apports en nourriture dans les rivières souterraines d'un système perte-résurgence peuvent être proches de celles existantes dans les rivières superficielles avant ou après la cavité.

L'origine des espèces cavernicoles

A l'heure actuelle quelques 7000 à 8000 espèces troglabies ont été décrites, dont quelques 4000 espèces en Europe (une des zones les mieux explorées). Ce chiffre pourrait représenter \pm 10% du total si l'on considère les efforts d'inventaires menés jusque là). Par comparaison les estimations du nombre total d'espèces sur la planète sont de l'ordre de 7 à 8 millions.

Les troglobies sont en très grande majorité des espèces de petite taille, principalement des invertébrés : insectes terrestres et aquatiques (collembolés, diploures, coléoptères, papillons, diptères etc.), myriapodes (mille-pattes), araignées, crustacés. Parmi les vertébrés le groupe dominant est celui des poissons (± 90 espèces). Il existe aussi quelques amphibiens : des salamandres et le protége (*Proteus anguinus*) qui est le seul vertébré troglobie (stybobie) d'Europe. Une seule espèce de reptile est considérée comme troglobie (*Orthriophis taeniurus ridleyi*), un serpent d'Asie qui se nourrit de chauve-souris. Il n'y a pas d'espèce de mammifère et d'oiseau troglobies connue à ce jour. Emblématiquement la chauve souris est reconnue comme mammifère cavernicole. Il ne s'agit pas d'un troglobie mais d'un troglophile. D'autres mammifères peuvent présenter des comportements trogliphiles moins spectaculaires et constants (rats par exemple).

A priori toutes les espèces cavernicoles sont issues d'une lignée épigée soit encore existante soit disparue. La différence entre deux espèces 'cousines' épigée et hypogée peut se faire en premier lieu par l'observation de leur apparence morphologique. Les espèces cavernicoles présentent généralement des signes évidents de 'troglomorphisme' (Figure 2): dépigmentation, réduction ou disparition des yeux, développement des appendices sensoriels externes (comme les antennes par exemple).

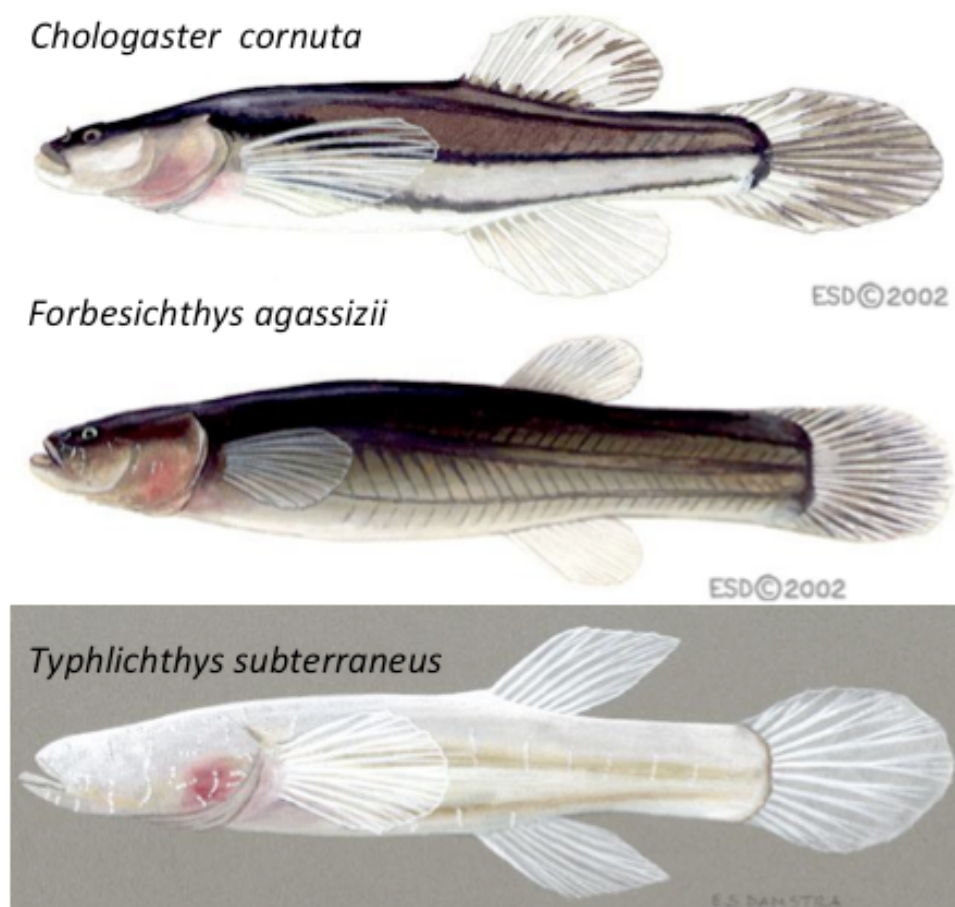


Figure 2- Evolution troglomorphique (ou dérive morphologique) chez les poissons Amblyopsidae nord-américains. *C. cornuta* est une espèce épigée, *F. agassizii* est stygophile et *T. subterraneus* est stygbie. (Animal Diversity Web : <http://animaldiversity.ummz.umich.edu>).

Comment ces espèces arrivent-elles et se maintiennent-elles dans le milieu souterrain ?

Les organismes épigés peuvent être amenés à entrer dans le milieu souterrain soit par des phénomènes de colonisation passive aléatoire : par entrainement (au fil de l'eau par exemple) ou piégeage (chute) ; soit par une colonisation active, les organismes cherchant alors un refuge aux conditions climatiques défavorables ou à la compétition dans les systèmes épigés (les individus à la marge des grandes populations, en explosion, vont sous terre pour exploiter de nouvelles ressources).

Une fois sous terre, pour se maintenir individuellement puis développer une population, les organismes doivent rencontrer des conditions favorables pour leur développement et leur reproduction ; elles doivent ensuite s'adapter à leurs nouvelles conditions de vie. L'ensemble de ces processus se fait sur une très grande échelle temporelle et implique un très grand nombre de générations.

Les espèces actuellement présentes dans le monde souterrain ne sont pas toutes entrées sous terre au même moment. Ces colonisations correspondent à un phénomène continu qui est fonction de nombreux paramètres environnementaux abiotiques (climatiques par exemple avec les épisodes de glaciations qui peuvent inciter les organismes à chercher refuge dans les cavités où les conditions sont plus clémentes ou les régressions marines qui offrent de nouveaux habitats) ou biotiques (liés à des processus d'interactions avec les autres organismes) difficiles à évaluer et qui ne sont pas maîtrisés dans l'état actuel de nos connaissances (donc que nous ne pouvons pas prévoir). Les organismes que nous rencontrons sous terre ne sont pas tous au même stade d'adaptation, ils évoluent continuellement et ne sont pas figés dans la posture écologique que nous observons. Certains peuvent être là accidentellement et d'autres appartenir à des populations troglodiles ou troglodytes. Parmi les troglodytes, certaines espèces, comme le Protée, paraissent avoir abouties leur processus d'adaptation morphologique (ce qui ne veut pas dire que l'espèce ne continue pas à évoluer), alors que d'autres sont visiblement en train d'acquérir des caractéristiques troglodytiques, c'est le cas par exemple de plusieurs espèces de poissons (dont le genre *Trichomycterus* présenté plus loin) qui apparaissent dépigmentés sous terre mais peuvent reprendre de la coloration lorsqu'ils sont exposés à la lumière ; ou qui présentent des dissymétries oculaires, symptomatiques d'une évolution de la fonction visuelle. Bien que cela n'ait jamais été démontré, le degré d'adaptation pourrait éventuellement être réversible. Toutefois, sans que cela puisse constituer un dogme, on considère actuellement que l'adaptation se fait de manière unidirectionnelle en suivant les étapes troglodytiques, troglodiles puis troglodytes. La finalité de cette succession n'est pas obligatoire (une espèce peut rester à une étape troglodile), mais nous éclaire sur l'aspect relatif de la classification écologique, le statut d'une espèce pouvant évoluer dans le temps.

A continuation nous allons illustrer les principaux processus d'adaptation à la vie souterraine.

2- PREADAPTATION ET PROCESSUS D'ADAPTATION DES ESPECES CAVERNICOLES

Colonisation et phases d'adaptation

Après la phase de colonisation (active ou passive) d'organismes épigés dans une cavité comportant des ressources exploitables, l'apparition d'une espèce cavernicole va être conditionnée par 1) la survie et la reproduction des migrants épigés initiaux permettant la fondation d'une nouvelle génération et 2) une phase d'isolation au cours de laquelle la nouvelle population va se différencier des populations superficielles en s'adaptant, progressivement et sur le (très) long terme, phénotypiquement et génétiquement à ses nouvelles conditions environnementales.

Schématiquement, les adaptations que subissent les individus sont de différents ordres et s'expriment dans d'une série chronologique avec en premier lieu des modifications de comportement (qui affectent plutôt les premières générations) puis ensuite des modifications physiologiques et morphologiques (génétique ou pas). Ce n'est pas (forcement) un processus brutal mais plutôt graduel, notamment dans le cas d'une continuité des « liens » migratoires avec des populations épigées. Si ces liens ne sont pas coupés, une hybridation peut subsister dans le temps. Dans ces conditions, les dérives génétique et écologique peuvent être ralenties et plus progressives. Ces modifications, qui correspondent aux processus d'adaptation à la vie souterraine, sont un mélange plus ou moins graduel de trois phénomènes : 1) des préadaptations puis 2) des modifications plus ou moins réversibles des traits de vie (ou stratégies écologiques : physiologiques, comportementales ou morphologiques), et enfin 3) des évolutions génétiques.

Dans le cas général, outre l'absence de lumière qui va agir au niveau sensoriel, la principale différence entre milieu souterrain et milieu superficiel peut se caricaturer par une diminution des disponibilités énergétiques dans le monde souterrain avec notamment la perte de chaleur et des ressources alimentaires plus rares et imprévisibles. Les modifications des traits de vie et les évolutions génétiques des espèces peuvent être vu (de manière aussi caricaturale) au travers d'un prisme d'optimisation énergétique et de réduction des fonctions inutilisées.

Préadaptation

Certaines caractéristiques écologiques des espèces épigées favorisent la colonisation et le succès de cette colonisation du monde souterrain. Par exemple :

- Les espèces nocturnes, ou cryptiques, et celles présentant un surdéveloppement des fonctions sensorielles autres que la vision (tactiles, chimiques) ont plus de facilité à coloniser et à survivre dans un milieu où la lumière est absente.
- Les organismes ectotherme (qui présente une température corporelle identique à celle du milieu extérieur : insectes, batraciens, poissons en opposition aux endothermes comme les mammifères et les oiseaux) en général de plus petite taille et ne nécessitant pas un surplus d'énergie pour maintenir leur température corporelle, sont plus adaptés à coloniser le monde souterrain où la température est généralement assez faible (notamment dans les zones tempérées). De fait il n'y a pas d'espèce troglobie endotherme connue à ce jour.
- Enfin le régime alimentaire est aussi une caractéristique essentielle : du à l'absence de producteur primaire, les herbivores sont inadaptées à la vie souterraine. Les espèces cavernicoles présentent généralement des régimes détritivore ou carnivores.

Modifications écologiques, physiologiques et morphologiques

Certaines de ces évolutions sont réversibles alors que d'autres sont ancrées dans le patrimoine génétique et de ce fait beaucoup plus permanentes. Il peut être assez difficile de faire la part des deux. Les évolutions réversibles sont appelées de la plasticité phénotypique ou écologique, les autres sont considérées comme des évolutions génétiques. Nous présentons ici quatre exemples non exhaustifs de ces modifications et qui retracent probablement ce gradient entre plasticité et évolution ancrée dans le patrimoine génétique :

1- Adaptation des stratégies de reproduction

Dans le monde animal on distingue un gradient de stratégie écologique de reproduction (un autre système de classification !), cette dernière pouvant être mise en relation avec les conditions environnementales auxquelles sont soumises les organismes. Ce gradient s'étend entre un type 'r' (caricaturé par les souris) qui se retrouve le plus souvent chez les espèces colonisant des milieux imprévisibles, caractérisées par une reproduction générant beaucoup de descendance mais connaissant une forte mortalité des jeunes et des soins parentaux très faible. A l'autre extrême, le type 'K' (les éléphants) regroupe des espèces colonisant des milieux stables, caractérisées par peu de descendances, beaucoup de soins parentaux, une plus forte longévité et une maturité plus tardive que les espèces de type 'r'. La comparaison d'espèces épigées et hypogées 'cousines' laisse apparaître un glissement des stratégies écologiques d'un type 'r' dans les milieux superficiels, vers un type 'K' dans le monde souterrain. Ainsi il a été observé chez des poissons et des coléoptères terrestres que le nombre d'œufs produit par une femelle diminue dans les populations hypogées, en contrepartie les œufs sont plus gros (ils sont composés de ressources plus importante permettant à la larve de s'alimenter sur les réserves de l'œuf pendant une période plus longue (Figure 3).

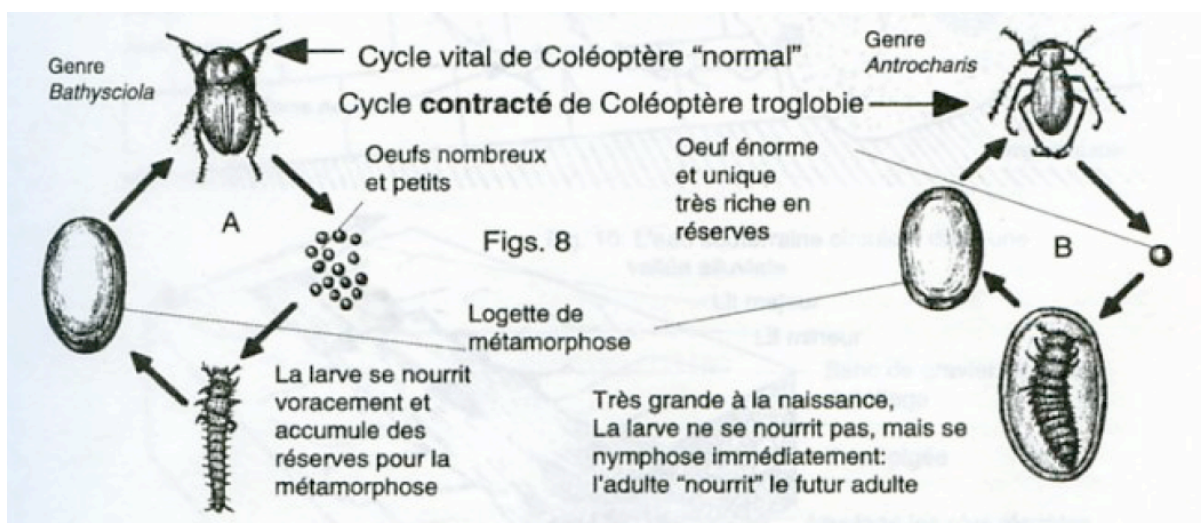


Figure 3- Modification de la reproduction chez le coléoptère troglobie *Antrocharis*.

2- Modification du cycle biologique:

Les organismes troglobies présentent plus ou moins les mêmes phases de vie que leur 'cousins' épigés mais chaque phase est beaucoup plus longue (tableau 1). Cet allongement est mis en relation avec un ralentissement métabolique. L'importance de la différence entre les cycles des deux espèces épigée et hypogée est un indicateur du degré d'adaptation de l'espèce hypogée à la vie cavernicole.

Tableau 1 : Comparaison des durées moyennes des phases de vie chez les crustacés amphipodes colonisant les eaux superficielles (*Gammarus*) et les eaux souterraines (*Niphargus*).

	Gammarus	Niphargus
Incubation	2-3 sem.	3 mois
Etape larvaire	1-2 j.	1 mois
Etape juvénile	1-3 mois	2,5 ans
Rythme ponte	1/mois (été)	1/an (ou moins)
Mues	1-3 sem.	5-6 (jeunes) ; 1-2 adultes /an
Longévité	1-2 ans	10-15 ans

3- Adaptation sensorielle

Du fait de l'absence de lumière une adaptation évidente à la vie cavernicole est la diminution (jusqu'à la disparition) de l'importance de la vision dans l'écologie de l'espèce. Cette évolution se manifeste en premier lieu par une adaptation de la taille relative des différentes aires cérébrales aux nouveaux besoins sensoriels de l'organisme : les aires dédiées à la vision se réduisent alors que les aires dédiées au sens chimio-tactiles augmentent en taille. Par exemple, les poissons cavernicoles *Trichomycterus chaberti*, endémique d'une cavité en Bolivie, se distinguent de leur 'cousins' épigés par une légère microphthalmie (réduction de la taille des yeux) et par une nette réduction de la surface des aires du cerveau dédiée à la vision suivant (Figure 4). Le processus d'élimination de la vision n'est pas abouti, mais il est en marche : au niveau cérébral, la vision qui n'est plus utile (mais peut-être encore fonctionnelle) est remplacé par d'autres sens et au niveau morphologique les yeux commencent eux aussi à se modifier.

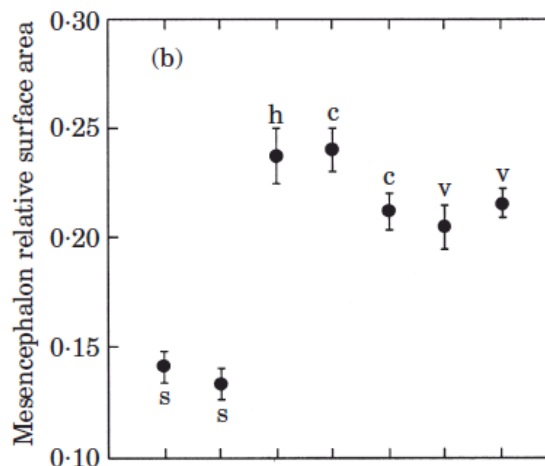


Figure 4 : Taille relative du mesencephalon, partie du cerveau dédiée à la vision, chez des poissons du genre *Trichomycterus* en Bolivie. Les populations hypogées (s, *T. chaberti*) présentent une aire visuelle de taille bien inférieure aux populations superficielles colonisant les rivières de têtes de bassin (h), de canyons (c) et de vallée (v). Pouilly & Miranda 2003.

4- Evolution régressive

Au final du processus d'adaptation certains organes ou fonctions peuvent disparaître, c'est l'évolution régressive ou perte d'une fonction acquise antérieurement. Ces nouvelles caractéristiques morphologiques sont ancrées dans le patrimoine génétique de l'espèce. L'exemple précédant sur l'adaptation sensorielle des poissons *Trichomycterus chaberti* peut être interprété comme un début d'évolution régressive et peut être poursuivi par l'exemple d'un autre poisson cavernicole *Astyanax mexicanus*, chez lequel le processus est plus avancé et l'œil est devenu quasi inexistant. Une fois la fonction oculaire inutilisée au niveau cérébral, l'œil dégénère jusqu'à disparaître totalement. Au cours de l'ontogénèse (développement de l'organisme depuis sa conception jusqu'à sa phase adulte) de ce poisson on observe toutefois dans les premiers stades de vie, la formation puis le développement d'une lentille et d'une vésicule optique qui ira jusqu'à former une rétine. Dans les stades suivants ces organes au lieu de continuer à se développer vont s'atrophier progressivement pour ne laisser qu'un vestige d'œil non fonctionnel (Figure 5). La place libérée par l'œil atrophié est alors reprise par une extension des os du crâne qui auparavant formaient l'orbite oculaire.

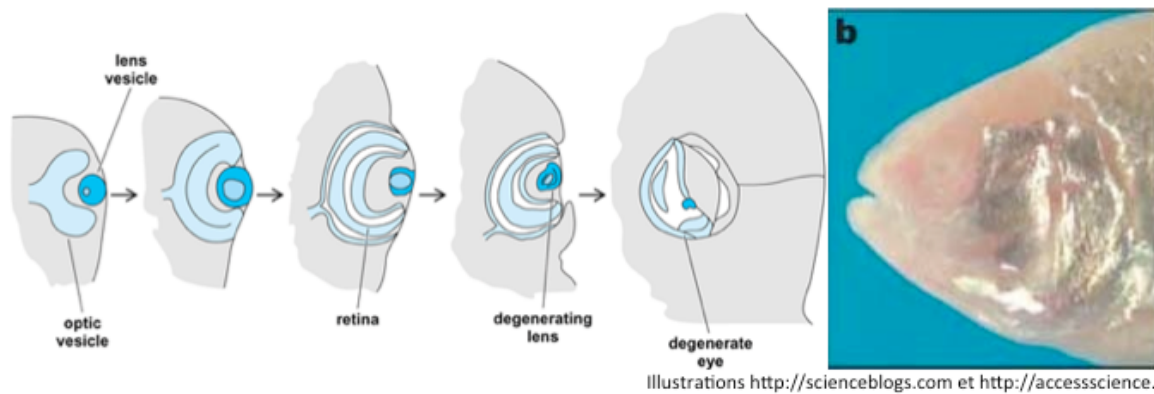


Figure 5 : formation et dégénérescence de l'œil au cours de l'ontogénèse du poissons cavernicole *Astyanax mexicanus*.

Toute petite biblio pour un bon début :

CULVER D.C. 1982. Cave Life. Evolution and Ecology, Harvard Univ. Press, Harvard.

GINET R. & DECOU V. 1977. Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines, J.-P. Delarge, Paris.

Et merci à Thibault Datry pour sa relecture.