

CHANGEMENT CLIMATIQUE ET IMPACTS SUR LA STYGOFAUNE FRANÇAISE - OPPORTUNITÉS D'ÉTUDES À MENER

LEBRETON Bernard (1), LEFEBVRE François (2)

(1) SC Périgueux – FFS-CoSci (GEB) – bernard.lebreton.bl@gmail.com

(2) SEPANSO – 4, rue de Polverel, 19100 Brive-la-Gaillarde – francois.lefebvre@sepanso.org

Présentation des écosystèmes souterrains, des caractéristiques de la stygofaune et de ses services écosystémiques. Nous livrons un aperçu de la stygofaune française puis établissons une liste des impacts du changement climatique recensés grâce à différentes études de modélisation et d'observations in situ. Nous citons quelques cas d'espèces résistantes à la sécheresse puis donnons la parole à deux spécialistes français. Pour finir, nous proposons des pistes à suivre afin de compléter nos connaissances qui restent lacunaires en ce qui concerne le sujet traité, puis quelques « outils ».

MOTS-CLÉS : ÉCOSYSTÈMES SOUTERRAINS, FAUNE AQUATIQUE SOUTERRAINE, ANIMAUX STYGOBIES, SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES, CHANGEMENT CLIMATIQUE, IMPACTS, RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE.

INTRODUCTION

Les augmentations moyennes de la température de surface dues au changement climatique sont incontestables. Les conséquences du changement climatique mondial sur la biodiversité aquatique sont prévisibles. Dans le milieu souterrain, les températures sont corrélées aux températures annuelles moyennes de la surface. Les eaux souterraines sont caractérisées par une stabilité thermique. Par conséquent, une augmentation significative de la température des eaux souterraines est attendue dans les prochaines années, voir l'article de Bianzani et Robert dans ce volume. Depuis les années 1980, on observe une augmentation de la température des eaux souterraines de l'ordre de 0,7 à 3,0 °C. Les températures des eaux souterraines peu profondes, quant à elles, devraient augmenter de 3 à 5 °C au cours du siècle prochain (Di Lorenzo et

Reboleira, 2022). Dans cet article nous dressons une liste des impacts du changement climatique et proposons, pour améliorer les connaissances, des actions que pourraient être menées.

1. LES ÉCOSYSTÈMES SOUTERRAINS

Les écosystèmes souterrains abritent plus de 95 % des ressources mondiales en eau douce disponibles pour la consommation humaine directe et sont autant de milieux uniques de vie pour tout un cortège d'espèces animales. La plus évidente caractéristique de ces milieux souterrains est l'absence de rayonnement solaire (obscurité partielle ou totale) entraînant l'absence de photosynthèse et une pauvreté aussi bien en ressources nutritives qu'en oxygène.

2. LA STYGOFAUNE

La stygofaune (terme dérivé du grec ancien «Styx», le fleuve des Enfers) désigne l'ensemble des espèces présentes dans les aquifères souterrains (rivières, nappes d'eau, sous-écoulements et flaques de percolation) ainsi que dans le sous-écoulement (interstitiel) des cours d'eau de surface. Elle comprend peu de vertébrés (protée, poissons) mais pratiquement tous les grands groupes d'invertébrés présents dans les eaux de surface sont représentés dans les eaux souterraines : les vers (Turbellaria, Annelida : Oligochaeta et Polychaeta, Nematoda), les crustacés (Ostracoda, Copepoda, Malacostraca : Amphipoda, Isopoda, Syncarida), les hydracariens, les mollusques (Gastropoda), les insectes (Coleoptera), les micro-organismes (bactéries, archées, protozoaires, champignons). Le milieu souterrain possède le plus fort taux d'endémisme au monde (Malard et Hervant, 1999 ; Dole-Olivier et Malard, 2010).

2.1. Caractéristiques de la faune des eaux souterraines

Les ancêtres des stygobies étaient des organismes qui vivaient dans les eaux de surface, et qui, sous l'effet de différentes pressions, géologiques, écologiques, climatiques ou simplement par opportunisme, ont colonisé les milieux aquatiques souterrains et ont survécu en s'adaptant aux nouvelles conditions de vie de cet environnement au cours de milliers voire de millions d'années (Holsinger, 2000). Le plus souvent, la température des espèces stygobies est engendrée uniquement par les échanges thermiques avec leur environnement (elles sont qualifiées d'espèces ectothermes). Les plages de tolérance thermique sont étroites et les courbes de température décrivent une relation entre la température et les fonctions physiologiques.

Physiologiquement, les stygobies ont généralement un métabolisme respiratoire et une activité motrice plus lents et vivent un peu plus longtemps que les organismes de surface (Gibert et al., 1994 ; Voituron et al., 2011 ; Malard et al., 2023). Ils ont une croissance plus lente et un

taux de fécondité plus faible que leurs homologues de surface (Gibert et al., 1994 ; Humphreys, 2009 ; Malard et al., 2023). La faune des eaux souterraines peut aussi tolérer de faibles concentrations d'oxygène (Malard et Hervant, 1999).

Morphologiquement, l'absence de lumière a rendu facultative la présence de pigmentation et de récepteurs oculaires. Les stygobies possèdent, en revanche, des organes chémo-récepteurs (récepteurs sensoriels détectant les substances chimiques) souvent très développés, capables de les orienter vers la moindre source de nourriture. Enfin, bien qu'il existe vraisemblablement de fortes variations d'un groupe à l'autre, les espèces stygobies sont généralement caractérisées par une faible capacité de dispersion associée à une fragmentation importante de leur habitat (Dole-Olivier et Malard, 2010).

2.2. Les services écosystémiques de la stygofaune

Les organismes composant la stygofaune interagissent avec leurs habitats en contribuant, ce faisant, à divers services écosystémiques (processus et produits fournis par les écosystèmes naturels et leurs habitants contribuant au bien-être humain) (Griebler et Avramov, 2015 ; Feichtmayer et al., 2017 ; Becher et al., 2022 ; Herrmann et Taubert, 2022 ; Vaccarelli et al., 2023). Les services écosystémiques de la stygofaune sont multiples, et nous pouvons citer :

- En partie, la purification de l'eau par la biodégradation, l'immobilisation des contaminants et l'élimination des agents pathogènes. La stygofaune est impliquée dans le cycle du carbone via la décomposition de la matière organique particulière.
- L'activité de « broutage » des bactéries par la faune stimule les bactéries qui sont à l'origine de l'autoépuration des eaux souterraines.
- L'assimilation des métaux y compris certains métaux lourds (fer, manganèse, cuivre, zinc...).
- Le recyclage de la matière organique en provenance de la surface (feuilles, bois

morts...), et son intervention dans les cycles de la matière (cycles du carbone notamment).

- La bioturbation générée par les déplacements et l'enfouissement de la stygofaune influence les propriétés hydrauliques des aquifères.

Taxons	Nombre de familles		Nombre de genres		Nombre d'espèces	
	2007	2024	2007	2024	2007	2024
Nemertina	1	1	1	1	1	1
Planaria	2	2	6	6	24	24
Aphanoneura	2	2	2	2	2	2
Oligochaeta	4	4	12	13	21	22
Polychaeta	1	1	1	1	1	1
Hirudinea	1	1	1	1	1	1
Mollusca	2	2	17	17	83	83
Cladocera	1	1	1	1	2	2
Decapoda	1	1	1	1	1	1
Ostracoda	3	3	10	10	23	23
Syncharida	2	2	11	11	21	21
Isopoda	5	5	7	7	49	49
Amphipoda	6	6	10	10	45	45
Cyclopoida	1	1	7	7	35	35
Harpacticoida	4	4	10	10	68	68
Gelyelloida	1	1	1	1	1	1
Calanoida	1	1	1	1	1	1
Thermosbaenacea	0	2	0	2	0	3
Coleoptera	1	1	2	2	2	2
Totaux	41	43	101	103	381	384

Figure 1 : Tableau récapitulatif de la faune stygobie française (arrêté en 2024) (Lebreton et Lefebvre)

LA FRANCE ET L'ÉTUDE DE SA STYGOFAUNE

On recense, à ce jour, sur la planète, plus de 7000 espèces stygobies dont près de 400 en France. L'exploration tardive de cet habitat est à l'origine de connaissances lacunaires et d'une nette sous-estimation du nombre réel d'espèces existantes. De plus, l'observation fréquente de convergences morphologiques liées aux fortes contraintes imposées par cet habitat, laisse penser que le nombre d'espèces définies génétiquement est beaucoup plus important que celui correspondant aux espèces décrites à partir de critères morphologiques. En France, les crustacés représentent plus de 60 % du nombre total d'espèces, les mollusques environ 20 % et les annélides plus de 6 %. On observe seulement deux espèces d'insectes (coléoptères *Siettitia avenionensis* Guignot, 1925 et *Siettitia balsetensis* Abeille de Perrin, 1904)(Fig. 1). La dernière synthèse date de 2007 (Lefébure, 2005 ; Ferreira et al., 2007 ; Dole-Olivier et Malard, 2010) et certaines espèces n'ont pas été prises en compte (nématodes, hydracariens...).

L'acquisition de données sur la faune stygobie a débuté avec plus d'un siècle de retard sur celle de la faune aquatique de surface. On trouve encore actuellement et très régulièrement des espèces nouvelles pour la science, dès lors que sont échantillonnés des sites nouveaux (en 2020, Wagner & Chevaldonné décrivent

Tethysbaena ledoyeri et en 2021, Wagner & Bou décrivent *Limnosbaena occidentalis* et *Tethysbaena exigua*). La faune stygobie a fait l'objet de très peu d'inventaires systématiques d'envergure ou d'échantillonnages intensifs. En 2002, une étude a été réalisée sur quatre vallées du Jura méridional (Suran, Oignin, Albarine, Valouse) par l'équipe du LEHNA (Laboratoire d'Écologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés). De 2013 à 2015, Poitou-Charentes Nature a mené une étude sur l'ex région Poitou-Charentes (Lefebvre et al., 2016). En 2015, le Parc national du Mercantour a fait l'objet d'une importante campagne d'échantillonnage (Dole-Olivier et al., 2015). De 2019 à 2023, la

SEPANSO Aquitaine a initié un programme d'étude intitulé «Inventaire de la faune aquatique souterraine et qualité des milieux en Nouvelle-Aquitaine» sur les ex régions du Limousin et l'Aquitaine, en complément de la précédente étude sur l'ex région Poitou-Charentes (voir <https://www.stygofaune-france.org>).

4. CHANGEMENT CLIMATIQUE

D'ici 2100, nous nous attendons à ce que la proportion de la surface terrestre mondiale en situation de sécheresse extrême soit multipliée par dix par rapport aux niveaux actuels. En raison de l'extension des sécheresses et de la baisse des niveaux d'eau, les zones humides sont très largement menacées. Nous le savons, ces milieux humides constituent une grande partie des eaux douces de la Terre et soutiennent la biodiversité d'eau douce. Les changements climatiques dans l'hydrologie des milieux humides sont identifiés comme un enjeu clé de la conservation des milieux humides à l'échelle mondiale.

Les nombreux enregistrements indiquent déjà des périodes sèches plus fréquentes, ce qui a une influence directe sur la structure des communautés aquatiques et de leur biodiversité.

4.1. Impacts des changements de température sur les organismes des eaux souterraines

La méthode la plus classique et la plus intuitive pour en apprendre davantage sur les organismes souterrains réside dans des études observationnelles quantitatives, soit sur le terrain (*in situ*), dans des conditions de laboratoire (*ex situ*) ou, lorsqu'elles sont disponibles, dans des laboratoires situés dans des grottes (appelées ici quasi *in-situ*). Un dispositif expérimental entièrement basé sur des simulations (*in silico*) pourrait également être adopté. Le choix entre ces configurations n'est pas toujours simple. En général, le choix entre des options alternatives est un compromis entre le réalisme biologique des observations et la facilité ou l'étendue de l'étude (Mammola et al., 2021).

4.1.1. En laboratoire

Les connaissances actuelles sur la sensibilité de la faune souterraine aux impacts du changement climatique sont essentiellement issues d'expérimentations effectuées en laboratoire. Les effets varient selon les espèces testées et les conditions d'essai. Ces tests nous donnent des éléments de réponse et nous indiquent que l'augmentation de la température, apportant un stress thermique, cumulée aux toxicités de divers contaminants déjà présents dans les eaux souterraines (sulfure d'hydrogène, benzène, toluène, éthylbenzène, xylènes, chrome, cuivre, zinc, ammonium, nitrates, pesticides, plastiques et microplastiques...), sur le moyen et le long terme, augmentera la mortalité et surtout que certains organismes, moins adaptés, risquent de disparaître de leur habitat (Mathieu, 1968 ; Issartel et al., 2005 ; Colson-Proch et al., 2010 ; Briemann et al., 2011 ; Mermillod-Blondin et al., 2013 ; Di Lorenzo et al., 2014 ; Di Lorenzo et al., 2015 ; Jones et al., 2021 ; Beasley-Hall et al., 2022 ; Becher et al., 2022 ; Tabilio di Camillo et Masciopinto, 2022 ; Borko et al., 2023 ; Di

Cicco et al., 2023 ; Vaccarelli et al., 2023). Les impacts sont de plusieurs ordres :

- Impact au niveau de la physiologie des organismes.
- Impact au niveau de la biogéochimie des organismes.
- Impact au niveau de la population et des communautés (remplacement par des espèces de la surface entraînant une modification des structures des chaînes trophiques).
- Impact au niveau de l'habitat (environnement de plus en plus stressant).
- Impact sur les processus écosystémiques.

4.1.2. Dans les grottes

Différentes observations, en grotte, laissent entrevoir une perte de biodiversité due au changement climatique. Une des premières observations nous a été communiquée par Henri Coiffait qui, dès 1952, s'inquiétait de la rareté des cavernicoles dans les grottes des Pyrénées en 1950-1951 alors que René Jeannel les trouvait, dans les mêmes grottes, en abondance, en 1937. D'après Henri Coiffait, «la cause de cette raréfaction réside dans la série d'années sèches consécutives que nous avons eues depuis 1946». Ces observations ne concernent que des espèces terrestres (Coiffait, 1952).

Pour les espèces aquatiques, en France et à notre connaissance, la seule mention d'une population souterraine aquatique affectée par le changement climatique concerne le crustacé marin *Hemimysis speluncola* Ledoyer, 1963 qui a disparu des grottes marseillaises noyées dont la température atteint aujourd'hui les 24 °C en été. Un seul site héberge désormais ce crustacé, en raison de sa topographie qui piège les eaux froides (13-15 °C) (Turquin, 2010).

Les eaux douces souterraines, quant à elles, ont été largement délaissées en ce qui concerne l'étude des impacts du changement climatique. Cependant le programme de la SEPANSO Aquitaine «Stygofaune de Nouvelle-Aquitaine» peut nous apporter des réponses ainsi que le programme «Suivi des cavernicoles des entrées de cavités» lancé en 2023 par le Groupe d'Études de Biospéologie (GEB).

4.2. Résistance des espèces aquatiques souterraines à la sécheresse

Dans les cavités, quelques observations de résistance à la sécheresse ont été rapportées dans la littérature. Le genre *Niphargus* peut survivre jusqu'à 11 mois dans de petits terriers restés humides sur l'argile puis reprendre une activité normale lorsque le niveau de l'eau remonte. Les planaires *Phagocata notadena* (de Beauchamp, 1937) et *Amphibioplana onnisi* Stocchino & Sluys, 2021, les amphipodes *Crangonyx shoemakeri* (Hubricht & Mackin, 1940) et *Stygobromus tenuis* (S.I. Smith, 1874) peuvent également survivre à des périodes de sécheresse relativement longues (Ginet, 1960 ; Ginet et Puglisi, 1964 ; Gilbert et al., 2018 ; Stocchino et al., 2021).

4.3. Les avis de spécialistes français

Nous avons interrogé et recueilli l'avis de différents experts taxonomistes qui effectuent des inventaires de terrain depuis plusieurs décennies quant à un potentiel impact du changement climatique sur la stygofaune française :

- Avis d'Alain Bertrand (spécialiste des mollusques gastéropodes) : il a retrouvé quasiment toutes les stations historiques connues dans les Pyrénées ; son taux de recapture reste élevé, autour des 90 %. Sa méthodologie d'échantillonnage est spécifique (filtration + séchage) avec un effort de recherche très ciblé.
- Avis de Florian Malard (spécialiste des crustacés isopodes aquatiques) : avec le laboratoire LEHNA de Lyon, ils ont re-échantillonné des stations historiques connues en Rhône-Alpes notamment, et ils estiment leur taux de recapture à près de 95 %. Leur méthodologie d'échantillonnage est spécifique (pompe Bou-Rouch + grand filet à plancton dans l'interstitiel) avec un effort de recherche ciblé et important.

Aux dires de ces experts, il n'y a pas de signe évident de perte de biodiversité (voir aussi Dole-Olivier et Malard, 2010), mais ils mettent en place des protocoles très ciblés et spécifiques et des efforts de recherche très conséquents

(filtrage de grands volumes d'eau et de sédiments). Ces avis et ressentis d'experts, basés sur des années de terrain et de collectes, semblent montrer à minima que les taxons recherchés n'ont pas disparu des sites historiques de collectes (station-types entre autres), en revanche, ne pouvant être pondérés par l'effort de collecte, ils ne disent rien concernant l'évolution des effectifs des populations.

Seuls des suivis sur un même site, avec un protocole reporté et homogène, peuvent apporter des éléments de réponse. Il faut alors s'inscrire dans le long terme, car les suivis à moyen terme (2-5 ans) ne semblent pas suffisants pour gommer les variations inter-annuelles et dégager des tendances (ex. thèse de Janine Gibert et les suivis de Raymond Rouch sur le système karstique du Baget, en Ariège...).

Seuls des suivis sur plusieurs décennies semblent être informatifs, quitte à les découper en plusieurs sous-périodes de suivi (Prié et al., 2024 ; Bou et Lefebvre, ce volume). Ces deux études font état d'une tendance au déclin des taxons suivis, avec des baisses d'effectifs et/ou des pertes d'occurrences. Malgré tout, les causes du déclin observé dans ces deux sites ne sont pas clairement établies et restent hypothétiques. Il s'agit par ailleurs de deux systèmes karstiques assez similaires, et assez proches géographiquement l'un de l'autre à l'échelle de la France (sud du Massif central).

Il serait nécessaire de réaliser des suivis «normés» et «multi-groupes» sur quelques cavités historiques en France, pour lesquelles il existe déjà des données, et ainsi ne pas repartir de zéro...

5. OPPORTUNITÉS D'ÉTUDES À MENER EN FRANCE

Pour améliorer les connaissances, les actions sur le terrain doivent inclure l'échantillonnage de la biodiversité souterraine, l'enregistrement systématique des paramètres physico-chimiques et microbiologiques.

Les outils :

- Utiliser des cavités instrumentées comme grotte témoin ou grotte sentinelle ou encore grotte laboratoire. La Combe aux Prêtres, en Côte-d'Or, par exemple, où des suivis abiotiques sont effectués depuis une dizaine d'années.
- La Fédération Française Tourisme et Patrimoine Souterrain (FFTS) rassemble 70 % des cavités touristiques. Souvent instrumentées, pourquoi ne pas proposer d'y adjoindre des observatoires de la biodiversité souterraine ?
- La base de données PASCALIS contient des informations sur des récoltes anciennes.
- La base de données Karsteau peut servir pour l'archivage des informations.
- Retourner sur les cavités où nous avons des données abiotiques du début du XXe siècle et des données faunistiques (voir la collection «Biospeologica» ; René Jeannel, 1926 ; le travail de Jean Balazuc pour les grottes d'Ardèche)(Fig.2).
- Retourner sur les «stations types» où nous avons des informations mais qui ne sont plus visitées depuis des décennies.
- Développer une stratégie d'évaluation basée sur les espèces indicatrices de la stygofaune.

CONCLUSION

Le changement climatique impacte et impactera d'une manière significative, directement et indirectement, l'ensemble des écosystèmes et ressources en eau, ainsi que les usages de l'eau associés. La pollution par divers contaminants cumulée avec les hausses de températures génère un stress pour les organismes souterrains et cette situation ira crescendo avec le temps et une exposition chronique. Les espèces aquatiques souterraines sont des espèces clés pour l'écosystème des eaux souterraines et leur extinction menace l'ensemble des services écosystémiques. L'exploration tardive de cet habitat est à l'origine de connaissances lacunaires et d'une nette sous-estimation du nombre réel d'espèces existantes. Il nous reste à compléter nos connaissances à la fois sur les espèces existantes et sur les régions sous-échantillonnées. Avant de répondre aux questions, "combien d'espèces ont disparu et pourquoi elles disparaissent ?", il serait intéressant de savoir combien notre territoire en possède.

TABLEAU DES CONDITIONS D'EXISTENCE DANS LES GROTTES DE DIVERSES RÉGIONS NATURELLES										
N°	NOM DE LA GROTTÉ	Altitude	DATE	Tempér.		Hum.	Courant d'air	Ressour- ces ali- mentaires	Troglobies	OBSER- VATIONS
				Air	Eau					
PYRÉNÉES										
1° PYRÉNÉES-ORIENTALES										
160	Gr. de Pouade	200	3-II-09			moy.	léger	guano	0	
153	Gr. de Corbère	200	9-XI-08			sec	0	lign.	0	
61	Barr. du Pla-de-Perillos	305	12-III-10			forte	0	végét.	+	
170	Gr. de Ste-Madeleine	400	18-IV-09	12°		moy.	0	stercor.	+	
679	Gr. de Montbolo	630	15-X-15	15°						
244	Gr. des Voleurs	650	5-VII-10	14°	10°7	moy.	léger	guano	+	
245	Barr. coll. S.-Luis	680	5-VII-10	7°5		moy.	0	var.	+	descendante
262	Caouno Lloubrego	750	12-VIII-10	9°	8°5	forte	0	végét.	+	
263	Caouno Claro	750	12-VIII-10			faible	0	végét.	0	
264	Gr. Roc Paradet	900	12-VIII-10	7°5	7°	forte	0	lign.	+	descendante
128	Gr. Sainte-Marie	1250	22-V-08	10°	9°5	forte	0	végét.	+	
			1-VII-11	9°5	10°3	tr. forte	0		+	
323	Gr. d'En Britchot	1250	1-VII-11	9°5	8°7	95,5 %	0	rares	+	

Figure 2 : Extrait de JEANNEL (R.), 1926

BIBLIOGRAPHIE

- AVRAMOV (M.), ROCK (T. M.), PFISTER (G.), SCHRAMM (K.-W.), SCHMIDT (S. I.) & GRIEBLER (C.)**, 2013. Catecholamine levels in groundwater and stream amphipods and their response to temperature stress. *General and Comparative Endocrinology* 194 : 110-117. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.09.004>.
- BALAZUC (J.)**, 1956. *Spéléologie du département de l'Ardèche*. *Rassegna Speleologica Italiana e Società Speleologica Italiana*, Memoria II, 158 p., planches I-LXII, avec 1 carte et 112 figures (publiées avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris). Como, Septembre.
- BALAZUC (J.)**, 1986. *Spéléologie du département de l'Ardèche*. 2e édition revue et augmentée d'une bibliographie additive (1956-1986) rédigée par Philippe DROUIN et André-Charles GROS. Les Éditions de la Bouquinerie Ardéchoise, 189 p., 1 carte, 112 fig.
- BEASLEY-HALL (P. G.), BERTOZZI (T.), BRADFORD (T. M.), FOSTER (C. S. P.), JONES (K.), TIERNEY (S. M.), HUMPHREYS (W. F.), AUSTIN (A. D.) & COOPER (S. J. B.)**, 2022. Differential transcriptomic responses to heat stress in surface and subterranean diving beetles. *Scientific Reports* 12(1) : 16194. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20229-0>.
- BECHER (J.), ENGLISH (C.), GRIEBLER (C.) & BAYER (P.)**, 2022. Groundwater fauna downtown – Drivers, impacts and implications for subsurface ecosystems in urban areas. *Journal of Contaminant Hydrology* 248 : 104021. <https://doi.org/10.1016/j.jconhyd.2022.104021>.
- «Biospeologica». À l'échelle nationale, plus de 77 mémoires regroupés sous la rubrique «Énumération des grottes visitées» publiés dans les *Archives de Zoologie expérimentale et générale*.
- BORKO (Š.), PREMATE (E.), ZAGMAJSTER (M.) & FIŠER (C.)**, 2023. Determinants of range sizes pinpoint vulnerability of groundwater species to climate change: a case study on subterranean amphipods from the Dinarides. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 33 (6, June) : 629-636. <https://doi.org/10.1002/aqc.3941>.
- BRIELMANN (H.), LUEDERS (T.), SCHREGLMANN (K.), FERRARO (F.), AVRAMOV (M.), HAMMERL (V.), BLUM (P.), BAYER (P.) & GRIEBLER (C.)**, 2011. Oberflächennahe Geothermie und ihre potenziellen Auswirkungen auf Grundwasserökosysteme [Shallow geothermal energy usage and its potential impacts on groundwater ecosystems]. *Grundwasser* 16 : 77-91. <https://doi.org/10.1007/s00767-011-0166-9>.
- COIFFAIT (H.)**, 1952. Sur la rareté des cavernicoles dans les grottes des Pyrénées en 1950-1951. *Vie et Milieu* 3(1) : 61-64.
- COLSON-PROCH (C.), MORALES (A.), HERVANT (F.), KONECNY (L.), MOULIN (C.) & DOUADY (C. J.)**, 2010. First cellular approach of the effects of global warming on groundwater organisms : a study of the HSP70 gene expression. *Cell Stress and Chaperones* 15(3, May) : 259-270. <https://doi.org/10.1007/s12192-009-0139-4>.
- DI CICCIO (M.), DI LORENZO (T.), FIASCA (B.), GALMARINI (E.), VACCARELLI (I.), CERASOLI (F.), TABILIO DI CAMILLO (A.) & GALASSI (D. M. P.)**, 2023. Some like it hot : Thermal preference of the groundwater amphipod *Niphargus longicaudatus* (Costa, 1851) and climate change implications. *Journal of Thermal Biology* 116(August) : 103654. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103654>.
- DI LORENZO (T.), AVRAMOV (M.), GALASSI (D. M. P.), IEPURE (S.), MAMMOLA (S.), REBOLEIRA (A. S. P. S.) & HERVANT (F.)**, 2023. Chapter 20 – Physiological tolerance and ecotoxicological constraints of groundwater fauna : 457-479. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819119-4.15004-8>. In : MALARD (F.), GRIEBLER (C.) & RÉTAUX (S.), *Groundwater Ecology and Evolution*. Second Edition. Academic Press, ISBN : 9780128191194. Editors: Malard (F.), Griebler (C.) & Rétaux (S.). <https://doi.org/10.1016/C2018-0-04328-5>.
- DI LORENZO (T.), DI MARZIO (W. D.), SAENZ (M. E.), BARATTI (M.), DEDONNO (A. A.), IANNUCCI (A.), GALASSI (D. M. P.)**, 2014. Sensitivity of hypogean and epigean freshwater copepods to agricultural pollutants. *Environmental Science and Pollution Research* 21 (6) : 4643-4655. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-2390-6>.
- DI LORENZO (T.), DI MARZIO (W. D.), CIFONI (M.), FIASCA (B.), BARATTI (M.), SAENZ (M. E.) & GALASSI (D. M. P.)**, 2015. Temperature effect on the sensitivity of the copepod *Eucyclops serrulatus* (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida) to agricultural pollutants in the hyporheic zone. *Current Zoology* 61 (4, August) : 629-640. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.4.629>.
- DI LORENZO (T.) & GALASSI (D. M. P.)**, 2017. Effect of temperature rising on the stygobitic crustacean species *Diacyclops belgicus* : Does global warming affect groundwater populations ? *Water* 9(12) : 951. <https://doi.org/10.3390/w9120951>.

DI LORENZO (T.), GALASSI (D. M. P.), TABILIO DI CAMILLO (A.), POP (M. M.), IEPURE (S.) & PICCINI (L.), 2023. Life-History Traits and Acclimation Ability of a Copepod Species from the Dripping Waters of the Corchia Cave (Apuan Alps, Tuscany, Italy). *Water* 15(7) : 1356. <https://doi.org/10.3390/w15071356>.

DI LORENZO (T.) & REBOLEIRA (A. S. P. S.), 2022. Thermal acclimation and metabolic scaling of a groundwater asellid in the climate change scenario. *Scientific Reports* 12 : 17938. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20891-4>.

DOLE-OLIVIER (M.-J.), GALASSI (D. M. P.), FIER (F.), MALARD (F.), MARTIN (P.), MARTIN (D.) & MARMONIER (P.), 2015. Biodiversity in mountain groundwater : the Mercantour National Park (France) as a European hotspot : 529-550. <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n4a1>. In : DAUGERON (C.), DEHARVENG (L.), ISAIA (M.), VILLEMANT (C.) & JUDSON (M.), Mercantour/Alpi Marittime All Taxa Biodiversity Inventory. *Zoosystema* 37 (4). Daugeron (C.), Deharveng (L.), Isaia (M.), Villemant (C.) & Judson (M.), Edidors.

DOLE-OLIVIER (M.-J.) & MALARD (F.), 2010. Faune stygobie : émergence d'un monde inconnu. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, hors-série numéro 2 (Évaluation de la biodiversité rhônalpine 1960-2010) : 145-152. <https://doi.org/10.3406/linly.2010.13764>.

FERREIRA (D.), MALARD (F.), DOLE-OLIVIER (M.-J.) & GIBERT (J.), 2007. Obligate groundwater fauna of France : diversity patterns and conservation implications. *Biodiversity and Conservation* 16 : 567-596. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-0305-7>.

FEICHTMAYER (J.), DENG (L.) & GRIEBLER (C.), 2017. Antagonistic Microbial Interactions : Contributions and Potential Applications for Controlling Pathogens in the Aquatic Systems. *Frontiers in Microbiology* 8 : 2192. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02192>.

GIBERT (J.), 1986. Écologie d'un système karstique jurassien, hydrogéologie, dérive animale, transits de matières, dynamique de la population de *Niphargus* (Crustacé, Amphipode). Thèse de Doctorat d'État, Université Lyon I. *Mémoires de Biospéologie* 13 : 379 p., 63 tab., 130 fig., 27 annexes, 398 réf.

GIBERT (J.), DANIELOPOL (D. L.) & STANFORD (J. A.), 1994. *Groundwater Ecology*. Academic Press, San Diego, U. S. A. Gibert (J.), Danielopol (D. L.) & Stanford (J. A.), Editors. 571 p.

GILBERT (H.), KEANY (J.) & CULVER (D. C.), 2018. Response of Shallow Subterranean Freshwater Amphipods to Habitat Drying. *Subterranean Biology* 28 : 15-28. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.28.30700>.

GINET (R.), 1960. Écologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Annales de Spéléologie* 15 : 127-237.

GINET (R.) & PUGLISI (R.), 1964. Écologie de *Fonticola notadena* de Beauchamp (Turbellarié, Triclade) dans la grotte de La Balme (Isère, France) ; survie en période de sécheresse. *International Journal of Speleology* 1(1) : 203-216. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.1.1.16>.

GRIEBLER (C.) & AVRAMOV (M.), 2015. Groundwater ecosystem services : a review. *Freshwater Science* 34(1, March) : 355-367. <https://doi.org/10.1086/679903>.

HERRMANN (M.) & TAUBERT (M.), 2022. Biogeochemical Cycling of Carbon and Nitrogen in Groundwater – Key Processes and Microbial Drivers : 412-427. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819166-8.00087-6>. In : MEHNER (T.) & TOCKNER (K.), *Encyclopedia of Inland Waters*. Second Edition. Volume 3. Elsevier Inc. ISBN : 978-0-12-822041-2. Mehner (T.) & Tockner (K.), Editors.

HOLSINGER (J. R.), 2000. Ecological derivation, colonization, and speciation : 399-415. In : WILKENS (H.), **CULVER (D. C.) & HUMPHREYS (W. F.),** *Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems*. Amsterdam, Oxford, United Kingdom, Elsevier Sciences B. V. ISBN : 0-444-82299-2, Wilkens (H.), Culver (D. C.) & Humphreys (W. F.), Editors, xiv + 791 p.

HUMPHREYS (W. F.), 2009. Hydrogeology and groundwater ecology : does each inform the other ? *Hydrogeology Journal* 17 (1) : 5-21. <https://doi.org/10.1007/s10040-008-0349-3>.

ISSARTEL (J.), HERVANT (F.), VOITURON (Y.), RENAULT (D.) & VERNON (P.), 2005. Behavioural, ventilatory and respiratory responses of epigean and hypogean crustaceans to different temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology* 141 (1, May) : 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.02.013>.

JEANNEL (R.), 1926. *Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain*. Encyclopédie entomologique, A7. Paris, Éditions P. Lechevallier, 334 p., 74 fig.

JONES (K. K.), HUMPHREYS (W. F.), SACCÒ (M.), BERTOZZI (T.), AUSTIN (A. D.) & COOPER (S. J. B.), 2021. The critical thermal maximum of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) : a comparison of subterranean and surface-dwelling species. *Current Research in Insect Science* 1 : 100019. <https://doi.org/10.1016/j.cris.2021.100019>.

- LEFÉBURE (T.)**, 2005. Origine, évolution et mesure de la biodiversité des eaux souterraines : analyse moléculaire du genre *Niphargus*. Thèse de Doctorat, Université Lyon 1 : 441 p.
- LEFEBVRE (F.), FILLON (B.) & GAILLEDRA (M.)**, 2016. Étude et protection des gallaselles et de leurs habitats aquatiques souterrains en Poitou-Charentes. Rapport Poitou-Charentes Nature, Fontaine-le-Comte, 72 p. + annexes. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01350900/document>.
- MALARD (F.), GRIEBLER (C.) & RÉTAUX (S.)**, 2023. *Groundwater Ecology and Evolution*. Second Edition. Academic Press, ISBN : 9780128191194. Editors : Malard (F.), Griebler (C.) & Rétaux (S.). <https://doi.org/10.1016/C2018-0-04328-5>.
- MALARD (F.) & HERVANT (F.)**, 1999. Oxygen supply and the adaptations of animals in groundwater. *Freshwater Biology* 41 (1, February) : 1-30. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00379.x>.
- MAMMOLA (S.), ALTERMATT (F.), ALTHER (R.), AMORIM (I. R.), BĂNCILĂ (R. I.), BORGES (P. A. V.), BRAD (T.), BRANKOVITS (D.), CARDOSO (P.), CERASOLI (F.), CHAUVEAU (C. A.), DELIĆ (T.), DI LORENZO (T.), FAILLE (A.), FIŠER (C.), FLOT (J.-F.), GABRIEL (R.), GALASSI (D. M. P.), GARZOLI (L.), GRIEBLER (C.), KONECNY-DUPRÉ (L.), MARTÍNEZ (A.), MORI (N.), NANNI (V.), OGORELEC (Ž.), PALLARÉS (S.), SALUSSOLIA (A.), SACCÒ (M.), STOCH (F.), VACCARELLI (I.), ZAGMAJSTER (M.), ZITTRA (C.), MEIERHOFER (M. B.), SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ (D.) & MALARD (F.)**, 2024. Perspectives and pitfalls in preserving subterranean biodiversity through protected areas. *npj biodiversity* 3 : 2. <https://doi.org/10.1038/s44185-023-00035-1>.
- MAMMOLA (S.), LUNGI (E.), BILANDŽIJA (H.), CARDOSO (P.), GRIMM (V.), SCHMIDT (S. I.), HESSELBERG (T.) & MARTÍNEZ (A.)**, 2021. Collecting eco-evolutionary data in the dark : Impediments to subterranean research and how to overcome them. *Ecology and Evolution* 11 (11, June) : 5911-5926. <https://doi.org/10.32942/osf.io/u5z3e>.
- MAMMOLA (S.), PIANO (E.), CARDOSO (P.), VERNON (P.), DOMÍNGUEZ-VILLAR (D.), CULVER (D. C.), PIPAN (T.) & ISAIA (M.)**, 2019. Climate change going deep : The effects of global climatic alterations on cave ecosystems. *The Anthropocene Review* 6(1/2) : 98-116. <https://doi.org/10.1177/2053019619851594>.
- MANENTI (R.), BARZAGHI (B.), TOFFOLA (R. D.) & LAPADULA (S.)**, 2022. Resistance of groundwater invertebrates to droughts: Two new cases in planarians and isopods. *Ecosphere* 13 : e4214. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4214>.
- MATHIEU (J.)**, 1968. Températures létales et acclimatation thermique chez *Niphargus longicaudatus* (Amphipode, Gammaride). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 93 : 595-603.
- MERMILLOD-BLONDIN (F.), LEFOUR (C.), LALOUETTE (L.), RENAULT (D.), MALARD (F.), SIMON (L.) & DOUADY (C. J.)**, 2013. Thermal tolerance breadths among groundwater crustaceans living in a thermally constant environment. *Journal of Experimental Biology* 216(9, May) : 1683-1694. <https://doi.org/10.1242/jeb.081232>.
- PRIÉ (V.), ALONSO (C.), BOU (C.), GALASSI (D. M. P.), MARMONIER (P.) & DOLE-OLIVIER (M.-J.)**, 2024. The Cent Fonts Aquifer : An Overlooked Subterranean Biodiversity Hotspot in a Stygobiont-Rich Region. *Diversity* 16(1) : 50. <https://doi.org/10.3390/d16010050>.
- STOCCHINO (G. A.), DOLS-SERRATE (D.), SLUYS (R.), RIUTORT (M.), ONNIS (C.) & MANCONI (R.)**, 2021. Amphibioplanidae : A New Branch and Family on the Phylogenetic Tree of the Triclad Flatworms (Platyhelminthes : Tricladida), Represented by a Species from Sardinian Caves with a Remarkable Lifestyle. *Zoological Journal of the Linnean Society* 193(4, December) : 1364-1391. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa183>.
- TABILIO DI CAMILLO (A.) & MASCIOPINTO (C.)**, 2022. Modeling Stygofauna Resilience to the Impact of the Climate Change in the Karstic Groundwaters of South Italy. *Water* 14(17) : 2715. <https://doi.org/10.3390/w14172715>.
- TURQUIN (M.-J.)**, 2010. Le paradoxe de la biodiversité du milieu souterrain. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, hors-série numéro 2* (Évaluation de la biodiversité rhônalpine 1960-2010) : 77-85. <https://doi.org/10.3406/linly.2010.13751>.
- VACCARELLI (I.), COLADO (R.), PALLARÉS (S.), GALASSI (D. M. P.), SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ (D.), DI CICCIO (M.), MEIERHOFER (M. B.), PIANO (E.), DI LORENZO (T.) & MAMMOLA (S.)**, 2023. A global meta-analysis reveals multilevel and context-dependent effects of climate change on subterranean ecosystems. *One Earth* 6(11, 17 November) : 1510-1522. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2023.09.001>.
- VOITURON (Y.), FRAIPONT (M. de), ISSARTEL (J.), GUILLAUME (O.) & CLOBERT (J.)**, 2011. Extreme lifespan of the human fish (*Proteus anguinus*) : a challenge for ageing mechanisms. *Biology Letters* 7(1) : 105-107. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0539>.

WAGNER (H. P.) & **BOU** (C.), 2021. Two new species of Thermosbaenacea (Peracarida, Halosbaenidae and Monodellidae) from southern France. *Crustaceana* 94(8) : 993-1019. <https://doi.org/10.1163/15685403-bja10145>.

WAGNER (H. P.) & **CHEVALDONNÉ** (P.), 2020. *Tethysbaena ledoyeri* n. sp., a new Thermosbaenacean species (Thermosbaenacea) from the Port-Miou karstic aquifer in Southern France. *Crustaceana* 93(7) : 819-841. <https://doi.org/10.1163/15685403-bja10068>.

POUR ALLER PLUS LOIN...

Fédération Française de Spéléologie (FFS)
<http://www.ffspeleo.fr/>.

Le Centre national de documentation spéléologique (CNDS)
28, rue Delandine – 69002 LYON
04 72 56 09 63

cnds@ffspeleo.fr / <https://catalogue.cnds.ffspeleo.fr/>.

Groupe d'Étude de Biospéologie (GEB)

<https://geb.ffspeleo.fr/>.

Liste de discussion BioSpel : pour s'y inscrire, il suffit de renseigner son adresse ici :
<https://framalists.org/sympa/subscribe/biospel>.

En savoir plus sur la stygofaune :
<https://www.stygofaune-france.org/>.