

Les papillons dans le monde souterrain

Michel DETHIER et Jean DEPASSE

RÉSUMÉ

Cet article rassemble et résume les données de la bibliographie concernant les papillons rencontrés dans les grottes de Belgique, particulièrement les deux espèces les plus fréquentes.

ABSTRACT

This paper is a bibliographical review concerning the butterflies found in Belgian caves, especially the two commonest species.

1. INTRODUCTION

S'il est un groupe d'animaux que l'on ne s'attend pas à rencontrer dans le domaine souterrain, ce sont bien les papillons, en particulier les Rhopalocères (papillons diurnes). En effet, ces insectes évoquent bien davantage des prés fleuris et ensoleillés que les profondeurs sombres et humides de la terre.

Pourtant, plusieurs espèces fréquentent, à des degrés divers, les cavités souterraines de notre région. S'il n'y a pas, chez nous, d'espèce strictement inféodée aux grottes, il y a au moins une espèce troglophile, qui effectue tout son cycle dans les entrées de grottes et quelques espèces troglaxènes, qui ne passent dans les grottes qu'une partie de leur existence (en général, la mauvaise saison). D'autres espèces encore sont observées sporadiquement dans le milieu souterrain.

Ces comportements soulèvent diverses questions : que viennent faire exactement ces papillons dans les grottes ? Quels sont les facteurs déclenchant l'entrée et la sortie ? Peut-on déceler, chez certaines espèces, des « préadaptations » à ce mode de vie ? L'observation relativement récente de papillons dans les parties profondes des grottes a-t-elle une signification ? Cet article tente de faire le point sur ces problèmes.

1998; Hubart & Dethier, 1999; Dethier & Hubart, 2001) : les troglaxènes, qui ne passent qu'une partie de leur vie dans le milieu souterrain et ne présentent aucune adaptation à celui-ci, les troglaphiles, qui passent toute leur vie dans ce milieu (ou dans des milieux comparables), s'y reproduisent et présentent des adaptations physiologiques et/ou comportementales et enfin les troglabies, qui sont étroitement inféodés au milieu souterrain et présentent de profondes modifications morphologiques (dépigmentation, anophtalmie, ...). Chez nous, il existe deux papillons troglaxènes bien connus, *Scoliopteryx libatrix* et *Triphosa dubitata*, qui hibernent dans les grottes et un troglaphile, *Nudaria mundana*, capable d'effectuer tout son cycle (œufs, chenilles, chrysalides et adultes) dans le monde souterrain.

Aux Îles Hawaii, Howarth (1987) signale la présence, dans des tubes de lave, d'espèces du genre *Schrankia* (Noctuidæ), dont les chenilles vivent sur les racines s'insinuant profondément dans ces cavités particulières. Il signale que ces espèces, qu'il considère comme troglabies, ont néanmoins d'assez proches parents épigés, vivant dans les forêts tropicales humides. Toujours selon cet auteur, d'autres espèces du même genre seraient troglaphiles et la colonisation de cet habitat, relativement jeune, serait très rapide.

2. LES PAPILLONS DES GROTTES DE BELGIQUE

2.1. Bref rappel

En fonction de leur degré de dépendance au milieu souterrain, les animaux cavernicoles (s.l.) sont classés en trois catégories (Dethier,

2.2. Catalogue commenté

De nombreux auteurs ont signalé la présence de papillons dans les grottes et autres cavités souterraines de Belgique : Delhez *et al.*, 1999; Depasse, 1998; Dethier, 1998, 2001; Dethier & Hubart, 2000, 2003; Hennuy, 1978;

Tableau 1
Lépidoptères observés dans les grottes et cavités souterraines de Belgique

Familles	Genres et espèces	Remarques
Tineidæ	<i>Monopis rusticella</i> Hübner, 1796 <i>Adela viridula</i> (L., 1758)	guanophage ?
Pyralidæ	<i>Aglossa pinguinalis</i> (L., 1758)	teigne de la graisse, maisons
Oecophoridæ	<i>Hoffmannophila pseudospretella</i> Stainton, 1849 <i>Agonopterix heracliana</i> L., 1758 <i>Agonopterix arenella</i> Denis & Schiffmüller, 1775 <i>Agonopterix ocellana</i> (F., 1775)	? (= <i>Depressaria applana</i> F.) (= <i>D. arenella</i> Schiffmüller) (= <i>D. ocellana</i> F.)
Gelechiidæ	<i>Bryotropha basaltinella</i> Zeller, 1839	
Acrolepiidæ	<i>Digitivalva granitella</i> (Treitschke, 1833)	(= <i>Acrolepia granitella</i>)
Alucitidæ	<i>Alucita hexadactyla</i> (L., 1758)	(= <i>Orneodes hexadactyla</i>)
Nymphalidæ	<i>Inachis io</i> L., 1758 <i>Aglais urticae</i> L., 1758 <i>Lasiommata megera</i> L., 1758	hibernant hibernant en Belgique ?
Pieridæ	<i>Gonepteryx rhamni</i> L., 1758	hibernant
Lycaenidæ	<i>Lycaena phloea</i> L., 1761 <i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg, 1775	? ?
Geometridæ	<i>Triphosa dubitata</i> (L., 1758) <i>Melanthia procellata</i> (Denis & Schiffmüller, 1775)	trogloxène régulier hibernant ?
Noctuidæ	<i>Scoliopteryx libatrix</i> L., 1758 <i>Mormo maura</i> L., 1758	trogloxène régulier hibernant ?
Lithosiidæ	<i>Nudaria mundana</i> (L., 1758)	troglophile ?

Leclercq, 1962; Leruth, 1939; Sarlet, 1954, 1978, 1982. D'autres se sont efforcés d'étudier la biologie et le comportement de ces insectes : Hubart, 1966; Lebrun & Tercafs, 1972; Tercafs, 1960, 2000; Tercafs & Thinès, 1972, 1973. Turquin (1994) a également ébauché une première synthèse.

Sur la base de ces données et de nos observations personnelles, nous avons dressé le tableau 1, qui rassemble les espèces observées au moins une fois dans nos grottes ou cavités souterraines. Les plus connues et les plus fréquentes sont sans conteste *Triphosa dubitata*

(fig. 1), dont les chenilles vivent sur le nerprun et divers arbres fruitiers et dont les adultes volent de juillet à août, puis entrent dans les grottes et *Scoliopteryx libatrix* (fig. 2), dont les chenilles vivent sur les saules et les peupliers et dont les adultes pénètrent dans les grottes en automne.

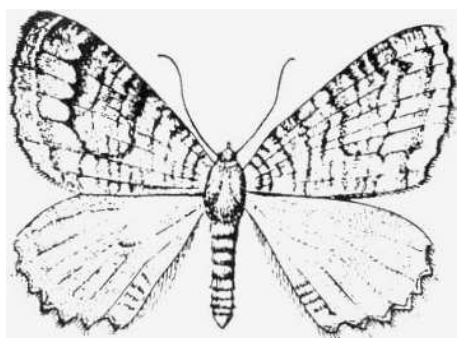


FIG. 1. – *Triphosa dubitata* (L.) [tiré de Turquin, 1994]

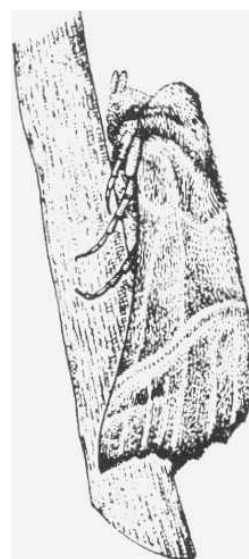


FIG. 2. – *Scoliopteryx libatrix* (L.) [tiré de Turquin, 1994]

La plupart des autres espèces ne sont probablement que des hivernants, voire des accidentels. Il faut cependant dire quelques mots de *Nudaria mundana*, car c'est sans doute le papillon le plus troglophile de notre faune. Ce représentant de la famille des Lithosiidæ (Noctuoidea, certains auteurs en font une sous-famille des Arctiidæ) présent en Europe et en Asie Mineure, est un petit papillon presque incolore, aux ailes molles et fragiles et au vol lourd et hésitant, qui ne se déplace dans les airs que très peu et seulement le soir (en juillet-août), sans jamais s'éloigner des entrées des grottes où Sarlet (1954, 1978, 1982) l'a observé dans tous ses états : œufs (jaunâtres, en petits amas retenus par quelques fils de soie), chenilles (se déplaçant lentement à la recherche de mousses mais se nourrissant peu et passant l'hiver en léthargie), cocons (lâches) et adultes. Cet auteur a observé cette espèce dans le chanoir de Sècheval (Remouchamps), ainsi que dans des grottes de Pepinster et de Jusleville. Il en a tenté l'élevage mais l'espèce, en particulier les chenilles, s'est révélée très délicate. Dans la nature, *N. mundana* se tient sur la roche parfois ruisselante, à proximité des mousses. Sarlet (1978) qualifie cette espèce de « troglaxène phylétique », tandis que *S. libatrix* et *T. dubitata* sont, pour lui, des troglaxènes réguliers. Compte tenu de ce que l'on sait pour l'instant de la biologie de ce papillon, nous pensons pouvoir le ranger parmi les troglaphiles. Signalons encore que cet auteur, dans son travail de 1982, cite 73 espèces de papillons signalées dans les grottes du monde.

3. PROBLÈMES SOULEVÉS PAR LES PAPILLONS CAVERNICOLES

S. libatrix et *T. dubitata* ont fait l'objet, tant en Belgique qu'à l'étranger, de nombreuses recherches : plusieurs auteurs ont cherché à déterminer ce que ces papillons venaient faire exactement dans les grottes, ce qui les y attirait, comment ils s'y comportaient, ... Nous avons passé en revue les travaux belges, ainsi que les principaux travaux français et suisses.

3.1. Entrée et sortie de la cavité

Jeannel (1926, 1943) et Leruth (1939) considèrent que ces deux espèces sont de simples

hivernants, lucifuges, et surtout très sensibles aux variations hygrométriques. Ces auteurs pensent d'ailleurs que l'humidité est le facteur déterminant l'entrée dans la grotte. Tercafs (1960) et Hubart (1965) nuancent cette hypothèse et font remarquer, entre autres choses, que si ces espèces étaient vraiment lucifuges et recherchaient le calme et la constance hygrométrique, elles ne se tiendraient pas aux entrées des grottes. De plus, si elles n'étaient que des hivernants, elles n'entreraient pas dans le milieu souterrain dès le mois d'août, voire même plus tôt, comme l'ont montré Bourne & Cherix (1978) dans des grottes suisses et françaises. Hubart (1965) évoque le lent courant d'air tiède sortant des grottes en automne pour expliquer l'entrée des papillons, et l'inversion de ce courant au printemps pour expliquer leur sortie. Il a aussi montré que *S. libatrix* pénétrait dans une cavité presque aussitôt qu'elle était accessible (Hubart, 1995). Bourne & Cherix (1978) ont également observé que *S. libatrix* est plus abondant dans les grottes d'où sort un courant d'air plus chaud. Tercafs (1960) ne pense pas que ce phénomène suffise à expliquer ce comportement, car s'il existe des mouvements d'air saisonniers, il en est aussi de journaliers. Il ne pense pas non plus qu'il existe une « horloge biologique » chez ces espèces, mais que le phénomène d'entrée et de sortie est sous la dépendance de variations de température non encore mesurées. Plus tard, Tercafs & Thinès (1972, 1973) testeront l'hypothèse d'un stimulus optique pour expliquer la pénétration de ces deux espèces dans le milieu souterrain. Grâce à quelques expériences, tant en laboratoire que sur le terrain, ils ont montré que *T. dubitata*, par exemple, semblait effectivement attiré par une tache sombre se détachant sur un fond clair (entrée de grotte dans une paroi rocheuse ou cartons noirs sur un tissu blanc). Ils considèrent qu'il ne s'agit pas là d'une simple taxie, mais d'un phénomène spécifique découlant de l'évolution : l'intégration de signaux chez un petit nombre d'espèces, avec une utilité biologique. Il faudrait cependant pour cela que *T. dubitata* se déplace de jour (ce qui, à notre connaissance, n'est pas prouvé). De plus, si on lâche un papillon nocturne pendant la journée, n'aura-t-il pas tendance à se diriger automatiquement vers un coin sombre, qu'il soit troglaxène ou non ? Enfin Tercafs (2000)

a mené des observations dans 20 grottes wallonnes, ainsi qu'en laboratoire, pour essayer de savoir quel est le facteur déterminant la sortie de *S. libatrix* au printemps (fin avril – début mai). Il n'a malheureusement pas pu répondre de manière définitive à cette question mais a néanmoins noté que l'heure de la sortie couvrait tout le cycle nyctéméral et qu'une source lumineuse et un léger courant d'air à 16 °C n'entraînaient pas une orientation significative des papillons, ce qui ne nous renseigne guère sur le *preferendum* thermique de l'espèce. Il émet l'hypothèse qu'un gradient sonore pourrait constituer un stimulus de repérage pour *S. libatrix*.

3.2. Comportement dans la cavité

Les nombreuses observations montrent que *S. libatrix* se tient généralement dans les premiers mètres de la grotte, où il est complètement engourdi (il ne se réveille passagèrement que pour regagner le plafond ou les parois si jamais on le place en position horizontale). Dans cet état, il est évidemment à la merci des prédateurs de l'association pariétale, comme par exemple l'araignée *Meta menardi* (Latr.) [Bourne, 1976, 1977] ou le gastéropode *Oxychilus cellarius* (Müller) [Tercafs & Jeuniaux, 1961]. Par contre, *T. dubitata* reste constamment actif et se déplace en marchant sur les parois (parfois en volant?), à la recherche de conditions microclimatiques idéales. Il lui arrive même parfois de voler dans la grotte, si on le dérange. Il s'installe généralement dans des parties un peu plus profondes et plus sèches de la cavité (Hennuy, 1978; Bourne & Cherix, 1978; Depasse, 1998), *S. libatrix* étant, lui, très souvent recouvert de gouttelettes de condensation (Hubart, 1965). Ces deux espèces recherchent en effet des conditions assez différentes : *S. libatrix* se tient dans les entrées, là où la température hivernale est basse (entre 2 et 8 °C) et l'humidité très élevée, tandis que *T. dubitata* recherche une température plus élevée (entre 8 et 11 °C) et une humidité moins forte (Bourne & Cherix, 1978). On le trouve même sur des parois très sèches. Il semble qu'en Haute Savoie, *T. dubitata* s'enfonce plus loin dans les cavités que l'espèce voisine, *T. sabaudiata* (Duponchel), que l'on ne rencontre pas en Belgique (Bourne, 1976). On a aussi observé depuis longtemps un comportement de recouvrement chez les *Triphosa*

(Bourne, 1976, 1977; Bourne & Cherix, 1978), parfois même entre les deux espèces voisines (Bourne, 1976), qui consiste pour plusieurs individus (jusqu'à une dizaine) à se recouvrir partiellement de leurs ailes. On ne connaît pas la signification de ce comportement. Les *Scoliopteryx* sont par contre toujours isolés. Enfin, on a également remarqué que *S. libatrix* se tient essentiellement sur les plafonds et les parois en surplomb, tandis que *T. dubitata* semble préférer les parties basses des parois. D'une manière générale, les individus sont orientés en direction du plafond (Bourne & Cherix, 1978).

3.3. Signification biologique

On l'a vu, l'hypothèse classique de l'hibernation, proposée par Jeannel (1926, 1943) et reprise par Leruth (1939) et Lederer (1960), est aujourd'hui mise en doute (Tercafs, 1960; Hubart, 1965). La présence de quelques individus de *S. libatrix* ou de *T. dubitata* sous des ponts ou dans des caves a conduit trop vite certains à assimiler leur comportement à celui de quelques Rhopalocères, comme par exemple le Paon du jour, dont des adultes passent l'hiver dans des abris. Mais le fait que les deux espèces troglodytes entrent parfois très tôt (dès juillet-août) dans les grottes, alors que les conditions climatiques extérieures ne le justifient pas, et qu'elles y séjournent 8 à 10 mois, a conduit certains auteurs à envisager l'existence d'une véritable diapause hivernale, équivalente à la diapause estivale des Trichoptères du genre *Stenophylax* (Bouvet, 1971). En étudiant l'ovogenèse chez *T. dubitata*, Bouvet *et al.* (1974) ont montré que cette espèce présentait, lors de son séjour souterrain, un processus de dégénérescence folliculaire, en parallèle avec la diminution des corps adipeux. Ce processus s'arrête au printemps, ce qui permet le développement de l'ovocyte. Cette réduction à l'impuissance des organes reproducteurs chez l'adulte place en quelque sorte l'espèce « hors du temps ». Les facteurs déclenchant cette diapause ne sont pas encore connus, mais ils ne semblent pas directement liés aux conditions climatiques, ni à l'accouplement (qui a lieu en juillet). En tout état de cause, il s'agit ici d'une « programmation », d'une véritable diapause, et non d'une simple hibernation.

En 1976, étudiant à la fois des *T. dubitata* «hibernant» dans des grottes de Suisse et les résultats de captures au piège lumineux, Cherix a émis une hypothèse intéressante. Il constate en effet que les captures à la lumière de *T. dubitata* en Valais (région pauvre en grottes) se concentrent sur deux ou trois semaines, ce qui suggère un passage rapide, une migration (en particulier au col de Bretolet, à 1920 m d'altitude) plutôt qu'une faune locale. En outre, la présence de chenilles de cette espèce en mai et juin, mais aussi en septembre et octobre lui suggère l'existence de deux populations : des migrateurs (qui se reproduisent dès l'éclosion, puis migrent ou qui migrent dès l'éclosion et vont se reproduire plus au sud) et des troglodites, dont la maturité sexuelle est plus tardive et qui ont besoin d'opérer une diapause.

4. CONCLUSION

Cette revue bibliographique montre bien que, chez ces espèces banales et apparemment bien connues, il reste beaucoup de questions

en suspens. Certes, des réponses ont été apportées, mais aucune à ce jour ne semble pouvoir rendre compte d'une manière satisfaisante de la complexité des problèmes. Il est aujourd'hui certain que les *Triphosa* et les *Scoliopteryx* ne sont pas de simples troglodites hivernants. Quelques auteurs les ont qualifiés de «sub-troglophiles». Cette subtilité de langage ne nous paraît pas très utile ici et ne fait, à notre avis, que déplacer le problème. Il conviendrait d'effectuer de nouvelles recherches sur le cycle ovarien de ces espèces, voire, si possible, de les pousser jusqu'au niveau hormonal. De nouvelles observations sur la possible existence de populations migratrices et troglodites viendraient sans doute aussi apporter des éléments intéressants. Pour notre part, nous avons observé, ces dernières années, des individus de *T. dubitata*, non plus à relative proximité des entrées, mais dans les parties profondes (jusqu'à plus de 200 m) de certaines grottes : salle du fond du Trou Wéron (Mont s/Meuse, Namur, fig. 3), juste avant le laminoir de la galerie de la cascade Polet (nouveau réseau) dans le Trou d'Haquin (Lustin, Namur) et

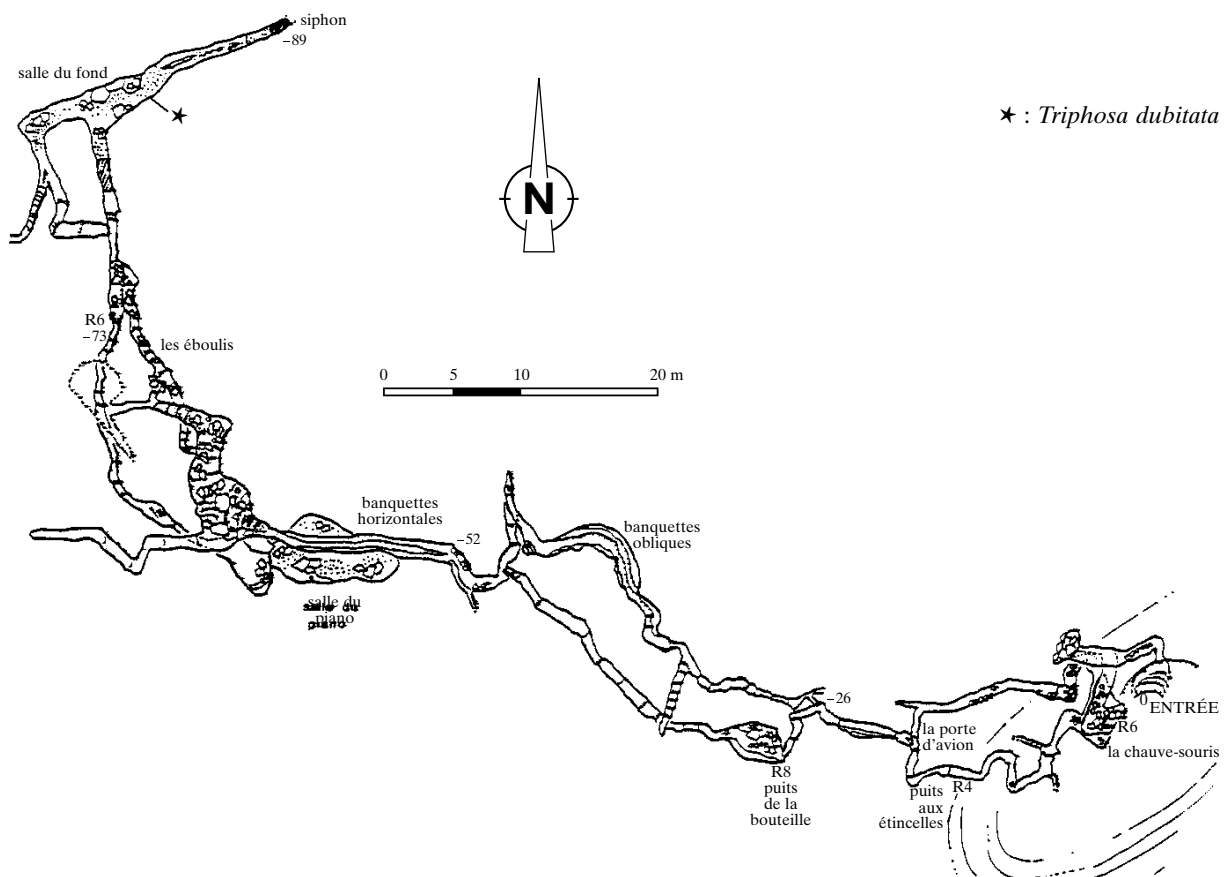


FIG. 3. – Topographie du Trou Wéron (Province de Namur, commune de Mont-Godinne)

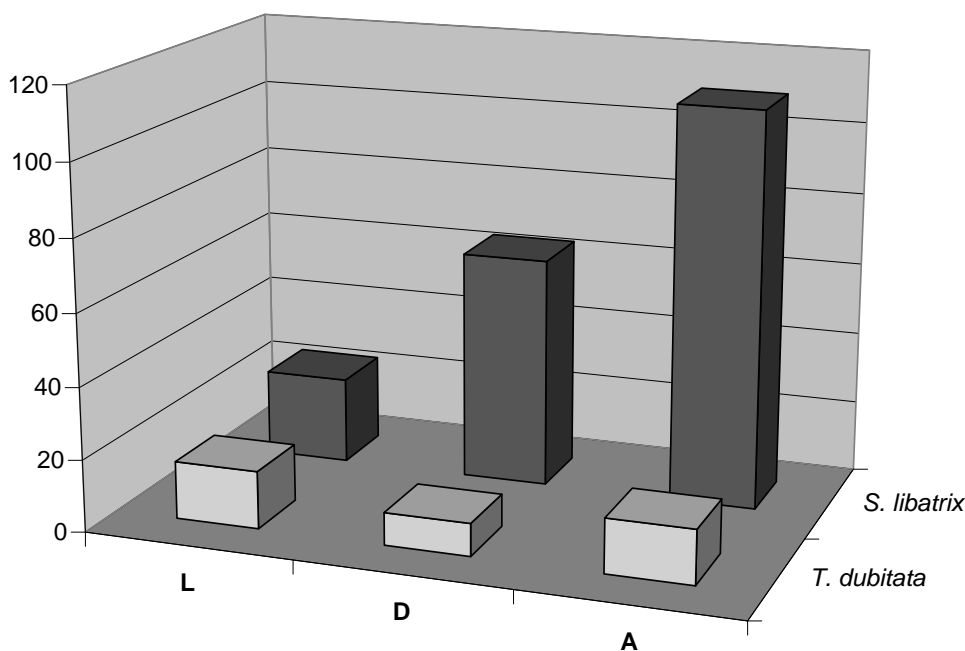


FIG. 4. – Évolution dans le temps des occurrences de *S. libatrix* et *T. dubitata* en Belgique. L = période Leruth (avant 1950); D = période Delhez (fin des années 1950 à 1974); A = période actuelle (début des années 1980 à nos jours).

au bout de la galerie glaiseuse du Pré au Tonneau, à Rochefort (Depasse, 1998), ainsi qu'au fond du Trou Marique (Bouffioulx, Hainaut) en février 2001 et dans Fontaine de Rivière (Hamoir, Liège), peu avant le premier puits (été 2000). S'agit-il d'individus isolés, égarés, ayant pénétré dans la cavité par une entrée proche mais inconnue des spéléologues, ou peut-on voir là un phénomène à mettre en relation avec les actuelles modifications climatiques? Il est encore trop tôt pour le dire mais la question mérite d'être posée. D'autant plus que, d'après notre collègue M. Houyez, du Cercle des Entomologistes Liégeois, il semblerait qu'au fil des ans (des décennies?), les observations de *T. dubitata* diminueraient au profit de celles de *S. libatrix*. Dans la figure 4, nous avons rassemblé toutes les occurrences connues de ces deux espèces en Belgique : l'allure du graphique semble bien donner raison au lépidoptériste...

Remerciements

Nous tenons à remercier M^{me} Danièle Uytterhaegen pour son aide dans la recherche de la documentation, ainsi que MM. J.-M. Hubart, pour sa relecture critique du manuscrit, et M. Houyez, pour ses conseils et le prêt de spécimens de *N. mundana*.

Bibliographie

- BOURNE J. D., 1976. « Notes préliminaires sur la distribution spatiale de *Meta menardi*, *Triphosa dubitata*, *T. sabaudiata*, *Nelima aurantiaca* et *Culex pipens* au sein d'un écosystème cavernicole (Grotte de la Scierie, Haute-Savoie) », *Int. J. Speleol.*, 8 : 253–267.
- BOURNE J. D., 1977. « Mise en évidence de groupements temporaires de la faune pariétale dans un tunnel artificiel en fonction de l'humidité et des mouvements de l'air », *Revue suisse Zool.*, 84 (3) : 527–539.
- BOURNE J. D. & CHERIX D., 1978. « Note sur l'écophase souterraine de *Triphosa dubitata* L. (Lep. Geometridæ) et *Scoliopteryx libatrix* L. (Lep. Noctuidæ) », *Bull. soc. vaud. Sc. nat.*, 74 (2) : 147–156.
- BOUVET Y., 1971. « La diapause des Trichoptères cavernicoles », *Bull. Soc. zool. Fr.*, 96 (4) : 375–384.
- BOUVET Y., TURQUIN M.-J., BORNARD C., DESVIGNES S. & NOTTEGHEM P., 1974. « Quelques aspects de l'écologie et de la biologie de *Triphosa* et *Scoliopteryx*, Lépidoptères cavernicoles », *Ann. Spéléol.*, 29 (2) : 229–236.

- CHERIX D., 1976. «Remarques à propos d'un Lépidoptère troglodème», *Bull. Soc. entom. Suisse*, 49 : 45–50.
- DELHEZ Fr., DETHIER M. & HUBART J.-M., 1999. «Contribution à la connaissance de la faune des grottes de Wallonie», *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques « Les Chercheurs de la Wallonie »*, 39 : 27–54.
- DEPASSE J., 1998. «Lépidoptères découverts dans les grottes», *Mag. Ass. spéléol. Gouytoise*, 23 : 33–35, 47–48 et 53–60.
- 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.
- DETHIER M., 2001. «Entomofaune de l'ancienne position fortifiée de Liège», *Notes fauniques de Gembloux*, 42 : 3–58.
- DETHIER M. & HUBART J.-M., 2000. «La collection Delhez. 2. Corrigenda et addenda», *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques « Les Chercheurs de la Wallonie »*, 40 : 17–35.
- DETHIER M. & HUBART J.-M., 2001. «La faune troglobie de Belgique», *Geol. Survey of Belgium, Prof. Papers*, 295 : 80–82.
- DETHIER M. & HUBART J.-M., 2003. «Nouvelles récoltes et observations concernant la faune souterraine de Wallonie», *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques « Les Chercheurs de la Wallonie »*, 42 : 45–56.
- HENNUY J.J., 1978. «Lépidoptères des grottes», *Lambillionea*, 77 (11–12) : 88–89.
- HOWARTH F.G., 1987. «The evolution of non-relictual tropical troglobites», *Int. J. Speleol.*, 16 : 1–16.
- HUBART J.-M., 1965. «Remarques préliminaires à l'étude du *Scoliopteryx libatrix* et du *Triphosa dubitata*», *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques « Les Chercheurs de la Wallonie »*, 19 : 192–196.
- HUBART J.-M., 1995. «Découverte d'une nouvelle galerie d'exploitation de l'alunière de Raysse à Ramioul – Flémalle (Province de Liège)», *Bulletin de la Société royale belge d'études géologiques et archéologiques « Les Chercheurs de la Wallonie »*, 35 : 41–50.
- HUBART J.-M. & DETHIER M., 1999. «La faune troglobie de Belgique : état actuel des connaissances et perspectives», *Bull. Soc. roy. belge Entom.*, 135 : 164–178.
- JEANNEL R., 1926. *Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain*, Paris, Lechevalier, 334 p.
- JEANNEL R., 1943. *Les fossiles vivants des cavernes*, Paris, Gallimard, 321 p.
- LEBRUN J. & TERCAFS R., 1972. «Contribution à l'écologie souterraine : étude de la convection naturelle dans une cavité cylindrique horizontale soumise à une onde de température longitudinale», *Coll. Publ. Fac. Sci. appl. Univ. Liège*, 34 : 1–49.
- LECLERCQ J., 1962. «La Spéléologie à Cornesse», *Rev. verviétoise Hist. nat.*, 19 (1–2) : 12–18; 19 (3–4) : 22–34.
- LEDERER G., 1960. «Höhlenschmetterlinge. Wie finden troglophile Lepidopteren Höhlen?», *Entom. Zeit.*, 7 : 8.
- LERUTH R., 1939. «La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique», *Mém. Musée roy. Hist. nat. Belgique*, 87, 506 pp.
- SARLET L., 1954. «Quelques notes sur *Nudaria mundana* L.», *Lambillionea*, 54 (11–12) : 91–92.
- SARLET L., 1978. «Lépidoptères des grottes», *Lambillionea*, 78 (3–4) : 17–20.
- SARLET L., 1982. «Des papillons dans les grottes», *Natura Mosana*, 35 (1) : 8–15.
- TERCAFS R., 1960. «Notes préliminaires à propos des deux troglodèmes réguliers des cavernes de Belgique : *Scoliopteryx libatrix* L. et *Triphosa dubitata* L.», *Ann. Féd. Spéléol. Belgique*, 1 : 19–25.
- TERCAFS R., 2000. «A study of the parameters triggering the exit of the troglodeme species *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera Noctuidæ) at the end of the winter ecophase», *Mém. Biospéologie*, 27 : 131–139.

- TERCAFS R. & JEUNIAUX Ch., 1961. « Comparaison entre les individus épigés et cavernicoles de l'espèce *Oxychilus cellarius* Müll. (Mollusque Gastéropode troglophile) au point de vue de la teneur en chitinase du tube digestif et de l'hépatopancréas », *Arch. int. Physiol. Bioch.*, 69 (3) : 364–368.
- TERCAFS R. & THINÈS G., 1972. « Comportement de *Triphosa dubitata* (L.), Lépidoptère troglodène. Intervention d'un stimulus optique lors de la pénétration annuelle de l'espèce en milieu souterrain », *Ann. Spéol.*, 27 (1) : 253–262.
- TERCAFS R. & THINÈS G., 1973. « Étude des déclencheurs visuels intervenant lors de la pénétration souterraine de *Scoliopteryx libatrix* L. et de *Triphosa dubitata* L. (Lépidoptères troglodènes) », *Ann. Spéol.*, 28 (2) : 177–181.
- TURQUIN M.-J., 1994. *Lepidoptera*, in Ch. Juberthie & V. Decu (éd.), *Encyclopaedia Biospeologica*, t. 1, p. 333–339.

Adresses des auteurs :

Michel DETHIER
Laboratoire de Biologie souterraine de Ramioul
Chercheurs de la Wallonie (CW)
et Zoologie générale et appliquée
Faculté universitaire des Sciences agronomiques
BE-5030 Gembloux
E-mail : michel.dethier@adesa.be

Jean DEPASSE
Association archéologique
et spéléologique gouytoise (ASAG)
Rue de Nivelles, 8B
BE-6181 Gouy-lez-Piéton