

MICHEL COÛTEAUX (S.C.U.C.L.)

## LE MILIEU DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION DES GROTTES DE HAN

### INTRODUCTION

Les spéléologues, autant que les botanistes, ont toujours extrêmement négligé l'étude de la végétation cavernicole. Il suffit pour s'en rendre compte d'ouvrir n'importe quel traité récent de vulgarisation scientifique en spéléologie pour s'en assurer: ANCIAUX d'abord, TROMBE ensuite consacrent chacun une page à peine à ce domaine pourtant si vaste...

Dans les grottes et les cavernes il pourra se présenter deux grandes catégories de biotopes végétaux: l'entrée des *cavernes* à lumière progressivement atténuée et l'intérieur des *grottes* où ne pénètre aucune lumière naturelle: pour permettre à quelque plante verte de s'y installer, il faudra donc un apport étranger d'énergie: c'est ainsi qu'une intéressante végétation se développe autour des lampes installées dans les grottes touristiques (Cfr. figure 1). On invoque généralement le fait que l'étude de ces plantes ne peut présenter aucun intérêt; en effet, est-il quelque chose de moins spéléologique qu'une ampoule électrique? Malgré cet élément qui, à première vue, peut sembler strictement étranger au milieu (nous montrerons ensuite qu'il n'en est rien), on assiste à l'établissement d'une florule bien déterminée, au contraire de celle de l'entrée des cavités. La végétation de l'entrée d'une grotte, en effet, est toujours constituée principalement de transgressives de l'association végétale dans laquelle elle s'ouvre avec, en plus, des mousses de roches calcaires ombragées et quelques éléments subhygrophiles. Chaque caverne a ainsi presque sa végétation distincte. Tout au contraire, on retrouve dans presque chaque grotte éclairée artificiellement une association végétale assez constante: au lieu de passer son temps à l'infini à étudier une flore qui pourrait, pour finir, être presque aussi variée que celle de la région des cavernes, on étudie la végétation assez constante des grottes, ses conditions physiques bien précises et peu variables grâce au caractère *fermé* du milieu.

Il nous faut un peu insister ici sur un point: la pratique de l'étude de la végétation conditionnée par au moins un facteur humain est extrêmement courante et justifiée: le phytosociologue se trouve presque toujours dans nos régions fortement peuplées devant des biotopes modifiés par l'homme, volontairement ou accidentellement; ce qui ne diminue en rien l'intérêt de leur étude. Le botaniste spéléologue se trouve devant le même problème (notons qu'il est botaniste toujours avant d'être spéléologue): il a devant lui un groupement végétal quelconque plus ou moins défini par un certain nombre de facteurs écologiques, y compris des facteurs humains. Du point de vue spéléologique, c'est exactement la même chose de voir des chauves-souris introduire du guano dans une grotte ou des hommes y placer des lampes; il suffirait pour s'en convaincre de remarquer que le premier acte permet à une faune riche de se nourrir et le second à une intéressante flore de croître, faune et flore ne sont pas les buts poursuivis par les chauves-souris et les hommes, mais deux accidents: la lampe et le guano sont les facteurs naturels, plantes et bestioles ne sont qu'introduction accidentelle: à ce titre, aucun des deux ne devrait nous intéresser. La colonisation des grottes par les hommes équivaut à un problème spéléologique identique à leur habitation par des cheiroptères.

Dans cette note, nous préciserons d'abord les conditions bien déterminées de milieu offertes à la végétation: l'air est peu agité, presque saturé d'humidité; sa température est peu variable dans l'année, mais change à l'allumage des lampes; le substrat de la végéta-

tion est un limon neutre à alcalin qui devra obligatoirement être imprégné d'humidité. La lumière est définie en durée (facteur touristique), en intensité (éloignement relatif des sources de lumière) et en qualité; pour une durée beaucoup plus courte qu'à l'extérieur, la chlorophylle s'élabore normalement à exagération, profitant de certains facteurs favorables encore très mal précisés. La qualité est notamment bonne, la lumière étant riche en radiations rouges. La végétation supporte une grande latitude dans l'intensité, variation non compensée par une durée différente, puisque c'est la conséquence de l'éloignement d'une même lampe. Les plantes peuvent donc recevoir une excitation très variable. D'autres mesures enfin donnent des résultats dignes d'attention: température interne des mousses ou de l'air directement avoisinant.

La végétation allotrophe, quant à elle, jouit d'apports organiques amenés par les crues de la rivière souterraine (la Lesse) ou par l'homme. La flore est assez pauvre.

Le microclimat exerce une action morphogénétique prononcée qui est à peine effleurée ici, vu sa complexité: les morphogénèses sont en général identiques, mais aboutissent à des formes très nombreuses selon les espèces et même au sein d'une même espèce.

Nous notons dans la grotte une association végétale, au sens phytosociologique du terme, l'*Amblystegietum Juratzkanae* Duv. 1939 au sein de laquelle certaines variations intéressantes sont notées.

Après avoir mis en évidence quelques facteurs saisonniers des grottes de Han, nous comparerons les différences écologiques des espèces troglodytes en grotte et en site propre.

La conclusion de cette étude est que, contrairement à l'avis général, les plantes des cavernes croissent dans des conditions idéales, tellement idéales même qu'il y a certains facteurs favorables qui demeurent inconnus. C'est à ce titre là que cette courte étude préliminaire d'un biotope bien particulier se termine par un grand point d'interrogation.

## § 1 - LE MICROCLIMAT

### A) AGITATION DE L'AIR.

Exceptés certains endroits bien précis (galerie du courant d'air, entre la salle du dôme et celle de *la sentinelle*), il n'y a pas de déplacement d'air sensible dans les grottes. Il y a toutefois un brassage continu de l'air qui ne peut être décelé par les instruments anémométriques ordinaires; ce brassage est attesté par les fluctuations continues de températures d'un endroit donné, sans cause apparente. La raison de cette agitation de l'air est la différence de température extérieure et intérieure, l'existence de plusieurs points de contact de ces températures différentes (*trous de Han, du salpêtre, et du Stopcul*), la présence de salles plus froides à cause du passage de la Lesse et d'autres plus chaudes. Un dernier facteur — important — est le passage de groupes de touristes dans ce milieu relativement fermé: le déplacement d'air qui suit une caravane est très sensible.

Quelle sera la réaction de la végétation à cette agitation de l'air? Comme l'a déjà fait remarquer P. DUVIGNEAUD (1939), seuls les germes légers peuvent pénétrer dans la grotte par voie d'air: spores de mousses, de fougères et de champignons, algues unicellulaires. Les graines — trop lourdes — sont exclues. Une fois établie, la végétation s'accommode de trois types de stations fonctions de l'agitation de l'air: nous définissons par là même, trois *coefficients d'exposition*:

I° — « Poches » dans le rocher, fermées de presque tous les côtés, souvent séparées du milieu extérieur par une lampe: *stations fermées*.

II° — Fissures du rocher, stations protégées d'un ou de plusieurs côtés par une saillie du rocher, une concrétion etc., généralement exposées uniquement aux légères agitations générales de l'air ambiant: *stations protégées*.

III° — Replats de rochers exposés à « tous vents », très sensibles, par exemple, aux courants d'air provoqués par des passages de touristes: *stations exposées*.

Nous verrons, plus loin, que les autres facteurs du microclimat dépendent de ces trois types stationnels.

### B) HUMIDITÉ DE L'AIR.

L'air est partout saturé d'humidité. Le pourcentage d'eau dans l'air a été déterminé en différents endroits avec le psychromètre. Comme le fait remarquer le spéléologue français TROMBE (1952), au voisinage immédiat de la saturation, les différents instruments de mesures indiquent souvent un pourcentage plus élevé que cent. Nous résumons dans le tableau I différentes mesures effectuées. Des observations faites, nous pouvons conclure que pour un air très chargé à saturé d'humidité, on ne constate pas de variations intéressantes en fonction de la distance à la végétation, de l'état allumé ou éteint des lampes, de la distance de ces lampes, de la présence d'une nappe d'eau.

Il nous faut encore signaler ici la fréquence d'eau liquide pulvérisée dans l'atmosphère à la suite de la chute de l'eau d'infiltration.

### C) LE SUBSTRAT DE LA VÉGÉTATION.

a) *limon*: La végétation colonise généralement l'argile de décalcification du calcaire givétien: de couleur brun-clair, ce limon est encore bien fourni en bases. Mesuré à la *salle d'armes*, son pH est de 7,5-7,8. (Les mesures ont été effectuées avec le *Truog Soil Tester*).

b) *rocher*: bien souvent, la végétation s'installe sur la roche apparemment nue. On distinguera ainsi deux types principaux de stations: 1° roche humide, irrégulière rugueuse

ou fissurée, abritant dans ses irrégularités de petites poches de limon ou de poussières telluriques (voir photo 1). - 2° roche nue, sèche, relativement lisse.

Il y a donc trois types de « sols » pour la végétation des grottes. Ce terme est placé entre guillemets, car il est un peu forcé: il n'existe à strictement parler pas de sols dans les grottes, ceux-ci étant, par définition, une altération de la roche-mère sous l'action du climat: jusqu'à preuve du contraire, le microclimat spéléologique a toujours été incapable de modifier la structure du substrat du tapis végétal; il faudra donc préférer le terme de « substrat » à celui de « sol »; les bryophytes et ptéridophytes colonisent encore toujours la roche-mère (rocher, limon et même poussières telluriques).

#### D) L'EAU.

a) *L'eau courante*. L'eau courante — principalement celle des crues d'hiver — contribue à l'introduction des germes de végétation dans les grottes. Au contraire de l'introduction par l'air, des éléments de toutes tailles peuvent pénétrer: spores, graines, rhizomes, bulbilles, parfois même plantes entières. Elle pourrait aussi — théoriquement — enrichir en éléments minéraux le substrat des tapis végétaux qui sont périodiquement inondés.

b) Nous avons déjà parlé de *l'eau de percolation* qui — pulvérisée dans l'atmosphère

TABLEAU I.

STATIONS	Type de station	lampe éteinte	lampe allumée
<i>Salle d'armes</i>			
à 5 cm des mousses	II°	98,5	97
base plaque de végétation	III°	98,5	—
sommet idem	III°	100	—
50 cm du sol	III°	—	97
30 cm de la lampe	III°	—	100
80 cm de la lampe	III°	—	98,5
<i>Capitole</i>	III°	—	76
<i>Styx, lampe 1</i>			
à 3 cm des mousses	II°	95	—
idem	II°	92	—
idem	III°	95	—
air ambiant	III°	93,5	—
<i>Styx 2e lampe</i>			
à 3 cm des mousses	II°	100	—
idem	II°	100	—
idem	I°	93,5	—
air ambiant	III°	93,5	—
<i>Mystérieuses</i>			
air ambiant	III°	—	100
idem	III°	—	100
<i>Retour des mystérieuses</i>			
air ambiant	III°	—	93,5
idem	III°	—	93,5
près des plantes	II°	—	100

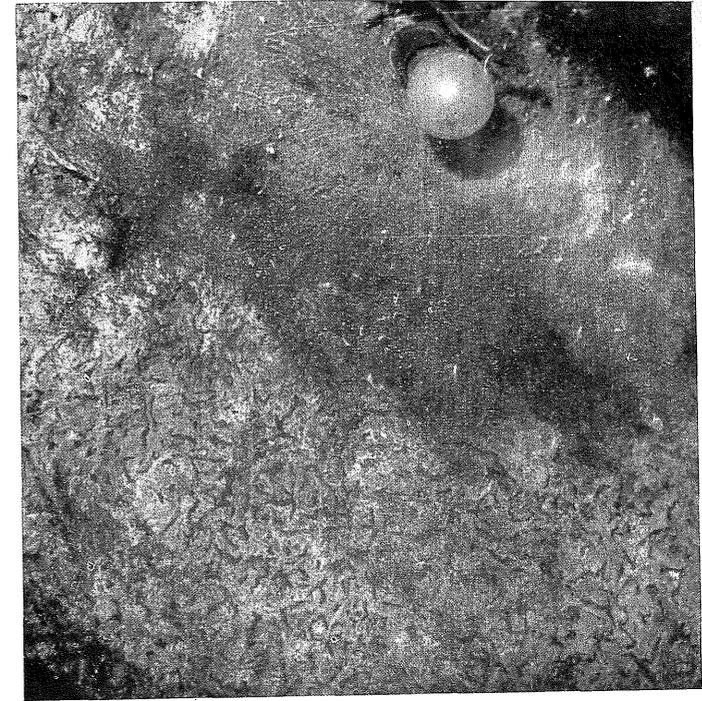


Figure 1: cette photo montre une couronne de végétation autour d'une lampe à l'embarquement; en dessous des mousses on distingue les petits amas de poussière tellurique agglomérés sur le rocher. La végétation est ici constituée presque exclusivement d'*Amblystegium Juratzkanum*. (30-5-55, Cfr. § 1-c). On voit très nettement, à gauche de la lampe surtout, les fructifications braquées vers la source de lumière.

— joue, en partie, le rôle de la pluie en arrosant les végétaux; son action ne va pourtant pas jusqu'à apporter des modifications pédologiques au substrat. C'est cette même eau d'infiltration qui imprègne le sol; son pH est approché de 7,5 (mesuré avec le papier indicateur universel C. B.). Parfois elle recouvre entièrement les mousses qui colonisent certaines parois verticales.

#### E) LA LUMIÈRE.

La végétation chlorophyllienne ne pourrait s'installer dans la grotte en l'absence totale de lumière. A l'entrée des *trous de Han, du salpêtre et du Stopcul*, la végétation s'installe dans la zone éclairée avec, comme limite, une intensité d'environ 45 Lux. A l'intérieur de la grotte, on n'a plus une lumière naturelle continue atténuée, mais une lumière artificielle discontinue, parfois assez intense.

a) *intensité de l'éclairage*: la grotte est éclairée avec des lampes de 40, 75 et 1000 W. L'intensité de l'éclairage diminue en fonction de la distance. Il est toutefois impossible de déterminer une fois pour toutes le nombre de Lux reçu en connaissant uniquement le wattage et la distance; un grand nombre de facteurs entrent, en effet, en ligne de compte: la présence de réflecteur augmente l'intensité: une lampe de 40 W donne à  $\pm 5$  cm 4500 Lux pour 7.600 avec réflecteur. Bien souvent on observe des diminutions notables selon l'usure de la lampe ou la saleté qui la recouvre ou encore la présence d'un globe protecteur; la plupart du temps le projecteur n'est pas dirigé sur la

plaque de végétation, celle-ci ne reçoit qu'une partie de la lumière émise. Les mesures suivantes donnent l'ordre de grandeur de l'intensité de lumière en fonction de la distance de lampes de différents wattage. (Mesures faites au Luxmètre, respectivement à la *salle d'armes*, au *Styx* et au *retour des mystérieuses*).

TABLEAU II.

Cms.	1000 W	75 W.	40 W.
1	—	—	9.000
3	—	—	6.700
5	—	6.100	3.500
10	—	3.700	1.800
15	—	2.400	—
20	78.000	2.000	700
40	42.000	500	—
50	18.000	230	—
70	12.500	—	100
100	2.400	—	—
150	865	—	—
200	670	—	—
300	290	—	—
400	145	—	—
500	110	—	—

La végétation s'installe généralement en couronne autour des lampes: pour 1000 W., elle va de 50 cm à 1,5 m, pour 75 W, de 5 à 55 cm, pour 40 W, de 1 à 15 cm. Ces limites sont très variables, en fonction non seulement de la variation de l'intensité de lumière indépendante de la distance et du wattage, mais encore du jeu combiné de tous les autres facteurs microclimatiques.

Signalons enfin que les bords des sentiers et les berges de la Lesse ne reçoivent que quelques Lux (entre 50 et 100) qui ne sont sans doute d'aucune influence sur la végétation qui s'y trouve. (Basidiomycetes et phanérogames).

b) *Durée de l'éclairage*: Cette notion est très difficile à préciser. L'installation électrique de la grotte de Han est divisée en secteurs multiples allumés par les guides au moment du passage d'un groupe de touristes et éteint immédiatement ensuite. Il en résulte une discontinuité caractéristique. En moyenne, les lampes restent allumées un quart d'heure par visite, celles-ci se reproduisant en saison touristique à la fréquence moyenne d'une par heure pendant le jour. Cela n'équivaut même pas à 2 h. et demie d'éclairage par jour! L'hiver, de novembre à Pâques, la cadence moyenne est de une visite par semaine, à laquelle pourtant il faut ajouter les visites des ouvriers et des électriciens, comptons, en exagérant certainement, 1/2 heure par jour. Il faut aussi noter qu'on ne visite pas en hiver la zone située entre l'entrée de la grotte et les *mystérieuses*. La semaine de Pâques a le même régime qu'en été, mais il y a un ralentissement très net entre Pâques et la Pentecôte: on retourne presque en régime d'hiver. Certaines parties de la grotte sont allumées plus longtemps: la galerie qui va du *trophée* aux *mystérieuses* en passant par le *Styx* reste presque constamment allumée le jour en été (soit plus ou moins 6 heures).

Grâce à l'obligeance de Monsieur P. CORNET de Han, nous avons dressé le tableau suivant qui précise pour chaque secteur des grottes et pour chaque époque touristique

les durées maximales possibles d'éclairage journalier. Les données détaillées seront nécessaires pour mieux comprendre dans la suite la plus ou moins grande richesse de différentes stations.

TABLEAU III.

*Temps maximum possible d'éclairage dans les grottes de Han par 24 heures:*

Principaux secteurs des grottes	Temps maximum d'éclairage par visite	Epoques touristiques				Jours d'affluence exceptionnelle	
		Novembre à décembre	Janvier à Pâques	Pâques à septembre	Octobre	Juillet août	Septembre
Entrée à Vignerou	15'	Partie non visitée pendant l'hiver		2 h	1 h 1/2	4 h	4 h
Vignerou à précipice	10'			1 h 1/4	1 h	3 h	1 h 1/2
Vignerou à trophée	15'			2 h	1 h 1/2	4 h	4 h
Trophée à mystérieuses	30'	45'	30'	4 h	3 h	6 h	6 h
Trophée à armes	5'	8'	5'	40'	30'	2 h	2 h 1/4
Salle d'armes	15'	23'	15'	2 h	1 h 1/2	5 h	4 h
Salle du dôme	15'	23'	15'	2 h	1 h 1/2	5 h	4 h
Draperies	15'	23'	15'	2 h	1 h 1/2	5 h	4 h
Embarquement	15'	23'	15'	2 h	1 h 1/2	6 h	4 h
Nombre journalier moyen de groupes de visiteurs		1,5	1	8	6	28	16

*Durée de la période d'obscurité totale (« Nuit »):*

De l'entrée à la salle d'armes: de 18 h à 9 h soit 15 heures.

De la salle d'armes à la sortie: de 19 h à 8 h 30', soit 13 h 30'.

#### F) LA TEMPÉRATURE DE L'AIR.

a) Nous avons déjà signalé au début, que c'est grâce aux variations locales de températures que nous avons pu déterminer l'agitation de l'air. Cette notion avait permis de distinguer trois types de stations.

b) Les mesures de températures de l'air ont été faites au couple thermo-électrique et au psychromètre, les thermomètres à mercure ordinaires étant trop grossiers et trop lents à réagir.

c) La température de la grotte est très peu dépendante de la saison, ce qui ne veut pas dire que la grotte soit isotherme, la température varie très fort d'un endroit à l'autre: sur un mètre de distance, on note fréquemment un degré de différence.

d) Mesures de température en fonction de la distance à la lampe et au sol.

1. - LAMPE ÉTEINTE. A la *salle d'armes*, l'air ambiant (station III°) oscille entre 7,2 et 8,2 °C. en mars. En avril la moyenne est de 7,5 à 7,8 °C. Du 3 avril au 4 avril, deux thermomètres respectivement à minimum et à maximum indiquent une oscillation entre 8,2 et 10,3 °C (valeurs des lampes allumées étant comprises); les mêmes thermomètres indiquent du 4 au 6 avril une variation entre 8,2 °C et 10,4 °C. Notons qu'à cause de la fête de Pâques, il s'agit d'une période touristique presque normale; les mesures ont été faites à un mètre d'une lampe de 1000 W, à 50 cm d'un tapis de végétation dans une station II°. Au *Styx* on a en III° une température de 9,6 à 10 °C (4 avril) dans l'air, tandis qu'en II° on constate une augmentation de température en approchant des mousses: 13° 9 à 2 cm pour 11,3 à 6 cm en un autre endroit; ailleurs 11,8° C pour 9,8 °C. Ce fait se vérifie près d'une autre lampe du *Styx* où l'air a 13,5 °C à 2 cm pour 12° 5 à 5 cm. Dans une station fermée (I°, *Styx*). Il n'y a pas de gradient de température selon la distance: en différents endroits le 4-4 on note 11° 2.

Nous pouvons résumer et généraliser:

I°: T°C constante dans l'espace; station rare; au *Styx* 11° 2.

II°: La température diminue en même temps qu'on s'éloigne de la végétation; de deux à six centimètres cette différence varie aux environs de 2 à 2,6 °C. Elle devient négligeable passé 6 cms où, dans les endroits froids de la grotte, la température oscille de 8 à 10,5 °C sur 24 heures (y compris donc certains moments où la lampe est allumée) tandis que dans les endroits chauds, on constate des variations diurnes de 9,5 à 12,5 °C.

III°: Un brassage plus prononcé de l'air diminue les variations fonctions de la distance

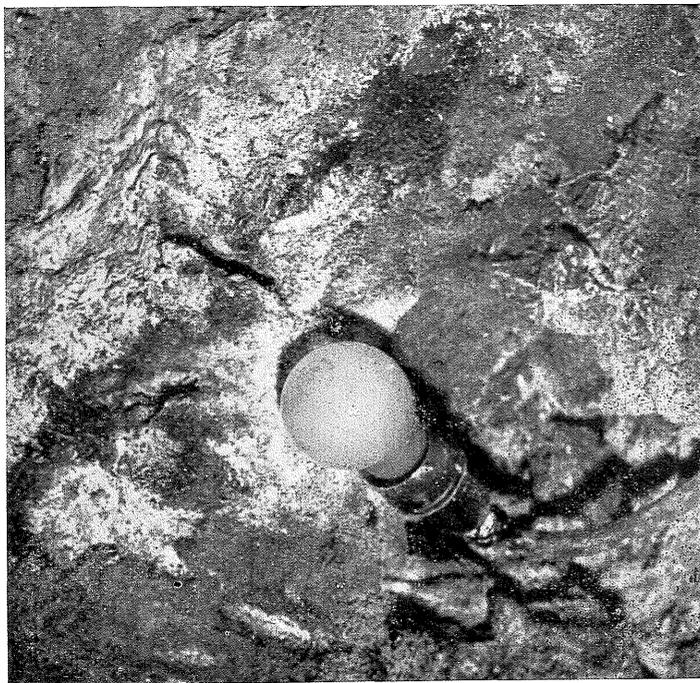


Figure II: couronne irrégulière de végétation avec au centre, tout à fait contre la lampe, une zone trop chaude où aucune plante n'arrive à se développer (Passage du diable, 29-5-55, Cfr. § 1-F).

à la végétation, souvent les annule. Dans les parties froides des grottes, la température oscille de 7 à 8,5 °C, pour 9,5 à 12 °C dans les parties chaudes.

2. - LAMPE ALLUMÉE. L'air se réchauffe légèrement en fonction de son rapprochement de la lampe. Cet échauffement par convection s'opère assez lentement et existe généralement seulement à proximité immédiate de la lampe: il devient déjà quasi nul à 5 cm d'une lampe de 40 W. Au *retour des mystérieuses*, on a à 2 cm 14,1 °C, à 5 cm 12,8 °C, à 10 cm 11,7 °C, ces mesures étant toutes faites à 2 cm du sol. Pour une lampe de 1000 W on observe (*salle d'armes*) 11,2° à 50 cm, 9,2° à 85 cm, 8,6° à 90 cm, 8,5° à 95 cm après quoi la diminution devient insensible; plus près que 50 cm, elle monte rapidement à 16° 4! Ces données sont extrêmement importantes, en pratique: on se rappelle qu'autour d'une lampe de 1000 W le cercle de végétation ne commence qu'à 80 cm environ; à partir de cette distance, l'élévation de température devient sensible; quelques espèces arrivent à se rapprocher jusqu'à 50 cm., supportant plus facilement l'écart brusque qui leur est imposé plusieurs fois par jour (sautes brutales de près de 4 °C) mais aucune espèce ne peut résister à des variations qui dépassent rapidement 10 °C (voir figure II). Nous avons donc défini non seulement l'échauffement de l'air par rapport à sa distance à la lampe, mais encore l'échauffement conséquent à son allumage: il est négligeable ou ne dépasse jamais 0,5° dans la zone vitale qui encercle les sources de lumière.

Il convient enfin de rappeler qu'en certains endroits de la grotte (*Styx* notamment), le passage d'un groupe de touristes détermine un courant d'air froid qui compense ou même dépasse l'échauffement produit par la lampe allumée au même instant. Ainsi par exemple au *Styx*: on a à 2 et à 5 cm du substrat, respectivement 13,5 °C et 12,5 °C, la lampe étant éteinte; elle s'allume, passent des touristes: on obtient 11,1 °C et 9,8 °C aux mêmes endroits.

G) LA TEMPÉRATURE INTERNE DES MOUSSES.

La température des mousses est évidemment plus importante que celle de l'air. En effet les mousses — colorées — se réchauffent par convection et par radiation. Par convection, l'air chaud leur communique sa chaleur: cette action devient brusquement — presque sans transition — de négligeable à mortelle. Mais par radiation, les mousses peuvent s'échauffer sans, pratiquement, tenir compte de la température de l'air ambiant, réagissant directement au rayonnement auquel elles sont soumises.

1. - *Lampe éteinte*: Au *Styx*, 4 lectures donnent dans une station du type II° 9,5 °C, 9,8 °C, 9,9 °C, 9,9 °C. Au *retour des mystérieuses*, nous lisons 11,9 °C et 12,6 °C etc. Les conclusions des lectures faites seront: 1) la température est assez constante dans une station donnée et indépendante des espèces qui y sont représentées; 2) les plantes s'échauffent plus vite qu'elles ne se refroidissent: la chaleur interne d'une mousse sera plus grande l'après-midi dans une obscurité qui suit quelques allumages que dans la matinée; 3) la température interne des mousses variera au matin dans les environs de (8) 9,5 à 10 °C, l'après-midi de 11 à 13 °C.

2. - *Lampe allumée*: donnons immédiatement les résultats de nombreuses mesures effectuées:

1 - La température d'une population végétale est quasi constante pour une distance donnée de la lampe; on n'observe pas de variations spécifiques.

2 - La température augmente au fur et à mesure qu'on approche de la lampe; par exemple, à la *salle d'armes* pour une population ayant environ 8 °C lampe éteinte, on note, une fois la lampe allumée: 14 °C à 50 cm de la lampe de 1000 W, 12,8 °C à 52 cm, 11,6 à 85 cm, 10,6 °C à 90 cm, 10,4 °C à 95 cm. Sur 45 cm nous avons donc une différence de 3,6 °C. Autre exemple: au *Styx*, la population d'une lampe de 75 W passe, à 20 cm de la lampe de 9,4 °C à 9,9 °C dans une station II° tandis que dans une station I° à 15 cm

on passe de 9,7 °C à 12,7 °C. Il faut noter que le premier échauffement de 0,5 °C est sans doute influencé par le refroidissement de 2 à 3 °C de l'atmosphère dû au courant d'air froid amené par les touristes.

3 - L'échauffement des mousses qui devrait être plus élevé que celui de l'air, est généralement identique; la plus grande partie de l'énergie transmise est donc immédiatement utilisée pour l'anabolisme et il ne se manifeste pas d'autre élévation de température que celle communiquée par convection par le milieu ambiant.

#### H) LA TEMPÉRATURE DU SUBSTRAT ET DE L'EAU.

1) *Le substrat*, quand il est de limon, a une température facilement mesurable. En janvier nous notons 8,2 °C - 8,2 °C au thermomètre à mercure dans la *salle d'armes*. Au même endroit il y a en mars 7,4 °C - 7,6 °C. Dans la zone viable, la température du sol n'est pas modifiée par l'allumage de la lampe. Nous n'avons pas mesuré l'échauffement entre la lampe et la limite interne du cercle de végétation: il doit être par endroit assez élevé pour dessécher complètement le limon en certains endroits (*capitole* par exemple).

2) *L'eau d'infiltration* couvre parfois entièrement les mousses d'une parure de fines perles argentées: leur température mesurée au *Styx* est de 8,2 °C et de 8,3 °C.

#### I) RELATION ENTRE LES TEMPÉRATURES DU SOL, DE L'EAU, DE L'AIR ET DES PLANTES.

##### STATIONS I°.

*lampe éteinte*: T°C substrat  $\cong$  T°C mousses  $<$  T°C air à 2 cm = T°C air à 6 cm.  
*lampe allumée*: T°C substrat  $<$  T°C mousses  $\leq$  T°C air selon distance lampe.

##### STATIONS II°.

*lampe éteinte*: T°C substrat  $\leq$  T°C mousses  $<$  T°C air à 2 cm  $>$  T°C air à 6 cm.  
*lampe allumée*: T°C substrat  $<$  T°C mousses  $\leq$  T°C air selon distance lampe.

##### STATION III°.

*lampe éteinte*: T°C substrat  $\cong$  T°C eau  $\cong$  T°C mousses  $<$  T°C air à 2 cm  $>$  T°C air à 6 cm.  
*lampe allumée*: T°C substrat et eau  $<$  T°C mousses  $\leq$  T°C air selon distance lampe.

#### J) LA QUALITÉ DE L'ÉCLAIREMENT.

Toutes les lampes, autour desquelles on observe une ceinture de végétation, sont des ampoules à incandescence « blanches » de marque PHILIPS (1). A côté de cela, il existe dans la *salle du dôme* un éclairage multicolore donné par des projecteurs de 1000 W recouverts de papier ou de verre de couleur. Quoique la monochromaticité de cet éclairage soit plus que douteuse, il aurait été intéressant de voir quelle peut être l'influence de la couleur sur la végétation cavernicole; malheureusement, malgré le wattage élevé de ces projecteurs, les plantes reçoivent une excitation insuffisante à leur développement: on n'allume en effet cette partie de la *salle du dôme* que pendant deux minutes seulement à chaque visite. Ce qui, les jours de plus grosse affluence, ne nous donne même pas une heure par jour!

#### K) APPORTS ORGANIQUES.

La plupart des morceaux de bois d'un certain volume que charrie la Lesse sont retenus au *gouffre de Belvaux*. Cela a été un fait vraiment exceptionnel de trouver au *Styx*

(1) Relativement riches en radiations rouges.

une souche d'arbre... Au contraire les eaux de crues apportent par le *trou du Stopcul* de nombreux débris organiques; d'où, certains secteurs de la grotte sont tapissés de feuilles mortes. L'apport des éléments organiques qui sont indispensables à la vie des végétaux allotrophes est augmenté par l'exploitation touristique de la grotte: des planches et mardiers, de tous bois, sont amenés de l'extérieur: ils servent de ponts, trottoirs, ballustrades, etc., en même temps que de substrat pour tous les végétaux non chlorophylliens. Tous ces bois sont perpétuellement imprégnés d'humidité.

#### § 2 - LA FLORE

La flore de la grotte de Han est relativement très pauvre; le milieu dont nous venons d'esquisser une description exerce une sélection sévère qui restreint avec les zones viables, le nombre d'espèces qui s'y installent.

#### A) BASIDIOMYCETES (détermination P. HEINEMANN).

*Fomes annosus* (Fr.) Cooke: bois humide au *porc-épic*.

*Stereum hirsutum* Fr.: piquets de hêtre et de chêne  $\pm$  secs à la cuisine de la *salle d'armes*.

*Galerina* sp.: piquet de chêne pourri, même endroit.

*Xylaria hypoxylon* L.: piquet de charme à la cuisine de la *salle d'armes*.

*Leptoporus* sp.: idem.

*Merulius papyrinus* QuéL.: idem.

*Agaricaceae* div. sp.: au sol, sur le limon.

Quand on visite la grotte en janvier, on y trouve énormément de champignons: tous les bois humides sont couverts de nombreux et touffus myceliums blancs qui restent indéterminables. De plus, sur le limon argileux du bord des sentiers, ou du moins dans les débris organiques cachés dans ce limon, croissent un grand nombre d'agaricales pas plus faciles à déterminer. Enfin (surtout dans la *galerie de la grande fontaine*) d'énormes rhizomorphes (cfr. *Armillariella*) se développent sur du bois en putréfaction; ce sont de longs filaments noirâtres, ressemblant à des racines, ramifiés en verticilles serrés et s'étendant parfois sur plusieurs mètres; on trouve sous une fausse écorce, non la structure d'une racine, mais un enchevêtrement de longues hyphes blanchâtres sans aucune organisation.

Nous ne parlerons pas des champignons dans la paragraphe consacré à la végétation des grottes: ils ne semblent jamais se grouper en association organisée: *Agaricaceae* la plupart du temps au sol, *Polyporaceae* sur les bois humides, se trouvent dans toutes les parties de la grotte, quoique plus souvent dans la zone exploitée. Les champignons étant des végétaux allotrophes n'ont pas besoin de lumière pour une élaboration chlorophyllienne qu'ils n'effectuent pas; toutefois le manque de luminosité a une grande influence sur leur morphologie et leurs carpophores n'arrivent presque jamais (*Agaricaceae*) à maturité. Il est donc étonnant de constater que ces champignons ne compensent jamais ce manque évident de lumière en venant — à l'instar des mousses et des fougères — s'installer près des lampes. C'est ce qui explique leur peu d'intérêt: la spore germe où elle tombe, mais il n'y a aucune réaction contre le milieu ambiant. Aussi la liste d'espèces que nous citons pourrait, elle, être très fortement augmentée. Elle n'exprime que le résultat d'une seule récolte qui a été estimée suffisante pour l'intérêt qu'on y trouve.

#### B) PHANÉROGAMES.

Ces plantes présentent encore moins d'intérêt que les Basidiomycètes: ce sont tous des éléments strictement étrangers à la vie des grottes dont la présence accidentelle n'est que passagère. Ce sont les eaux de crues de la Lesse qui se chargent d'apporter une très grande quantité de graines de mono- et de dicotylées, des bulbillés et même parfois des plantes entières; aucune de ces plantes ne se maintient en vie. En plus de toutes les germinations très fréquentes, P. DUVIGNEAUD (1935) a signalé *Glyceria* sp.; P. CORNET de

Han a vu *Urtica* sp. Sur un piquet bordant la Lesse à la *salle d'armes*, nous avons pu récolter un pied de *Veronica beccabunga* L. qui s'y était enraciné.

## C) PTÉRIDOPHYTES.

Se retrouvent dans toutes les parties éclairées de la grotte les espèces suivantes:

- Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. commun.
- Asplenium ruta-muraria* L. très commun (voir photos 6 et 7).
- Asplenium scolopendrium* L. assez commun (voir photo 3).
- Asplenium trichomanes* L. rare.

Très souvent on rencontre ces espèces à l'état de prothalles.

## D) BRYOPHYTES.

## I - MOUSSES:

- Amblystegium Juratzkanum* SCHPR. très commun.
- Fissidens taxifolius* HEDW. très commun.
- Fissidens bryoides* HEDW. commun.
- Eurhynchium Swartzii* (TURN.) CURN. très commun.
- Bryum* sp. commun.
- Mniobryum abicans* (WHBG.) LIMPR. commun.
- Trichostomum mutabile* BRUCK. assez commun.
- Mnium punctatum* HEDW. rare.
- Mnium affine* BLAND. rare.
- Eurhynchium Stokesii* (TURN.) BR. et SCHPR. rare.
- Pottia truncatula* LINDB. rare.
- Amblystegium varium* (HEDW.) Lindls. rare.
- Eucladium verticillatum* BR. et SCHPR. rare.



Figure III: *Asplenium scolopendrium* fa cavernarum, au milieu d'une colonie d'hépatiques (*Pellia* sp.) à la sortie de la grotte (30-5-55, Cfr. § 2-C).

Les espèces marquées d'un ° sont celles qui n'avaient pas été signalées par DUVIGNEAUD (1939) qui cite par contre les espèces suivantes que nous n'avons pas rencontrées:

- Rhynchostegium murale* (HEDW.) BR. et SCHPR.
- Plagiothecium depressum* (BRUCH) DIX.
- Crysohypnum Sommerfeltii* (MYR.) ROTH (très rare).
- Thamnium alopecurum* (HEDW.) BR. et SCHPR. (très rare).
- Weisia microstoma* (HEDW.) C. MÜLL.
- Mnium stellare* (HEDW.).
- Mnium subglobosum* BR. et SCHPR.

## 2 - HÉPATIQUES:

- Pellia* sp.
- Lophasia* sp. (sec. DUVIGNEAUD, 1939).
- Metzgera* sp.

## E) LICHENS.

*Lepraria aeruginosa* SCHAER: ce nom collectif couvre tous les lichens indéterminables se caractérisant par une masse inorganisée pulvérulente vert-bleu. Salle du dôme, juin 55.

## F) ALGUES.

Les algues sont assez abondantes. Nous n'avons procédé à aucune récolte ni à aucune détermination.

## § 3 - L'ACTION MORPHOGÉNÉTIQUE DU MICROCLIMAT

## A) SUR LES CHAMPIGNONS.

Le carpophore des *Agaricaceae* se compose d'un pied extrêmement allongé, atteignant parfois 15 cm de long sur deux à trois mm de large. Ce pied est surmonté d'un « chapeau », la plupart du temps petit, atteignant parfois à peine quelques mm de diamètre. Nous avons signalé par ailleurs les rhizomorphes qui ne sont rien d'autre que le produit de la transformation d'un mycelium.

## B) SUR LES DICOTYLÉES.

Les graines, germant, produisent souvent un hypocotyle très allongé que surmonte rarement plus que les deux petits cotylédons. Le développement s'arrête généralement là. Les plantes qui pénètrent dans la grotte, subissent pour commencer un allongement des tiges puis meurent après s'être étioilées.

## C) SUR LES MONOCOTYLÉES.

Les graines produisent généralement deux à trois feuilles de couleur jaune-verdâtre. La plante crève dès que les réserves sont épuisées.

## D) SUR LES FOUGÈRES.

L'action du milieu provoque généralement chez les ptéridophytes, la persistance d'un aspect juvénile: rachis mince et allongé, limbe vert clair légèrement translucide, diminution du nombre des divisions de la fronde ou leur écartement sur le rachis. La ressemblance des différentes espèces est fréquente; les caractères macroscopiques distinctifs des prothalles sont inexistantes; la rue-de-muraille ayant souvent une fronde composée seulement d'une division se confond facilement avec le scolopendre au limbe raccourci jusqu'à



être arrondi; la capillaire a bien souvent des divisions en nombre si réduit qu'on la confond vite avec la rue-de-muraille.

Du point de vue des caractères reproductifs, nous avons vu parfois *Asplenium ruta-muraria* porter des sporanges; toutefois, selon DUVIGNEAUD (1939), en éclairage intense cette espèce sporule normalement...

Signalons enfin qu'il n'y a pas seulement une grande différence entre ces « *fa. cavernarum* » et les types des espèces, mais qu'il existe encore une très grande variabilité au sein de la forme stationnelle qui trouve de ce fait beaucoup de difficulté à être définie malgré la commodité de la notion. Seul l'*Asplenium scolopendrium* L. *fa. cavernarum* (SCHIFF et MORT.) LAWAL. a été décrit; ce qui empêche actuellement certains systématiciens de décrire d'autres espèces, c'est que ces formes stationnelles ne mériteraient pas le vocable « *forma* »...

#### E) SUR LES MOUSSES.

Le caractère commun à la plupart des mousses de cavernes est l'allongement de leur tige parallèlement à une réduction de leur surface foliaire. La production de chlorophylle qui est normale pendant l'arrêt de la saison touristique, devient excessive en été au point que certaines mousses prennent une teinte vert foncé devenant selon l'expression de P. DUVIGNEAUD (1939) qui a mis ce fait le premier en évidence, « noires de chlorophylle ». Cet auteur a montré les différences morphologiques entre des individus normaux et cavernicoles d'*Amblystegium Juratzkanum*.

### § 4 - PHOTOTROPISME

On ne peut que difficilement concevoir que le comportement des plantes soit le même indépendamment de leur place dans la zone viable, il y a entre les limites internes et externes de trop grandes différences de luminosité; pourtant on ne constate notamment pas de différences de couleur des végétaux selon qu'ils sont exposés à 900 ou à 9.000 Lux.

Les plantes cavernicoles ont en effet réussi à rendre négligeable cette différence par un mécanisme assez spectaculaire: elles orientent différemment leurs feuilles selon la distance qui les sépare de la source lumineuse. Les phénomènes de phototropisme étant assez variés, nous les passerons en revue espèce par espèce; il y en a qui affectent la croissance, d'autres l'orientation des feuilles.

A) *Fissidens taxifolius*: les individus les plus éloignés des lampes orientent leur tige feuillée (celle-ci étalée dans un plan) perpendiculairement au rayonnement, de façon à recevoir une intensité lumineuse maximale.

B) *Fissidens bryoides*: cette mousse présente le même phénomène; on peut voir sur la figure IV avec quelle rigueur elle s'oriente ainsi.

C) *Webera albicans*: les tiges de *Webera* sont attirées vers la lumière; elles sont pointées vers la lampe sans que les feuilles soient exactement perpendiculaires au rayonnement. Il s'agit donc ici, non pas d'un mécanisme compensateur, mais d'une attirance vers la source lumineuse.

D) *Amblystegium Juratzkanum*: rarement, on constate une attirance des tiges vers la source lumineuse comme l'espèce précédente. Généralement, les tiges croissent dans tous les sens: toutefois, le tropisme est très net chez les individus fructifiés qui dirigent tous leur sporange vers les lampes. Le phénomène est généralement spectaculaire.

E) *Asplenium ruta-muraria* (forme à frondes simples): les frondes arrondies sont dirigées perpendiculairement au rayonnement.

F) *Eurhynchium Swartzii*: les individus éloignés des lampes ont leurs feuilles étalées sur deux rangs, l'ensemble étant dirigé perpendiculairement au rayonnement.



Figure IV: cette photographie remarquable montre un exemple typique du phototropisme des mousses cavernicoles: de gauche à droite on a une plaque d'*Amblystegium Juratzkanum* dont quelques tiges se dirigent en tous sens sans s'occuper de la source lumineuse, puis au centre une petite colonie de *Webera albicans* dont les tiges sont braquées vers la lampe (celle-ci est invisible, elle se trouve au dessus de la photo); enfin à droite, une plaque plus foncée de *Fissidens bryoides* montre très bien les cercles concentriques formés par les tiges feuillées orientées perpendiculairement aux rayons (la plaque de végétation est vue en plongée); on remarque encore en dessous de *Webera* une plaque de *Bryum* indifférent à la lumière. (Entre les mystérieuses et le *Styx*, 30-5-55, Cfr. § 4).

G) *Pottia truncatula*: dirige ses fructifications vers la lumière comme l'*Amblystegium*.

H) *Mnium punctatum*: la mousse a ses tiges dirigées vers la lampe comme le *Webera*, avec la différence que cette dernière espèce est toute raide tandis que *Mnium* croit vers la lumière en ondulant. Mais simultanément, de même que les *Fissidens*, les feuilles sont exactement perpendiculaires au rayonnement (1).

Ces huit espèces présentent les phénomènes décrits de façon bien constante. Il faut constater que si parfois les tiges croissent dans le sens du rayonnement, on trouve donc aussi certaines espèces dont les tiges croissent perpendiculairement à la direction d'où vient la lumière.

### § 5 - LA VÉGÉTATION

#### A) RÉACTION GLOBALE CONTRE LE MILIEU.

Nous avons esquissé très rapidement comment les différents taxa réagissaient individuellement contre le milieu. En dehors de ces adaptations morphologiques et phototropiques, nous assisterons à un groupement des plantes vertes là où les conditions leur sont

(1) Au point que quand on regarde les tiges de profil, les feuilles sont strictement invisibles!

favorables. Plusieurs associations végétales peupleront les différents sites écologiques, ceux-ci étant définis par un complexe de conditions microclimatiques.

C'est P. DUVIGNEAUD (1939) qui le premier a proposé d'inclure les associations végétales cavernicoles dans le système phytosociologique. Il propose tout d'abord un *ordre* des associations cavernicoles, qu'il ne nomme pas. Deux *alliances* distinguent la végétation des *cavernes* à lumière naturelle continue et celle des *grottes* à lumière artificielle discontinue; il nomme cette dernière le *Fissidento-Amblystegion Juratzkanae* et distingue en son sein deux associations: le *Leprarietum aeruginosae* et l'*Amblystegietum Juratzkanae*. Il distingue enfin trois faciès dans cette dernière association, qui ne nous semblent pas devoir être retenus.

#### B) TROGLOXENIE DE LA VÉGÉTATION.

Le caractère fondamental de la végétation cavernicole chlorophyllienne, c'est sa nature foncièrement troglaxène. Il faut à la plante verte une énergie transmise par le soleil, qui, si elle se trouve fortement diminuée à l'entrée des « *cavernes* », est totalement absente de l'intérieur des « *grottes* ». La seule source d'énergie des grottes touristiques sera les lampes électriques. C'est donc autour ou à proximité immédiate que vont se grouper les plantes vertes. On rencontre donc — théoriquement — des couronnes de verdure (voir photos 1-2-5) autour des lampes de 40 et 70 W et des plaques de végétation devant les gros projecteurs de 1000 W. Ces prairies sont donc déterminées par une zone viable limitée intérieurement et extérieurement par l'apparition de conditions défavorables à la vie, ou la disparition de conditions essentielles.

#### C) LA ZONE VIABLE.

Au paragraphe 1-c, nous avons défini trois types de substrats offerts à la végétation. Le troisième (roche nue) est le terrain d'élection du *Leprarietum aeruginosae* sur lequel il nous est impossible d'insister, car nous connaissons très mal cette « association » du reste très peu définie: elle est caractérisée non par une espèce de lichen, mais par des lichens indéterminables et par des algues (du genre *Protococcus*) indéterminées. Il ne semble pas qu'on puisse parler d'« association », du moins tant qu'on n'en aura pas établi les constituants et que les degrés de *fidélité* et de *constance* n'auront pas été déterminés.

Au contraire, les substrats limoneux ou de rocher recouvert de limon, sont le support d'un groupement mieux défini: il est encore impossible d'établir le degré de fidélité de ses constituants, mais la constance de ceux-ci est un fait établi qui nous permet de considérer l'*Amblystegietum Juratzkanae* Duv. comme un tout homogène. De légères variations de dominance relative seront visibles selon la variation des autres facteurs du milieu. L'*Amblystegietum* est l'association cavernicole par excellence; ses constituants sont les mousses et les fougères énumérées au § 2 C et D.

#### D) LES LIMITES INTERNES ET EXTERNES DE LA ZONE VIABLE.

Ces limites sont généralement variables selon les espèces; on a le plus souvent une limite externe par défaut de lumière et une limite interne par excès de chaleur (voir photos 2 et 5). L'*Amblystegietum* supporte une lumière très variable allant de 13.000 à 250 Lux. On le trouve toutefois le plus souvent entre 900 et 9000 Lux. Contrairement à ce qu'on a dit, les limites ne sont pas simplement reculées en fonction de l'augmentation du wattage de la lampe, car la température intervient aussi: quand on a près d'une lampe de 75 W de la végétation de 5 à 50 cm, soit de 6.100 à 230 Lux, on pourrait s'attendre à trouver quelque chose d'équivalent près d'une lampe de 1000 W, soit, théoriquement, l'*Amblystegietum* s'étendrait de 80 cm à 5 m: si la limite interne se vérifie, les plantes ne s'écartent cependant jamais plus que de deux mètres de la lampe, ce qui ne peut s'expliquer que par l'absence de chaleur transmise à cette distance, fait du reste vérifié (voir les § 1 E et F).

Nous envisagerons plus loin certaines variations spécifiques de ces limites.

#### E) ZONATION FOUGÈRES, MOUSSES, ALGUES.

Certains auteurs ont décrit une telle zonation autour des lampes. Nous n'avons jamais rien vu de semblable dans la grotte de Han. Les fougères et les mousses de l'*Amblystegietum* sont toujours mêlées. Aux *mystérieuses* par exemple on observe (1000 W) l'*Amblystegietum* de 80 cm. à 2,50 m soit localement de 3000 à 280 Lux. Les ptéridophytes se trouvent le plus abondamment à partir de 1,5 m jusqu'à 2,5 m! Et partout ailleurs où nous avons recherché cette zonation, nous n'avons absolument pas pu la retrouver. Quant aux algues elles vont généralement plus loin que les constituants de l'*Amblystegietum*; mais très fréquemment, il s'en trouve mêlées au bryophytes et ptéridophytes. En résumé, nous pouvons dire que la zonation fougères — mousses tombe purement et simplement et que le cas des algues ne pourra être résolu que quand l'étude systématique en aura été faite.

F) le tableau IV donne la COMPOSITION PHYTOSOCIOLOGIQUE de différents individus d'association relevés en mars et avril 1955.

No du relevé surface en m <sup>2</sup> Wattage	324 1 1.000	325 1,5 1.000	326 1 1.000	327 0,2 1.000	327a 0,3 75	328 0,4 75	329 0,3 75	330 1,5 1.000	331 0,5 75	332 0,2 40	Degré de con- stance
CARACTÉRISTIQUE DE L'ORDRE: <i>Eurhynchium Swartzii</i>	2.3	1.2	+2	1.2	—	2.1	1.1	1.2	1.1	—	IV
CARACTÉRISTIQUES DE L'AS- SOCIATION:											
<i>Amblystegium Juratzkanum</i>	2.3	3.3	2.2	1.2	4.4	1.1	2.1	3.4	5.5	2.3	V
<i>Fissidens taxifolius</i>	4.4	3.3	2.2	—	—	2.2	2.1	+2	—	—	III
<i>Fissidens bryoides</i>	—	+2	2.3	3.3	—	2.2	—	2.2	—	2.2	III
<i>Bryum sp.</i>	—	+2	2.2	—	—	3.4	2.3	1.2	—	1.2	III
<i>Mniobryum albicans</i>	—	2.2	3.4	—	—	2.2	2.2	3.3	—	2.2	III
<i>Trichostomum mutabile</i>	—	—	+2	—	—	—	+2	—	—	—	I
<i>Dryopteris filix-mas</i> g.(1)	—	—	+1	—	—	—	—	1.2	—	—	I
s.	—	—	—	—	—	—	—	2.2	—	—	I
<i>Asplenium ruta-mur.</i> g.	—	+2	+1	—	—	—	1.1	2.2	—	—	II
s.	—	+1	—	—	—	—	+1	1.1	—	—	II
<i>Asplenium scolopendr.</i> g.	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	I
s.	—	+1	—	—	—	—	—	1.1	—	—	I
COMPAGNES:											
<i>Mnium affine</i>	—	+1	—	—	—	—	—	—	—	—	I
<i>Eurhynchium Stokesii</i>	—	+2	—	—	—	1.2	—	—	—	—	I
<i>Algae sp. (2)</i>	2.2	+2	—	—	—	—	—	—	—	+2	II
Prothalles indéterm.	—	—	1.1	—	—	—	—	1.2	—	1.1	II

(1) g = gamétophytes et s = sporophytes.

(2) ou protonemas?

## LÉGENDE DU TABLEAU IV:

- 324: *Salle d'armes*, projecteur supérieur éclairant la réapparition de la Lesse, 3-1-55, de 80 à 130 cm.  
 325: *Idem*, projecteur inférieur, de 80 à 200 cm.  
 326: *Le capitole*, 3-4-55, 80 à 150 cm.  
 327: *Idem*, à 60 cm du projecteur.  
 327a: *Passage du diable*: colonie exclusive avec fructifications, 3-4-55, végète de 10 à 55 cm, fructifie de 10 à 20 cm.  
 328: *Styx*, lampe dans escalier tournant 3-4-55, de 3 à 50 cm.  
 329: *Styx*, lampe au dessus du pont, 3-4-55, de 5 à 25 cm.  
 330: *Salle des mystérieuses*, projecteur éclairant le portique, 3-4-55 de 80 à 250 cm.  
 331: *Mystérieuses*: lampe de 75 W éclairant un détail, de 10 à 30 (80) cm.  
 332: *Retour des mystérieuses*, lampe à droite de l'escalier, de 1 à 15 cm.

## G) VARIATION AU SEIN DE L'ASSOCIATION SELON LA CHALEUR ET LA LUMIÈRE:

Le tableau IV montre une association assez homogène. Les espèces dont la constance caractérise le groupement sont donc *Amblystegium Juratzkanum*, *Eurhynchium Swartzii*, *Mniobryum albicans*, *Fissidens taxifolius*, *Fissidens bryoides*. Les autres espèces citées et qui ne figurent pas dans ce tableau, ont été récoltées en dehors des relevés phytosociologiques et sont à classer dans les compagnes.

On trouve difficilement une succession des espèces en fonction de la lumière et de la chaleur; nous avons cherché à déterminer quelles étaient les plantes qui réussissaient à s'approcher le plus des lampes. A la salle d'armes, ce sont *Fissidens bryoides*, *Eurhynchium swartzii* et *Bryum sp.* qui viennent le plus près (50 cm) quand l'*Amblystegium* ne commence qu'à 80 cm. La température de ces trois espèces monte ainsi à l'allumage de 8 à 13 ou 14 °C, elles supportent une intensité de lumière de 18.000 Lux. Au *capitole*, la limite est à 80 cm d'un projecteur de 1000 W, mais trois espèces se rapprochent à 60 cm (cfr. relevé 327: *Eurhynchium Swartzii*, *Fissidens bryoides* et *Amblystegium Juratzkanum*). Au *Styx* ce sont un *Bryum* et *Webera albicans* qui viennent à 3 cm de la lampe de 75 W, etc. De toutes ces données, il semble donc bien que ce soit le hasard qui répartisse les espèces: toutefois, les conditions notées à la salle d'armes sont exceptionnelles et l'on peut admettre que ces trois espèces sont adaptées à résister le plus vigoureusement (1).

## H) VARIATIONS SELON LE SUBSTRAT.

Certaines espèces ont une préférence marquée: ainsi le *Fissidens taxifolius* qui se trouve presque toujours dès qu'il y a du limon de (0,2) 2 à (4) cms. Il faut aussi un peu de limon à *Eurhynchium Swartzii*. *Amblystegium Juratzkanum* s'accommode bien d'une roche presque dégarnie de limon pourvu qu'elle ne soit pas sèche (aucune des espèces de l'association ne tolérant du reste la moindre dessiccation du sol). Les prothalles de fougères germent partout, mais ne peuvent se développer s'ils n'ont pas un minimum de limon; parfois les fougères s'installent dans les fissures du rocher sinon, il leur faut au moins un cm de limon pour vivre. Les algues s'installent sur la pierre nue, humide ou sèche.

## I) SOUS-ASSOCIATION NITRATOPHILE.

La sous-association typique que nous venons de décrire est la plus commune. A côté de cela, certaines galeries sont entièrement inondées l'hiver par les eaux de la Lesse. Il s'y développe alors un groupement légèrement différent de celui qui vient d'être décrit.

a) - *Ecologie*: limon de décalcification et alluvionnaire, riche en éléments organiques, probablement aussi en éléments minéraux, de pH 7,5, toujours très humide, froid.

(1) La plupart des espèces sont généralement stériles; *Amblystegium Juratzkanum* fructifie fréquemment. Par exemple le 4-4-55, je note au *passage du diable* une colonie qui végète de 2600 à 260 Lux et fructifie de 2600 à 1600 Lux.

b) - Différentielles par rapport à la variante typique:

*Pottia truncatula*.

*Metzgera sp.*

*Mnium punctatum*

nombreuses germinations.

c) - *Facteurs saisonniers*: Tout l'hiver, les galeries sont sous eaux, ce qui signifie qu'on n'y vient jamais, donc que les lampes n'y sont jamais allumées (pas de lumière, pas de chaleur); cette situation dure tant que la galerie n'est pas entièrement dégagée. Les individus du cortège floristique de cette sous-association sont donc noyés pendant que les espèces de la variante typique sont à l'air et reçoivent un peu de lumière et de chaleur. Il en résulte un retard très net de la végétation (environ deux mois et demi).

d) - *Documents phytosociologiques*:

A) *Salle d'armes*, 29-5-55, de l'autre côte de la Lesse, lampe 40 W inondée l'hiver (voir photo 5).

341) *Galerie de la voûte en fer de lance*, lampe 40 W inondée l'hiver 29-5-55.

342) *Idem*, lampe de 40 W plus loin, 29-5-55.

343) *Même galerie*, lampe de 40 W, 30-5-55.

344) *Même galerie*, vers le *trophée*, 30-5-55, lampe 75 W.



Figure V: Installé sur une stalactite, un individu de la sous-association nitratophile. On remarque à gauche les nombreux débris de paille etc. apportés par les crues et retenus par les fils de la lampe; celle-ci a été déplacée pour montrer toute la végétation en couronne bien régulière avec au centre la zone (blanche sur la photo) trop chaude, d'où trop sèche. Les espèces présentes sont *Webera albicans*, *Pottia truncatula* (fructifié au centre) et *Amblystegium Juratzkanum* (au début de la galerie de la voûte en fer de lance, 1-6-55, Cfr. § 5 1).

e) - Tableau V: composition floristique de cinq individus d'association de la variante fraîche.

N° du relevé Surface en cm <sup>2</sup> Wattage	A	341	342	343	344
	1000 40	2000 40	2500 40	2500 40	2000 75
CARACTÉRISTIQUE DE L'ASSOCIATION ET DE L'ORDRE:					
<i>Eurhynchium swartzii</i>	—	12	12	+1	12
<i>Amblystegium Juratzkanum</i>	12	—	33	32	12
<i>Fissidens taxifolius</i>	—	—	32	—	—
<i>Fissidens bryoides</i>	—	—	12	—	—
<i>Bryum sp.</i>	—	22	—	—	—
<i>Mniobryum albicans</i>	22	22	+2	—	—
<i>Cystopteris fragilis s.</i>	—	11	—	11	11
DIFFÉRENTIELLES DE LA VARIANTE FRAÎCHE:					
<i>Pottia truncatula</i>	22	—	—	—	—
<i>Mnium punctatum</i>	—	—	12	22	—
<i>Metzgera sp.</i>	—	—	22	—	—
germinations spermatophytes	+1	11	11	11	11
COMPAGNES:					
<i>Lemna trisulca.</i>	+1	—	—	—	—
Prothalles divers.	—	11	+1	11	11

## § 6 - LES SAISONS DANS LA GROTTÉ

Une question assez importante se pose à Han: étant donné le rythme saisonnier « touristique » imposé aux plantes et son indépendance vis-à-vis des saisons météorologiques extérieures, peut-on constater chez les végétaux troglodytes de la grotte, une périodicité correspondant à l'une ou l'autre de ces saisons? En attendant de pouvoir y répondre, citons les phénomènes périodiques constatés jusqu'ici:

a) très grande abondance des agaricales au début janvier; les mêmes champignons sont assez rares en mars et en avril, et DUVIGNEAUD qui a étudié la grotte en fin d'une saison touristique parle de leur grande rareté, sinon les polyporaceae des bois humides.

b) En janvier et en mars, on remarque une grande fréquence des prothalles de ptéridophytes près des lampes. Début avril, tous ces prothalles développent (1) 2 (3) jeunes frondes. Cela coïncide juste (un peu trop juste) avec le tourisme pascal.

c) *Dryopteris filix-mas* existe dans la grotte en janvier, mars et avril, alors que ses prothalles ne s'y développent qu'en avril. (Mr. LAWALRÉE me signale qu'à la grotte de REMOUCHAMPS, un guide lui a montré une fougère « qui meurt chaque hiver et repousse chaque printemps au même endroit »; il s'agissait de *Cystopteris fragilis*).

d) Début avril, on peut voir au passage du diable une colonie d'*Amblystegium Juratzkanum* fructifier. Le développement avancé des sporanges prouve qu'il était déjà entamé avant l'affluence touristique de Pâques.

e) Les graines de phanérogames germent tout le temps, mais sont extrêmement fréquentes de janvier à mars sur les alluvions récemment déposées. Fin mai, début juin, on remarque de nombreuses plantules au sein des individus d'association de la sous-association fraîche de l'*Amblystegietum*.

f) Fin mai, début juin, la fructification d'*Amblystegium* est généralisée dans la sous-association typique de l'*Amblystegietum*, mais cette espèce ne fructifie pas encore dans la sous-association fraîche.

g) *Dryopteris filix-mas* ne développe ses frondes qu'en mai dans la sous-association inondée.

h) Dans cette même variante, on remarque début juin de nombreux prothalles non encore développés.

i) Début juin, *Asplenium ruta-muraria* est entièrement développé. Les individus, qui sont fructifiés, peuvent être rattachés à la variété *elatum* LANG (Voir photo 6).

j) Par contre, à la même époque, on remarque dans une station du type I°, au Styx, de nombreux *Asplenium ruta-muraria* qui conservent toujours leur aspect « cavernarum ». Le fait est assez frappant, car *elatum* et « cavernarum » reçoivent une intensité lumineuse identique et se trouvent à peine à quelques mètres l'un de l'autre (voir photo 7).

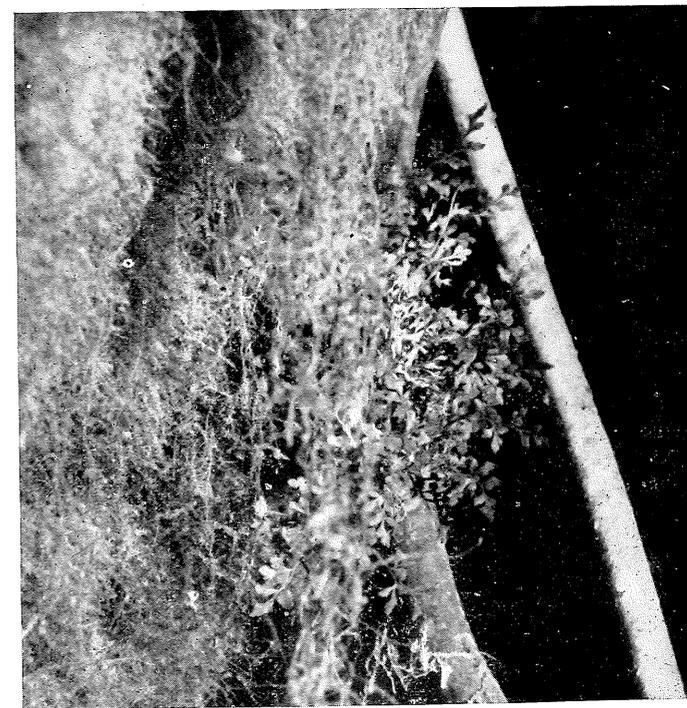


Figure VI: *Asplenium ruta-muraria* var. *elatum* au Styx, près d'une lampe de 75 W. A gauche, colonie touffue formée presque exclusivement d'*Amblystegium Juratzkanum* (1-6-55, Cfr. § 6-i).



Figure VII: *Asplenium ruta-muraria*, forme à fronde simple (« cavernarum ») dans une poche fermée de rocher, au Styx (1-6-55, Cfr. § 6-j). La lampe a été déplacée; elle se trouvait au centre de la courbe par le fil électrique.

### § 7 - L'ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES TROGLOXÈNES

Il est intéressant de voir si les espèces qui pénètrent dans la grotte de Han y trouvent un milieu comparable à celui qu'elles fréquentent le plus généralement.

#### A) LUMIÈRE.

Les mousses de l'*Amblystegietum* sont toutes, à l'extérieur, sciaphiles, c'est à dire plantes de stations ombragées. Elles reçoivent dans les grottes de 250 à 13.000 Lux dont on a dit que la moyenne correspondait à environ 1/100 e de l'intensité moyenne du soleil en été. En constatant d'abord que ces moyennes sont difficiles à calculer et ne correspondent pas à grand chose de réel, il faut avoir l'attention attirée sur le fait que la plupart du temps, l'intensité lumineuse reçue par les plantes cavernicoles dépasse celle que la même espèce reçoit normalement dans ses stations extérieures. Cet excès est annihilé dans le produit intensité  $\times$  temps d'éclairement (1).

#### B) HUMIDITÉ.

Les stations extérieures sont généralement hygrophiles comme dans la grotte, sauf pour *Asplenium ruta-muraria* qui est une xérophile.

#### C) RÉACTION AU pH.

Malgré la teneur élevée en carbonate de calcium du sol, la plupart des espèces de l'as-

(1) C'est l'excitation lumineuse.

sociation sont indifférentes. Font seulement exception, deux mousses calcicoles *Chrysohypnum Sommerfeltii* et *Thamnum alopecurum*, deux espèces trouvées par DUVIGNEAUD (1939) et qu'il dit, du reste, être très rares. Le cas de la fougère *Asplenium scolopendrium* est peu certain: la plupart des auteurs en font une basophile, mais ce fait est mis en doute par certains botanistes. On ne peut pourtant pas nier sa préférence pour les terrains calcaires. Cette grande rareté des espèces calcicoles est à noter.

#### D) VARIA.

*Asplenium scolopendrium* étant une fougère d'éboulis rocheux froids et ombragés est ici bien à sa place quoiqu'elle croisse fréquemment dans le limon compact qui est loin de lui assurer l'aération de ses racines qu'elle a à sa place. *Dryopteris* doit se plaire venant souvent entre les pierres de murs ombragés et humides. Mais on est peu habitué à voir *Asplenium ruta-muraria* dans des stations aussi humides et sur du limon.

### § 8 - RÉPERCUSSIONS PHYSIOLOGIQUES GÉNÉRALES

Les plantes chlorophylliennes trogloxènes sont entourées de phénomènes qui, s'ils sont relativement faciles à décrire, présentent parfois certaines difficultés d'interprétation.

#### A) CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

Il n'y a pas lieu d'expliquer l'allongement des tiges, etc., par une intensité lumineuse trop faible, puisqu'il n'en est rien. Toutefois, les longues périodes d'obscurité permettent à la plante d'élaborer des auxines en assez grande quantité. De plus, tout est chargé d'humidité: tissus, air et sol. Ces deux faits suffisent amplement à expliquer l'absence de différenciation et l'étirement des organes. On a aussi constaté que les radiations rouges favorisaient la persistance des caractères juvéniles. On se rappelle que la lumière des grottes n'est pas réellement blanche, mais est plus riche en radiations rouges.

#### B) TRANSPIRATION.

La transpiration n'est que peu favorisée: elle dépend directement de l'allumage des lampes; en effet les mousses et fougères ne peuvent que peu transpirer, se trouvant dans un air surchargé d'humidité; mais l'élévation de température de l'air quand on allume les lampes permet à l'atmosphère plus chaude de contenir plus d'humidité avant d'être saturée. Ce moment coïncide avec celui de la plus grande ouverture des stomates sous l'influence de la lumière.

#### C) PHOTOSYNTÈSE ET TENEUR EN CHLOROPHYLLE.

La photosynthèse des plantes chlorophylliennes cavernicoles pose certains problèmes qu'il y a lieu de préciser. En effet, on constate que pendant la saison d'hiver, les plantes ont, à voir leur aspect coloré, une teneur en chlorophylle normale tandis qu'en été, l'anabolisme de la chlorophylle augmente au point de donner aux mousses une couleur verte intensément foncée (DUVIGNEAUD, 1937). On serait donc tenté de conclure que la production de chlorophylle est normale l'hiver et excessive l'été; ce raisonnement est un peu trop simpliste, car il faut considérer les plantes d'hiver comme étant partiellement étioilées, mais en partant de plantes ayant une teneur anormalement élevée. Néanmoins, le fait que cet étiolement ne dépasse jamais le stade « vert normal » doit être souligné. La première difficulté qui se présente est qu'on a tendance à confondre l'anabolisme avec l'anabolisme de la chlorophylle. On constate, en effet, plusieurs facteurs favorables à la photosynthèse mais qui ne le sont pas obligatoirement à la synthèse de la chlorophylle. N'ayant fait encore aucune mesure dans ce sens là, nous ne pouvons pas encore affirmer si on a dans la grotte une élaboration chlorophyllienne accrue parallèlement à l'accroissement constaté de chlorophylle.

Considérons en premier lieu quelques facteurs favorables à l'ANABOLISME:

- 1° *L'atmosphère est chargée d'humidité.*
- 2° *La lumière est riche en radiations rouges.*
- 3° *Les tissus de la plante sont fortement chargés d'eau.*

à ces trois faits connus, on peut en ajouter d'autres encore partiellement à l'état d'hypothèse: 1°) *l'atmosphère des grottes est plus riche en CO<sup>2</sup> que l'air extérieur.* Lorsque la calcite (CaCO<sup>3</sup>) cristallise sous l'effet de conditions physiques variées, on doit avoir une libération d'eau et de CO<sup>2</sup> celui-ci pouvant être du reste partiellement en solution. C'est la première source de CO<sup>2</sup>. D'un autre côté, il peut y avoir de l'anhydride carbonique en solution dans les eaux qui percolent, indépendamment du fait qu'elles auraient, ou n'auraient pas, corrodé préalablement du calcaire: le gaz a été mis en solution, soit dans le passage de l'eau dans l'atmosphère, soit dans son passage dans les couches superficielles du sol ou le CO<sup>2</sup> est surtout libéré par des fermentations; en hiver, lorsque cette eau froide arrive dans la grotte plus chaude, une partie du gaz est libérée. C'est la deuxième source de CO<sup>2</sup>, hivernale celle-ci. Selon TROMBE (1951), « si la température souterraine est plus élevée que celle du sol (hiver) il y aura encore plus de CO<sup>2</sup> que dans l'air confiné du sol ». Finalement, il ne faudrait pas négliger les nombreux végétaux allotropes qui par leur respiration libèrent de l'anhydride carbonique.

2°) *La discontinuité de l'éclairage est favorable à l'élaboration chlorophyllienne.* En effet, si l'on considère du point de vue théorique la réaction chimique, on sait que sa vitesse est toujours inversement proportionnelle à la quantité formée du produit de la réaction; traduit en langage botanique, cela revient à dire que moins la plante contient de glucides, plus il s'en forme vite. Si donc, on donne à la plante de la lumière pendant 15 heures, la formation des hydrates de carbone sera optimale le matin mais très ralentie à nulle le soir. Si on interrompt l'éclairage de périodes suffisantes au catabolisme des hydrates de carbone formés, donc à leur utilisation par la respiration, à chaque allumage, la vitesse de réaction sera donc optimale et le restera. Donc en recevant moins de lumière, la plante aurait toute la journée une vitesse maximale de photosynthèse, donc élaboration accrue.

En grotte évidemment, il y a discontinuité, mais la somme totale des éclairages partiels n'est certainement pas suffisante; toutefois, alliée aux quatre facteurs favorables déjà cités, surtout la richesse en CO<sup>2</sup>, la plante peut avoir un anabolisme normal.

La question de l'ANABOLISME DE LA CHLOROPHYLLE dans les mousses est plus difficile, car ce sujet a été très peu étudié par les physiologistes. Partons de deux considérations:

1°: *une plante n'élabore pas plus de glucides si elle contient plus de chlorophylle que la normale.*

2°: *les plantes des grottes sont en été très riches en chlorophylle.*

On a dit que chez les plantes troglodytes, tout se passait comme si elles profitaient des courtes périodes de lumière pour emmagasiner des réserves nécessaires à leur subsistance pendant les longues périodes d'obscurité. Ce finalisme outrancier à peine dissimulé par la formule rituelle « tout se passe comme si » est, semble-t-il, en contradiction avec les expériences des physiologistes qui constatent (WILLSTÄTTER et STAL 1918) que la chlorophylle surabonde normalement dans les cellules et que la feuille (ces auteurs travaillent sur l'Orme) en possède beaucoup plus que le nécessaire: l'élaboration des feuilles normalement vertes est quasi la même que celle des feuilles plus ou moins étioilées qui en contiennent 14 × moins! Ces résultats ayant été généralisés par d'autres physiologistes, on peut supposer que pour nos mousses cavernicoles, les feuilles n'élaborent pas plus de glucides

parce qu'elles contiennent plus de chlorophylle. Ce qui est donc paradoxal chez les mousses cavernicoles, c'est de trouver des tissus très chlorophylliens, alors que la plante subit de très longues périodes d'obscurité tout à fait nuisible à sa formation. Nous nous trouvons en présence d'explications partielles, constituant généralement aussi des facteurs favorables à l'anabolisme:

- 1° *Richesse de la lumière en radiations rouges.*
- 2° *Eclairage suffisamment à fort intense mais sans excès (1).*
- 3° *Eclairage discontinu.*

Ce troisième point a été expérimentalement vérifié cette fois-ci, mais sur des plantes étioilées: HUBBENET (1938) constate que la chlorophylle revient plus vite si l'on donne aux plantes une certaine période de lumière suivie d'une période environ trois fois plus longue d'obscurité (1' et 3' par exemple). Cet effet favorable se produit même si l'intensité est basse. Où il reste cependant une part d'hypothèse, c'est dans le fait que l'action favorable de la lumière intermittente sur la formation de chlorophylle n'a jamais été expérimentée sérieusement sur les plantes possédant au départ une teneur normale en chlorophylle. J'ai personnellement entretenu dans un état tout à fait normal pendant 7 jours consécutifs quelques plantes rudérales (*Poa annua*, *Polygonum convolvulus*, *Stellaria media*) en ne leur donnant que 3 h. et demi d'éclairage par jour à raison d'un quart d'heure toutes les heures de 8 à 21 heures. Malheureusement, cette expérience réalisée avec des moyens rudimentaires aurait gagné à durer plus longtemps. Il faut de plus dire que certaines espèces n'ont pas aussi bien résisté: *Epilobium montanum* s'est très fort développé et a pâli progressivement à partir du 5e jour, d'abord les feuilles néoformées puis toute la plante. Toutes les espèces ont subi un accroissement de taille assez considérable; elles étaient éclairées par une lampe à incandescence de 40 W identique à celles des grottes, donnant au niveau des plantes une luminance de 450 Lux environ. Je suis persuadé de ce qu'en expérimentant à longue échéance sur des espèces sciaphiles du type des plantes cavernicoles, on obtiendrait un résultat formel.

Mais qu'est ce qui explique la surproduction de chlorophylle l'été? Il y a trois explications possibles: 1°) étant donné une influence avantageuse de l'excitation lumineuse fractionnée donnant une élaboration de chlorophylle normale pour 8 illuminations d'un quart d'heure par jour combinées avec les autres facteurs favorables, il se produirait une surproduction de chlorophylle grâce aux périodes d'éclairage doubles à supérieurs des jours d'affluence.

2°) MELLE VAN SCHOOR (1950) a confirmé que l'étiollement d'une plante commence par la tige, la chlorophylle les quittant pour gagner les feuilles. Le fractionnement de l'éclairage en grotte provoquerait pendant les périodes d'obscurité, cette migration, tandis que l'anabolisme continuant à être normal, grâce aux trois facteurs favorables déjà cités, on aurait donc une teneur exagérée de chlorophylle dans les feuilles.

3°) La chlorophylle s'élabore, en profitant d'une source d'énergie qui nous est encore inconnue, ou bien elle est tout à fait normale, mais l'éclairage artificiel nous trompe dans l'estimation de la coloration.

Selon nous, la discontinuité de l'éclairage devra être retenue dans l'avenir et elle

(1) DANGEARD (1927) a montré qu'une intensité lumineuse trop forte provoque une accumulation d'amidon dans la cellule et une diminution consécutive de la chlorophylle. L'excès d'intensité lumineuse est, on le sait, un facteur variant pour chaque espèce, mais on ne possède pas de valeur chiffrée pour les espèces qui nous occupent. En supposant que les valeurs élevées de luminance observées en grotte dépassent parfois l'optimum ou même le maximum spécifique d'intensité, on peut aisément admettre que la discontinuité de l'éclairage vient précisément empêcher l'accumulation d'amidon en permettant aux hydrates de carbonés simples d'être éliminés par la respiration au fur et à mesure de leur formation, lors des périodes répétées d'obscurité.

expliquera beaucoup de choses: citons encore deux détails qui montrent son influence favorable théorique:

1°) La chlorophylle se forme à partir de protochlorophylle qui peut se former dans l'obscurité. Dès que la lumière apparaît, la transformation s'accomplit: en moins de deux minutes (J. CARLES 1953), la chlorophylle est apparue. On peut donc expliquer l'influence favorable de la lumière discontinue (constatée expérimentalement à partir de plantes étio- lées), par ce fait que la formation de protochlorophylle serait freinée par celle de chloro- phylle et que la première des deux réactions ne se produirait pas seulement à l'obscurité, mais s'y élaborerait mieux.

2°) De même que pour la photosynthèse, la surabondance des glucides gêne la for- mation de la chlorophylle; non pas que le besoin ne se fasse pas sentir étant donné la surabondance de produits que fournit justement la chlorophylle, mais parce que l'excès de glucides mobilise les protides et les rend indisponibles à la formation de chlorophylle (J. CARLES 1953).

Nous sommes donc obligés de laisser cette double question de photosynthèse et de l'anabolisme de la chlorophylle sans conclusion. Elle ne pourra être donnée que par des recherches expérimentales plus poussées simultanément dans les laboratoires du physiolo- giste, et dans les pays privilégiés qui possèdent des laboratoires souterrains.

Ajoutons cependant un détail connexe: SIRONVAL (1953) a montré que la constance de la température était défavorable non seulement à l'anabolisme de la chlorophylle mais encore au comportement général de la plante. On se rappelle que l'isothermie relative des grottes n'était rompue que par l'allumage des lampes; de plus la végétation s'éloignait rare- ment plus que de deux mètres des réflecteurs de 1000 W malgré une intensité lumineuse encore favorable. On avait constaté (§ 4-D) que la limite de 1,5 m à 2 m était celle de l'élé- vation de température de l'air consécutive à l'allumage des lampes après 1/4 d'heure à 20°. Il semble donc nettement que les plantes de plein air, comme de cavernes aient besoin non seulement d'énergie lumineuse, mais aussi d'une élévation de température simultanée au moment où se fait la photosynthèse. En effet, la grotte n'est pas absolument isotherme pendant l'année ou même la journée, mais ces fluctuations de températures là ne se pro- duisent pas simultanément aux courtes périodes d'anabolisme.

Signalons enfin que les réactions chimiques de la photosynthèse sont endothermiques; on se souvient en effet qu'on ne constatait pas une élévation de température interne des mousses de beaucoup supérieure à celle de l'air ambiant lors de l'allumage des lampes. Presque toute l'énergie lumineuse transmise est donc utilisée pour l'anabolisme. A pre- mière vue, des corps colorés auraient du se réchauffer plus que cela par rayonnement. Il semblerait donc qu'on ait presque uniquement un échauffement de la mousse par convection avec l'air ambiant.

#### D) CATABOLISME.

En parallèle immédiat avec le fait qui vient d'être cité, constatons qu'il se produit (§ 1-I) une élévation de température, non des mousses, mais de l'air immédiatement ap- proché, lorsque les lampes sont éteintes. La réaction chimique est en effet exothermique, il y a libération sous forme de chaleur de l'énergie potentielle accumulée par la photo- synthèse.

Les réactions d'oxydation de la respiration sont favorisées par la teneur élevée en eau de l'air et des tissus de la plante; ceux-ci sont plus riches en matériaux respiratoires si l'on admet que la photosynthèse a été accrue par la discontinuité de l'éclairage. De plus on peut admettre que ce même facteur périodique a la même influence favorable sur la vitesse de réactions de la respiration, donc sur le rendement final.

## CONCLUSIONS

Le dernier paragraphe a essayé de montrer le sens physiologique de certaines mesures. La question de l'élaboration de la chlorophylle demeure provisoirement totalement en suspens.

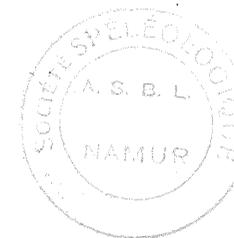
Il nous reste, avant de conclure cette note, à remercier tous ceux qui nous ont aidés à la réaliser: en tout premier lieu, toute ma reconnaissance va à l'*Administration des grottes de Han*, qui m'a autorisé à accomplir ce travail, nécessitant des visites répétées. Que Monsieur GEORGES HENIN qui s'est fait l'interprète de la société des grottes en soit vive- ment remercié!

Aucune des mesures écologiques n'aurait pu être menée à bien sans l'aide précieuse fournie par l'*Université Catholique de Louvain*: les appareils prêtés par Monsieur le Professeur MULLENDERS étaient strictement indispensables pour obtenir un résultat, mais sans les conseils précieux qu'il n'a cessé de me prodiguer, même avec tout l'appareillage, il m'aurait été impossible de tirer une conclusion. Je remercie encore Mr HEINEMAN qui m'a déterminé quelques champignons, mon coéquipier CHARLES DANHEUX qui m'a aidé dans les mesures physiques et leur interprétation.

Le dernier, mais non le moindre, vient Mr PAUL CORNET, attaché au service de l'électricité des grottes de Han, qui avec une patience inlassable m'a guidé dans les déda- les souterrains et m'a fourni de très précieux renseignements que seul pouvait me donner quelqu'un se trouvant toute l'année sur place.

Je n'oublie pas non plus que ce travail a été effectué dans le cadre des travaux pour- suivis dans la région de Han par le *Spéléo-club de l'Université Catholique de Louvain* (S.C.U.C.L.); certains autres membres m'ont parfois accompagné pour m'aider dans mes mesures (PIERRE OVERLAU, ETIENNE DE CLERCK) et la plupart ont souvent discuté avec moi des résultats obtenus; que tous en soient remerciés!

Han, Janvier, Mars, Avril, Mai et Juin 1955.  
Louvain, Mai 1955.



## PRINCIPAUX OUVRAGES CONSULTÉS:

- ANCIAX DE FAVEAU: « Observations sur une colonie de Murins dans la grotte de Han sur Lesse (Belgique) », *Rassegna Spéléologica Italiana*, T. VI. N. 4, 1954. (1).
- ANCIAX DE FAVEAU: « Explorons nos cavernes », *Dinant*, 1950.
- J. CARLES: « L'énergie chlorophyllienne ». *Presses Universitaires de France*, Paris 1953.
- P. COLLAER: « Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limite supérieure des forêts », *Bull. Soc. Botanique Suisse*, T. 43, p. 90, 1934.
- M. COÛTEAUX: « Note sur le massif givétien situé entre Han et Belvaux ». *Bulletin d'information de la Fédération Spéléologique de Belgique*, Décembre 1954. (2).
- M. COÛTEAUX: « Formation des concrétions des grottes », *Les Naturalistes Belges*, T. 34, N. 1, 1953.
- P. DANGEARD: « Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne ». *Le Botaniste*, 1927, fasc. 1 à 6.
- F. DEMARET: « Prodrôme des mousses de Belgique », *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat*, Bruxelles 1945, p. 317.
- DIXON: « The Student's Handbook of British Mosses ». *Eastbourne et Londres* 1924, 3e édition.
- P. DUVIGNEAUD: « Remarques sur la végétation des grottes de Han ». 1937, *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, T. 30, p. 120.
- P. DUVIGNEAUD: « Les populations végétales des grottes de Han ». *Association Française pour l'avancement des sciences*, 63e session, Liège 1939, p. 939 à 944.
- P. FOURNIER: « Les quatres flores de France, Corse comprise ». *Paris*, chez Lachevalier 1946.
- HUBBENET: « Verdissement en lumière intermittente ». *Symposium dédié à Lubimenko*, p. 43-50, Kiev, 1938.
- KONRAD et MAUBLANC: « Icones selectae Fungorum », *Paris*, chez Lechevalier 1924-1937.
- LAWALRÉE: « Flore générale de Belgique: Ptéridophytes », Bruxelles 1950.
- PAVAN: « Considerationes sobre los conceptos de Troglobio, Troglófilo y Troglóxeno ». *Spéleon*, T. I N. 2, p. 59-66, 1950.
- G. VAN SCHOOR: « Le comportement d'*Elodea canadensis* Rich., en fonction de la qualité et de la quantité de l'éclairage », *Bulletin de la Soc. Royale de Botanique de Belgique*, T. 83, p. 77, 1950.
- C. SIRONVAL: « A propos du métabolisme de la chlorophylle dans la feuille ». *Bulletin de la Soc. Roy. de Bot. de Belgique*, T. 85, p. 285, 1953.
- F. TROMBE: « Traité de spéléologie », Paris chez Payot 1952.
- WILLSTÄTER et STALL: « Untersuchungen über die Assimilation des Kohlensäure », Berlin 1918.

---

(1) Comprend un plan schématique des grottes de Han, auquel nous renvoyons le lecteur pour localiser les différents secteurs étudiés.

(2) Comprend une carte schématique de la région de Han, sur laquelle sont localisées les grottes de Han.