

L'ESSAI SUR LES PROBLÈMES BIOSPÉOLOGIQUES D'EMIL RACOVITZA A CENT ANYS DE DISTÀNCIA*

per Xavier BELLÉS¹

Resumen

Por la calidad y consistencia de las ideas que contiene, el *Essai sur les problèmes biospéologiques* publicado por Emil Racovitza en 1907, resulta un documento interesante y útil aún hoy día. En prácticamente todos los temas revisados en el *Essai*, desde la extensión del medio subterráneo hasta la evolución de los organismos cavernícolas, Racovitza muestra una manera moderna de pensar, incisiva, inteligente y rigurosa. La fina clarividencia de Racovitza puede ser plenamente reconocida hoy en día, cuando muchas de sus predicciones se han cumplido, como lo muestran los datos experimentales y observacionales recopilados durante el último siglo. Así pues, una pausada relectura del *Essai* es, aún hoy, un ejercicio pertinente.

Abstract

The *Essai sur les problèmes biospéologiques*, published by Emil Racovitza in 1907, stands as an interesting and useful document nowadays, because the quality and consistency of the ideas that it contains. In practically all subjects revised in the *Essai*, from the extension of the subterranean milieu to the evolution of cave organisms, Racovitza exhibits a modern way of thinking, incisive, intelligent and rigorous. The clear-cut foresight of Racovitza can be fully understood in our days, when most of their predictions have been accomplished, as shown by experimental and observational data collected during the last hundred in the last century. A tranquil relecture of the *Essai* today is, therefore, a worthy exercise.

Resum

Per la qualitat i consistència de les idees que conté, l'*Essai sur les problèmes biospéologiques* publicat per Emil Racovitza el 1907, resulta un document interessant i útil encara avui dia. En gairebé tots els temes revisats a l'*Essai*, des de l'extensió del medi subterrani fins a l'evolució dels organismes cavernícoles, Racovitza mostra una manera moderna de pensar, incisiva, intel·ligent i rigorosa. La fina clarividència de Racovitza pot ésser plenament reconeguda avui dia, quan moltes de les seves prediccions s'han complert, com ho mostren les dades experimentals i observacionals aplegades durant el darrer segle. Així, doncs, una pausada re-lectura de l'*Essai* és, encara avui, un exercici pertinent.

Introducció

L'efemèride del centenari de la descoberta de *Typhlocirolana moraguesi* a la Cova del Drac de Manacor (Figura 2), convida a rellegir l'***Essai sur les problèmes biospéologiques*** que, esperonat per les incògnites que li plantejava el petit cirolànid, Emil RACOVITZA escriví el 1907; un text que, amb el temps, ha esdevingut fonamental per a la història de la bioespeleologia.

L'interès històric de l'***Essai*** és obvi, no cal remarcar-ho. La fina anàlisi que Racovitza hi fa de les dades i les teories sobre la fauna i la flora cavernícoles tenint en compte els coneixements biològics més avançats de principis del segle XX, resulta utilíssima per a l'historiador de la ciència. A més, però, la seva lectura, per la qualitat de les idees i pel to general, resulta interessant

¹ Centre d'Investigació i Desenvolupament (CSIC),
Jordi Girona 18, 08034 Barcelona.
Secció de Ciències Biològiques, Institut d'Estudis Catalans.

* Publicat originalment a: Emil G. Racovitza. *Assaig sobre els problemes bioespeleològics*. Edició i traducció a cura de Xavier Bellés. Institut d'Estudis Catalans (Figura 1). Arxius de les Seccions de Ciències, 136, Secció de Ciències Biològiques, p. 21-30. Barcelona, 2004.

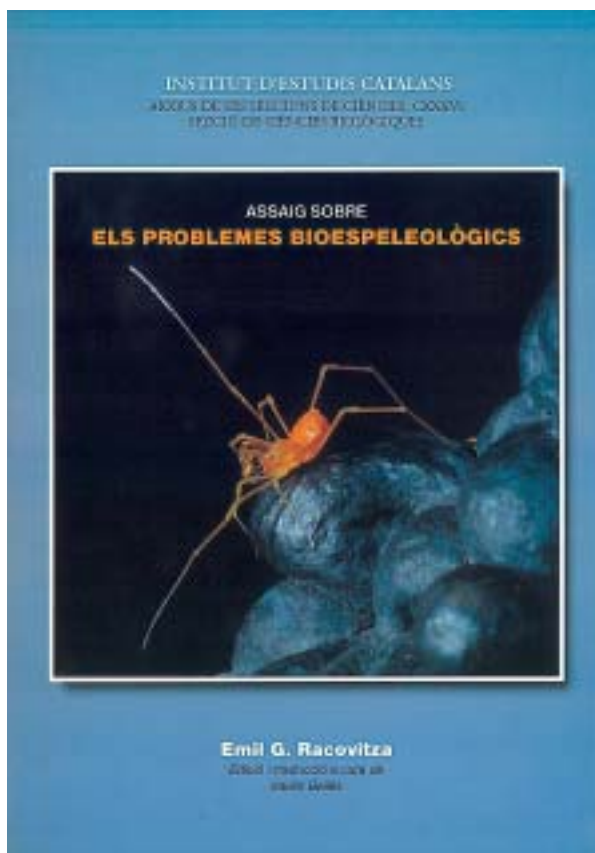


Figura 1: Portada de la traducció catalana de l'*Essai sur les problèmes biospéologiques* publicada per l'Institut d'Estudis Catalans.

Figure 1: Cover page of the Catalan translation of the *Essai sur les problèmes biospéologiques*.

encara avui dia, en l'època de la genòmica i del processament massiu de la informació biològica. No puc estar-me d'esmentar alguns exemples espigolats ací i allà, al fil de la lectura de l'*Essai* i sense pretensió d'exhaustivitat, d'aquestes idees que, encara ara, transcorreguts gairebé cent anys, traspuen frescor i vigència.

Sobre l'extensió del medi subterrani

Tal vegada perquè no pot ésser altrament, acostumem a interpretar el concepte de *cova* de manera antropocèntrica. És a dir, quan parlem d'una cova ens referim a un espai subterrani natural accessible a l'home, i això resulta perfectament natural per al geògraf o per al prehistoriador. El biòleg, però, és conscient que el domini cavernícola habitable va més enllà de les cavitats accessibles a l'home, i que continua a la xarxa d'esquerdes que connecten la cova amb l'espai exterior i amb capes més profundes del subsòl. Això ho va veure clar Racovitza en insistir a incorporar «*les fentes étroites inaccessibles a l'homme*» (p. 384) a l'estudi de la biologia subterrània i en declarar-les «*habitables et*

habités» (p. 386). Racovitza anà més lluny quan afirmà que «*la grande majorité des espèces "rares" consiste en espèces dont on ne connaît pas l'habitat réel. Dans le cas des cavernicoles, cet habitat inconnu ne peut être que la fente*» (p. 385).

Tot això sembla molt lògic, però el cas és que durant molts anys els bioespeleòlegs han circumscrit les recerques a les coves accessibles directament i textos clau de la bioespeleologia moderna, com els de JEANNEL (1943), VANDEL (1964) o BARR (1968), es centren implícitament en la fauna i flora d'aquestes coves. És com si les qüestions pràctiques haguessin envaït els espais conceptuals. Fins a principis de la dècada de 1980 hom no parà atenció a les esquerdes com a hàbitat, fins a demostrar (per a sorpresa de molts bioespeleòlegs!) que el sistema d'esquerdes subepi-gees, l'anomenat medi subterrani superficial, o MSS, és hàbitat per espècies adaptades a la vida subterrània (JUBERTHIE et al., 1980). Avui, amb esquers disposats a l'MSS, podem trobar sense dificultats espècies que s'havien fet famoses per la seva raresa a les coves. A poc a poc, la fauna intersticial s'ha anat incorporant al conjunt de la fauna cavernícola, la qual cosa es reflecteix àdhuc en els noms de les monografies (per exemple, BELLÉS, 1987). Avui es reconeix a bastament la gran diversitat del medi subterrani, no tan sols estès per sistemes càrstics, comprnent-hi les esquerdes, sinó també per sistemes pseudocàrstics, formats per materials diversos (com els volcànics), que no són calcaris (JUBERTHIE, 2000).

Les condicions d'existència del medi subterrani

L'anàlisi de Racovitza sobre les condicions d'existència del medi subterrani fa èmfasi en els tres factors físics més importants que el caracteritzen: l'absència de llum, la temperatura més o menys constant i la humitat alta, però sovint hi posa matisos de seny que relativitzen sàviament els conceptes («*on peut considérer le domaine souterrain comme un habitat à température constante et basse, mais non à température identique dans toute son étendue, car chaque grotte possède sa température propre, qui dépend de causes générales: latitude, altitude et climat de la région où elle se trouve; mais elle dépend aussi de causes spéciales: disposition topographique, épaisseur des plafonds, humidité, etc.*», p. 392).

Quant als recursos energètics, i en contra de l'opinió generalitzada en el seu temps que considerava que l'aliment és sempre escàs a les coves, Racovitza fa un inventari complet de les classes de recursos que poden assolir el medi subterrani, alguns dels quals són altament energètics, com el guano de ratapinyada. Encara avui, l'escassetat de recursos es considera típica del medi subterrani, i moltes de les teories que expliquen l'evolució dels organismes cavernícoles es basen en aquesta assumpció. Tanmateix, hom ha anat constatant que, en general, la diversitat de recursos en el medi

subterrani és considerable i que, en determinats casos (en cavitats tropicals, per exemple), es pot parlar àdhuc de relativa abundància (POULSON i LAVOIE, 2000).

Amb relació a la selecció natural, al fet de saber si obra a les coves o no, Racovitza opina que «*il n'y a aucune raison de croire que la lutte pour l'existence et la concurrence vitale soient beaucoup moins actives là qu'ailleurs*» (p. 400), amb la qual cosa es mostra més darwinista que el mateix Darwin, que, a *L'origen de les espècies*, deia que la lluita per la supervivència devia ésser gairebé nul·la a les coves. De fet, les hipòtesis de Racovitza han estat confirmades pels estudis etològics, que han permès observar que els cavernícoles estan subjectes a pressions biòtiques no solament interespecífiques, sinó també intraespecífiques, que es manifesten en conflictes de territorialitat, competició per aconseguir recursos, i lluita per aconseguir parella (PARZEFALL, 2000).

Influència de les condicions d'existència sobre els organismes

Com els autors moderns, Emil Racovitza de seguida s'adona que el factor que més influència pot tenir en els animals que viuen en el medi cavernícol és l'absència de llum, factor al qual dedica catorze pàgines, mentre que als altres (temperatura, humitat, etc.) no els dedica més de tres pàgines a cadascun. Revisa detalladament l'efecte de la manca de llum sobre la pigmentació, hi inclou una assenyada classificació de les classes de coloració, i dedica un interès especial a l'efecte sobre l'aparell visual. Situant-se en una perspectiva darwinista, troba lògic que la manca de llum pugui menar al desenvolupament d'òrgans sensorials no visuals, però es mostra més evasiu a l'hora d'explicar la pèrdua de l'aparell visual, com correspon a un aspecte difícil, que encara avui dia ens resulta difícil d'interpretar (LANGECKER, 2000; RUDEL i SOMMER, 2003).

Racovitza també proposa que els ritmes circadians dels cavernícoles deuen ésser afectats per la manca de llum. Ho compara amb el lucífug, dels quals diu que «*sortent la nuit pour se procurer la nourriture ou pour satisfaire leurs besoins génitaux. Ils ont donc une période d'activité alternant régulièrement avec une période de repos. Cette périodicité a-t-elle persisté dans les moeurs de leurs descendants cavernicoles alors qu'elle est devenue complètement inutile, la nuit continue étant normale du domaine souterrain?*». D'acord amb les intuïcions de Racovitza, en diverses espècies cavernícoles s'ha comprovat la pèrdua dels ritmes circadians. També sabem que la glàndula pineal i la melatonina juguen un paper essencial en la sincronització dels ritmes circadians, i que en espècies epigees els nivells de melatonina són baixos durant el dia i alts durant la nit, mentre que en els cavernícoles aquesta diferència s'ha anat desdibuixant (LANGECKER, 2000).

Quant als recursos energètics, Racovitza opina que a les coves o regions en què siguin escassos, aquesta

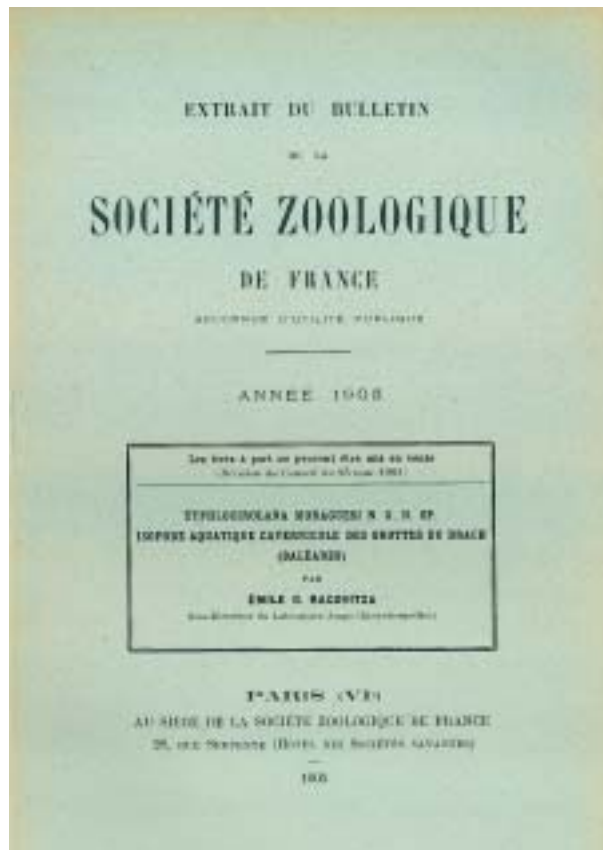


Figura 2: Portada de la separata del *Bulletin de la Société Zoologique de France* on es va publicar la descripció de *Typhlocirolana moraguesi*.

Figure 2: Title page of the issue of the *Bulletin de la Société Zoologique de France* enclosing the description of *Typhlocirolana moraguesi*.

escassetat pot influir sobre els pobladors cavernícoles. La influència no es donaria, però, sobre llur mida, com molt autors contemporanis suggerien, sinó que «*par contre, l'abondance ou l'absence de nourriture détermine le nombre des individus et influe sur leur reproduction*» (p. 395). Avui se sap que una de les maneres que tenen els animals cavernícoles d'enfrontar-se a la migradesa energètica és tendir a estratègies reproductives de tipus K (HÜPPOP, 2000), tal com exemplifiquen els cicles biològics contractes dels coleòpters troglòbics tan ben estudiats per DELEURANCE-GLAÇON (1963).

La classificació dels cavernícoles

Racovitza trobà un problema a l'hora de caracteritzar els cavernícoles i quan va voler classificar-los en categories. No li fou difícil establir una llista dels caràcters que tindria el cavernícol «ideal» (anoftalm, despigmentat, amb òrgans sensorials no visuals, fràgil, gràcil, amb apèndixs llargs, lucífug, estenoterm, higròfil i arítmic). Aquest són, d'altra banda, els caràcters invocats pels tractats posteriors de bioespeleologia, com els de JEANNEL (1943), VANDEL (1964) o BARR (1968).

Racovitza, però, es resisteix a generalitzar («*Il est difficile de savoir si le cavernicole idéal, que je viens d'esquisser, est réellement représenté dans les cavernes. Néanmoins, on peut citer quelques formes qui s'en rapprochent singulièrement .../... mais beaucoup d'autres, pourtant des vrais troglobies, ne présentent qu'un petit nombre de ces caractères*», p. 427). Una prudència en la generalització que ha estat confirmada per les dades modernes, que ens indiquen que no totes les espècies estrictament cavernícoles presenten els caràcters esmentats a dalt, que avui anomenem *troglobiomorfs*, mentre que, ensems, trobem espècies que no tenen res a veure amb el domini cavernícola però presenten alguns d'aquests caràcters (DESUTTER-GRANDCOLAS, 1997).

La variabilitat morfològica dels cavernícoles porta Racovitza a utilitzar un sistema de classificació de caràcter més aviat ecològic, la famosa classificació en troglobis (cavernícoles obligats), troglòfils (facultatius) i troglòxens (circumstancials o accidentals) basada en la que havia proposat J. R. Schiner l'any 1854. Sap que no és una classificació satisfactòria, perquè «*ces caractères distinctifs sont vagues; il ne peut en être autrement. Il existe de nombreuses formes de passage qu'il est impossible de placer dans un groupe plutôt que dans l'autre*» (p. 437), però «*comme dans la pratique les classifications sont nécessaires, choisissons la moins mauvaise*» (p. 436). El temps li ha donat la raó, ja que la classificació de Schiner-Racovitza ha esdevingut la més emprada en tota la literatura biospeleològica posterior a l'*Essai*. Tothom segueix insistint en el fet que no és satisfactòria i que s'empra de manera intuïtiva, però el cas és que ha estat una eina insubstituïble per a entendre'ns, que és, al capdavall, allò que compta.

Els processos de colonització cavernícola

L'opinió tal vegada més estesa a finals del segle XIX, exemplificada per científics tan influents com A. S. Packard a Amèrica o E. Lankester a Europa, considerava que els processos de colonització cavernícola s'iniciaven en unes circumstàncies fortuïtes, en què els individus colonitzadors arribaven al medi cavernícola de manera accidental. Tanmateix, Emil Racovitza oposa a aquestes teories «accidentalistes» la hipòtesi d'una colonització activa, a partir d'espècies que estarien ja «preadaptades» a viure en el medi subterrani, i per a les quals aquest medi no seria tan hostil com pot semblar a primer cop d'ull, i en què trobarien noves oportunitats per explotar.

Amb el concepte de *preadaptació*, que després havia d'ésser utilitzat a bastament per JEANNEL (1943) i els seus seguidors per a explicar la colonització del medi cavernícola, Racovitza no fa més que descriure allò que avui s'ha posat de moda dir *exaptació*, i que fou definit formalment per GOULD i VRBA (1982). Encara resulta més sorprenent, però, veure com Racovitza, amb la seva hipòtesi de la colonització activa («voluntà-

ria» com ell diu, p. 461 i següents), que permet l'exploració de nous recursos, s'avança a les teories modernes de la colonització del medi cavernícola. Aquestes teories consideren que el medi cavernícola pot ésser objecte de colonització no tal sols per raons de supervivència (les coves usades com a refugi arran d'una catàstrofe al món epigeu), sinó també d'oportunitisme (les coves usades com a espai verge per colonitzar) o de conveniència (les coves usades com a via d'escapament si apareixen noves pressions competitives a l'exterior) (BELLÉS, 1991; HOLSINGER, 2000).

Els successors de l'escola francesa de Racovitza, com JEANNEL (1943) o VANDEL (1964), se centraren gairebé exclusivament en la hipòtesi de la supervivència enfront de catàstrofes climàtiques, la qual cosa és lògica fins a cert punt ja que aquests autors tenien com a referència el context faunístic europeu i la història paleogeogràfica d'aquest continent, comprenent-hi les glaciacions. De fet, la metàfora dels fòssils vivents de les cavernes (JEANNEL, 1943) i el model catastrofista de colonització deixaren una empremta profunda, no tan sols en la biospeleologia europea, sinó també en la nord-americana (BARR, 1968). La descoberta d'una fauna cavernícola tropical perfectament representada (HOWARTH, 1983) fou allò que vingué a trastocar els vells paradigmes i abocà a la consideració de les hipòtesis d'oportunitisme i de conveniència. El que resulta remarcable, una vegada més, és la clarividència de Racovitza; el fet que veïés aquestes possibilitats el 1907, quan la fauna cavernícola tropical era pràcticament desconeguda.

Evolució subterrània

Els mecanismes que expliquen l'evolució dels cavernícoles s'han revelat complexos i encara no és clar quin pes s'ha de donar als arguments seleccionistes en comparació amb els arguments neutralistes (CULVER i WILKENS, 2000; RUDEL i SOMMER, 2003). En aquest tema, com és natural per la seva dificultat i per la provisionalitat de la informació, Racovitza es mostra molt prudent. Tot i això, utilitza conceptes que avui ens semblen molt moderns, com, per exemple, admetre que la velocitat d'evolució pot ser lenta i gradual, típicament darwiniana, o bé ràpida, o fins i tot a salts, tal i com proposava C. H. Eigenmann el 1900 («*saltatory variation*»), cosa que recorda la teoria dels equilibris puntuats formulada per N. Eldredge i S. J. Gould el 1972, i que va estar tant de moda en les dècades de 1970 i 1980. Referint-se a les tres classes d'evolució, lenta, ràpida o a salts, Racovitza diu que «*peuvent être admises toutes les trois, car s'il n'est pas possible de soutenir que tous les cavernicoles se sont adaptés par transformation lente, ou par transformation rapide, ou par mutations, il faut admettre que les trois modes d'évolution se rencontrent dans l'histoire des adaptations subies par les habitants du domaine souterrain*» (p. 450-451).

En els processos d'especiació, Racovitza admet que l'isolament inicial de les poblacions cavernícoles

pot haver estat una de les possibilitats, és a dir, admet allò que avui anomenem *processos al·lopàtrics*, tan cars a BARR (1968) o SBORDONI (1982). Tanmateix, i en una prova més d'amplitud de mires, li agrada més pensar que «*les lucífuges qui ont fourni les immigrants habitent soit les fentes et abris des lapiaz, soit les entrées de grottes, soit les eaux en continuité directe avec les eaux souterraines. Au commencement il y a certainement non isolement, mais promiscuité*» (p. 456-457), amb la qual cosa se situa en la línia de les tendències més actuals que proposen processos d'especiació parapàtrics o simpàtrics, que han estat defensats per MAYR (1970) i invocats per al cas de la colonització subterrània per diversos autors (per exemple, HOWARTH, 1987), en el marc de models de lliscament adaptatiu («*adaptive-shift*») (HOLSINGER, 2000).

Una darrera prova de la modernitat del treball de Racovitza és la hipòtesi que proposa que els cavernícoles poden tornar a colonitzar medis epigeus («*n'est-il plus logique de penser que bien souvent les superficiels à caractères cavernicoles sont d'anciens habitants de cavernes retournés à la surface à la suite d'une période humide?*», p. 478). Es tracta d'una hipòtesi antiintuïtiva i valenta, que xoca frontalment amb les teories ortogenetistes de VANDEL (1963) i amb l'opinió de varies generacions de bioespeleòlegs fins a l'actualitat. Tan sols recentment (DESSUTTER-GRANDCOLAS, 1997) s'han començat a aportar arguments, en aquest cas filogenètics, que suggereixen que el procés d'evolució subterrània pot ser reversible. Cap al final de l'*Essai*, Racovitza torna a remarcar aquesta possibilitat: «*Mais même en supposant que la retraite soit complètement coupée à tous les cavernicoles, cela ne signifie point qu'ils ne pourront quelquefois perpétuer leur race, en se transformant et en s'adaptant à des nouvelles conditions d'existence. Le temps ne leur fera pas défaut, car on connaît la lenteur des phénomènes, et nombreux sont ceux pour qui cette transformation n'est pas plus difficile à imaginer que celle qui les fit naître de leur souche lucicole. Il ne peut y avoir d'objections de principe à l'hypothèse du retour possible des cavernicoles vers leur habitat originel. Mais, malheureusement, faute d'études dirigées dans ce sens, on ne peut pas citer des preuves formelles à son appui*». Clarivident, però amb seny, com sempre.

L'Essai en perspectiva. La rauxa i el seny

Els exemples vistos són tan sols una mostra del tarannà rigorós i intel·ligent que presideix el document d'Emil Racovitza. De fet, la seva clarividència únicament pot ésser plenament reconeguda ara, quan moltes de les seves prediccions s'han complert. Alhora, la perspectiva de gairebé cent anys permet apreciar l'amplitud de mires de Racovitza, que sovint ens resulta superior a la dels seus coetanis i d'alguns dels seus successors. Amb la reducció que hom ha fet després del problema de l'evolució dels animals cavernícoles,

des dels enfocaments estretament «preadaptacionistes» de R. Jeannel fins a les forçades teories ortogenetistes d'A. Vandel (vegeu BELLÉS, 1977), semblaria com si el camí iniciat per l'*Essai* hagués donat un tomb cap enrere. Fins fa poc hom no ha eixamplat de bell nou els horitzons i hom ha recuperat l'edifici espaiós, de grans finestrals i alt de sostre que ens descrivia Racovitza el 1907. Per arribar a això, però, han calgut moltes dades faunístiques i ecològiques de nous mons cavernícoles, com els de les latituds tropicals o el dels sistemes cavernícoles no calcaris, molta feina experimental en el camp fisiològic i etològic, moltes dades empíriques sobre la variabilitat genètica i l'evolució d'espècies cavernícoles, et caetera.

Tota aquesta feina, en bona part corroboradora de les idees de Racovitza, és allò que permet valorar en la seva mesura justa els mèrits de l'*Essai*. Alhora, i tal vegada per damunt de la clarividència de Racovitza, escau també destacar el contrast entre la prosa contundent de la seva exposició, i la contenció que esmerça en les conclusions. Una prosa fina com un ganivet esmolat, que no amaga ni les fòbies («*Joseph et Packard ont décrit, plutôt mal, trois Copépodes cavernicoles dont l'existence en tant qu'espèce n'est rien moins que certaine*», p. 447), ni les fil·lies («*Peyerimhoff a tout récemment proposé une séduisante théorie pour fixer l'âge des cavernicoles terrestres*», p. 469). Amb un estil a voltes líric («*Me voilà donc lancé en pleine bataille, et s'il m'arrive d'y laisser des plumes, ce ne sera pas faute d'avoir ignoré le péril*», p. 376), a voltes sarcàstic («*la théorie nouvelle de Viré qu'on pourrait désigner sous le nom de "théorie de la pigmentation instantanée"...* », p. 414), però sempre clar i precís. A les conclusions, però, l'estil és contingut, hi posa especialment el seny i el mètode científic, i també aquell saludable escepticisme que caracteritza les persones sàvies.

En definitiva, la modernitat del text de Racovitza ens sorprèn i, alhora, ens dona una lliçó pertinent de com fer una feina científica que romangui ben feta durant cent anys, si més no. Tan sols per això, que no és poc, val la pena rellegir-lo.

Bibliografia

- BARR, T.C. (1968): Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evol Biol.*, núm. 2, p. 35-102.
- BELLÉS, X. (1987): *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibèrica i les illes Balears*. Madrid-Palma de Mallorca: C.S.I.C. - Ed. Moll.
- BELLÉS, X. (1991): Survival, opportunism and convenience in the processes of cave colonization by terrestrial faunas. *Oecol. aquatica*, núm. 10, p. 325-335.
- CULVER, D.C.; WILKENS, H. (2000): Critical review of the relevant theories of the evolution of subterranean animals. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 381-398.
- DELEURANCE-GLAÇON, S. (1963): Recherches sur les Coléoptères troglobies de las sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sc. Nat., Zool. (Biol. Anim.)*, núm 5, p. 1-172.
- DESSUTTER-GRANDCOLAS, L. (1997): Studies in cave life evolution: a rationale for future theoretical developments using phylogenetic inference. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, núm. 35, p. 23-31.
- GOULD, S.J.; VRBA, E.S. (1982): Exaptation — a missing term in the science of form. *Paleobiology*, núm. 8, p. 4-15.

- HOLSINGER, J.R. (2000): Ecological derivation, colonization, and speciation. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 399-415.
- HOWARTH, F. (1983): Ecology of cave arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, núm. 28, p. 365-389.
- HOWARTH, F. (1987): The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Int. J. Speleol.*, núm.16, p. 1-16.
- HÜPPOP, K. (2000): How do cave animals cope with the food scarcity in caves?. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 159-188.
- JEANNEL, R. (1943): *Les fossiles vivants des cavernes*. Paris: Gallimard.
- JUBERTHIE, Ch. (2000): The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 17-39.
- JUBERTHIE, Ch.; DELAY, B.; BOUILLON, M. (1980): Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mém. Biospéol.*, núm. 7, p. 19-52.
- LANGHECKER, T.G. (2000): The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 135-157.
- MAYR, E. (1970): *Populations, species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- PARZEFALL, J. (2000): Ecological role of aggressiveness in the dark. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 221-228.
- POULSON, T.L.; LAVOIE, K.H. (2000): The trophic basis of subsurface ecosystems. A: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. [eds.]. *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, p. 231-249.
- RACOVITZA, E.G. (1907): Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch. Zool. Exp. Gén., 4e série*, núm. 6, p. 371-488.
- RUDEL, D.; SOMMER, R.J. (2003): The evolution of developmental mechanisms. *Dev. Biol.*, núm. 264, p. 15-37.
- SBORDONI, V. (1982): Advances in speciation of cave animals. A: BARIGOZZI, C. [ed.]. *Mechanisms of speciation*. New York: Liss, p. 219-240.
- VANDEL, A. (1964): *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Paris: Gauthier Villars.