



**5. INTERNATIONALER
KONGRESS FÜR
SPELÄOLOGIE
STUTT GART 1969**

4 ABHANDLUNGEN

Verband der Deutschen Höhlen- und Karstforscher e.V., München



ABHANDLUNGEN

Sektion

Biospeläologie

In Kommission bei der Fr. Mangold'schen Buchhandlung, Blaubeuren

V. Int. Kongr. Speleologie Stuttgart 1969, Abh.	Bd. 4	München 1969
--	-------	--------------

Gedruckt mit Zuschüssen des Bundesministeriums für Bildung und Wissenschaft in Bonn, des Kultusministeriums Baden-Württemberg in Stuttgart und der Vorarlberger Landesregierung in Bregenz.

Herausgeber: Verband der deutschen Höhlen- und Karstforscher e. V., München. Geschäftsstelle: D 744 Nürtingen, Eschenweg 3.

Schreibarbeiten und 2. Korrektur: Übersetzungsbüro G. UPPENBRINK, D 7015 Korntal.

1. Korrektur: H. BINDER, K. E. BLEICH, K. DOBAT, F. FUCHS, A. GERSTENHAUER, O. KOEDER, D. LICHTENSTEIN, G. NAGEL, K.-H. PFEFFER, E. WARTMANN.

Druck: ELMAR WEILER, D 7021 Musberg.

1.	COOPER, J. E.:	Biological Studies in Shelta Cave, Alabama	B 1
2.	MESTROV, M., LATTINGER-PENKO, R. & TAVČAR, V.:	Contributions à l'étude de la faune des eaux interstitielles continentales de Yougoslavie	B 2
3.	OLDHAM, A.:	Bat Studies in the West of England U. K. - a Review	B 3
4.	MAGNÉ, J.:	Les Trichoptères cavernicoles du sud-ouest de la France	B 4
5.	NICHOLAS, G.:	Observations on the Behavior and Longevity of Cavernicolous Rhabdophoridae (Orthoptera)	B 5
6.	AELLEN, V. & STRINATI, P.:	Chauves-souris cavernicoles de Tunisie	B 6
7.	CAUMARTIN, V.:	Note sur l'écologie du genre Thiobacillus, en caverne	B 7
8.	JEFFERSON, G. I.:	The Distribution of Hypogean Animals in the British Isles	B 8
9.	BERNASCONI, R.:	Zur Kenntnis von Bythiospeum (Mollusca Gasteropoda Hydrobiini) im Schweizer und Französischen Jura	B 9
10.	GINET, R.:	Rythme saisonnier des reproductions de Niphargus (Crust. Amphip. hypogé)	B 10
11.	MAGNIEZ, G.:	Données récentes sur les Stenasellidae (Crustacea Isopoda Asellota)	B 11
12.	HENRY, J.-P.:	Sur la biogéographie et l'écologie des Aselles hypogés de France	B 12
13.	DELHEZ, F. & CHARDEZ, D.:	Protozoaires des grottes de Belgique	B 13
14.	RACOVIČA, G.:	Recherches sur l'écologie du Bathysciinae Trogllobionte Pholeuon proserpinae glaciale JEANNEL	B 14
15.	ESPANOL, F. & ESCOLA, O.:	La biospeleologia en Espana - resumen histórico	B 15
16.	ČURČIĆ, B. P. M.:	On some Distributional Characteristics of Araneae Found in the Caves of North-Eastern Serbia - The Iron Gate Region	B 16
17.	DURAND, J.P.:	Sur les photorécepteurs rétiniens de Proteus anguinus LAURENTI, Urodèle souterrain aux yeux rudimentaires. Note préliminaire	B 17
18.	JUBERTHIE, C. & ROUCH, R.:	Quelques données récentes sur l'écologie souterraine	B 18
19.	EHRENBERG, K.:	Die bisherigen Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schlenkendurchgangshöhle im Land Salzburg	B 19
20.	TABACARU, J.:	Über die Verbreitung der cavernicolen Landisopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete	B 20
21.	MALEZ, M.:	Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen aus den Höhlen Kroatiens	B 21
22.	SCHMIDT, E.:	Beobachtungen an der Höhlenbärenschicht des "Bärenlochs" im schweizerischen Tafeljura	B 22
23.	GOUNOT, A.-M.:	Contribution à l'étude des bactéries des grottes froides	B 23
24.	ARGANO, R., SBORDONI, M. C. & SBORDONI, V.:	The Humidity Response of some Cavernicolous Coleoptera	B 26
25.	LELEUP, N.:	La notion de troglobiose chez les Insectes	B 27
26.	DOBAT, K.:	Neue Ergebnisse zur Lampenflora Deutschlands	B 28
27.	GRÜNINGER, W.:	Untersuchungen zur rezenten Kalktuffbildung im Ermstal (Schwäbische Alb)	B 29
28.	STRINATI, P. & AELLEN, V.:	Faune des grottes suisses	B 31
29.	JUBERTHIE-JUPEAU, L.:	Reproduction et mue chez les Décapodes souterraines du genre Troglocarid DORMITZER 1853	B 32

BIOLOGICAL STUDIES IN SHELTA CAVE, ALABAMA

J. E. COOPER (Institute of Speleology and Department
of Zoology, University of Kentucky,
Lexington, Kentucky / U.S.A.)

Abstract:

Shelta Cave, Huntsville, Alabama, U. S. A., harbors a faunal aggregation showing the greatest species diversity and community complexity yet discovered in an American cave, especially in its aquatic component. The terrestrial fauna is represented to date by 4 Phyla, 9 Classes, 22 Orders, and 32 minor taxa identified, and other taxa yet unidentified, while the aquatic fauna shows 5 Phyla, 9 Classes, 12 Orders and 21 minor taxa identified. Of this total, at least 18 species are troglobites. In addition, Shelta is or will be the type locality for 10 of the recorded species. Intensive ecological studies were initiated in the autumn of 1968, with emphasis on the decapod crustacean populations of the aquatic community. A small colony of the endemic atyid shrimp, Palaeomonias alabamae, has been confined in the cave for study. Of the three syntopic species of troglobitic crayfishes present, 479 individuals have been examined, marked and released, and recapture rates for them are high. The three species appear to show character displacement with respect to size. Studies concerning the effects of species diversity on community structure have been initiated, and experiments to shed light on intra- and interspecies social behaviour are being designed.

Shelta Cave, located in the City of Huntsville, Alabama, U. S. A., contains a macroscopic faunal aggregation showing the greatest species diversity and community complexity yet discovered in an American cave. This is particularly true of the aquatic component of the ecosystem, which probably contains more major troglobite species than any known cave in the world. Sporadic collecting in the cave has been going on for at least 40 years, and published references to its fauna are many (see Bibliography). My wife Martha and I have made periodic trips to the cave to collect and study its aquatic fauna since the summer of 1963, and in the autumn of 1968 we began intensive ecological studies there. Our initial emphasis is on the ecology of the decapod crustacean populations.

Shelta is a cave of considerable volume developed in the fossiliferous Warsaw Limestone of Mississippian age on the eastern edge of the Highland Rim (co-ordinates T3S/R1W/Section 27 on the Meridianville Quadrangle, U. S. Geological Survey Topographic Map). The cave essentially consists of three large rooms connected by narrow passages and crawls (see Figure 1). In late summer and early autumn when the water table drops in northern Alabama the only major water in the traversible cave is West Lake and its effluent stream in Miller Hall, and main elements of the aquatic community are concentrated there. West Lake, whose source is currently unknown, is apparently perched above the sub-floor groundwater, which is accessible only through a small "Window" in the Cul-de-Sac at the southwest end of Johnson Hall. A series of low-water pools, collectively called East Lake, persist in the far eastern end of North Hall at this time. These are apparently residual groundwater and they often contain small numbers of troglobites. In late winter the water table rises rapidly in response to heavy area precipitation, and Shelta experiences extreme flooding. In mid-January, 1969, during the initial stages of flooding, the rate of rise was measured at .42 metres/day. By early February the water in the entire voluminous cave had risen approximately 6.2 metres (a precise measurement will be made in March) and was still continuing to rise at a rate of .15 metres/day. During normal summer when rainfall is drastically reduced the waters of the cave recede, producing a series of lakes which gradually diminish until the hydrological cycle is completed and low-water conditions once more obtain. Other water in the cave consists of seasonal drip pools and their run-off, in which flatworms and amphipods have been found, and two, small permanent waterfalls in Miller Hall.

In addition to the biological studies discussed below, certain physico-chemical parameters are frequently monitored, including: dissolved oxygen, total alkalinity, temperature, water depth and stream velocity, habitat volume, abiotic habitat diversity, and substrate composition.

By way of a progress report on some of the biological data to date, following is a phylogenetic listing of the fauna of Shelta Cave, broken down into terrestrial and aquatic species. Since early emphasis in the work has been on analysis of the aquatic community, only that part of the list is annotated. Although species are continually being added to the list as studies progress, it is undoubtedly complete with respect to those aquatic elements which are major in both biomass (number and size) and biotic role. Analysis of the microfauna of both major habitats has just begun.

Phylum Annelida

Class Clitellata

Order Oligochaeta

Bimastos tumidus

(*) = troglobite

(+) = Type locality

(@) = Shelta endemic

Phylum Arthropoda

Class Arachnida

Order Araneae

Phanetta subterranea (*?)Nesticus pallidusTidarren sisyphoides

Order Pseudoscorpionida

Tyrannochthonius sp. (*)

Order Phalangida

Bishopella laciniosa

Order Acarina

Family Machrochelidae

Family Protoplophoridae

Several unidentified families

Class Crustacea

Order Isopoda

Miktoniscus alabamensis (+)

Class Diplopoda

Order Chordeumida

Scoterpes sp. (*)

Order Polydesmida

Euryurus erythropygus

Class Pauropoda

Unidentified material

Class Insecta

Order Collembola

Pseudosinella hirsuta (*)

Order Diplura

Plusiocampa henroti (*, +)

Order Thysanura

Nicoletia sp. (*, +, @?)

Order Orthoptera

Ceuthophilus sp.

Order Psocoptera

Psyllipsocus ramburi ?

Order Diptera

Family Helomyzidae

Order Coleoptera

Pseudanophthalmus loedingi loedingi (*, +)Ptomaphagus henroti ellipticus (*, +)Ptomaphagus loedingi loedingi (*, +)Scaphinotus (s. str.) unicolor

Phylum Mollusca

Class Gastropoda

Order Stylommatophora

Helicodiscus barri (*)Helicodiscus inermisMesodon inflectusGlyphyalina specusZonitoides arboreus

Phylum Chordata

Class Amphibia

Order Caudata

Plethodon glutinosus glutinosusEurycea lucifuga

Class Mammalia

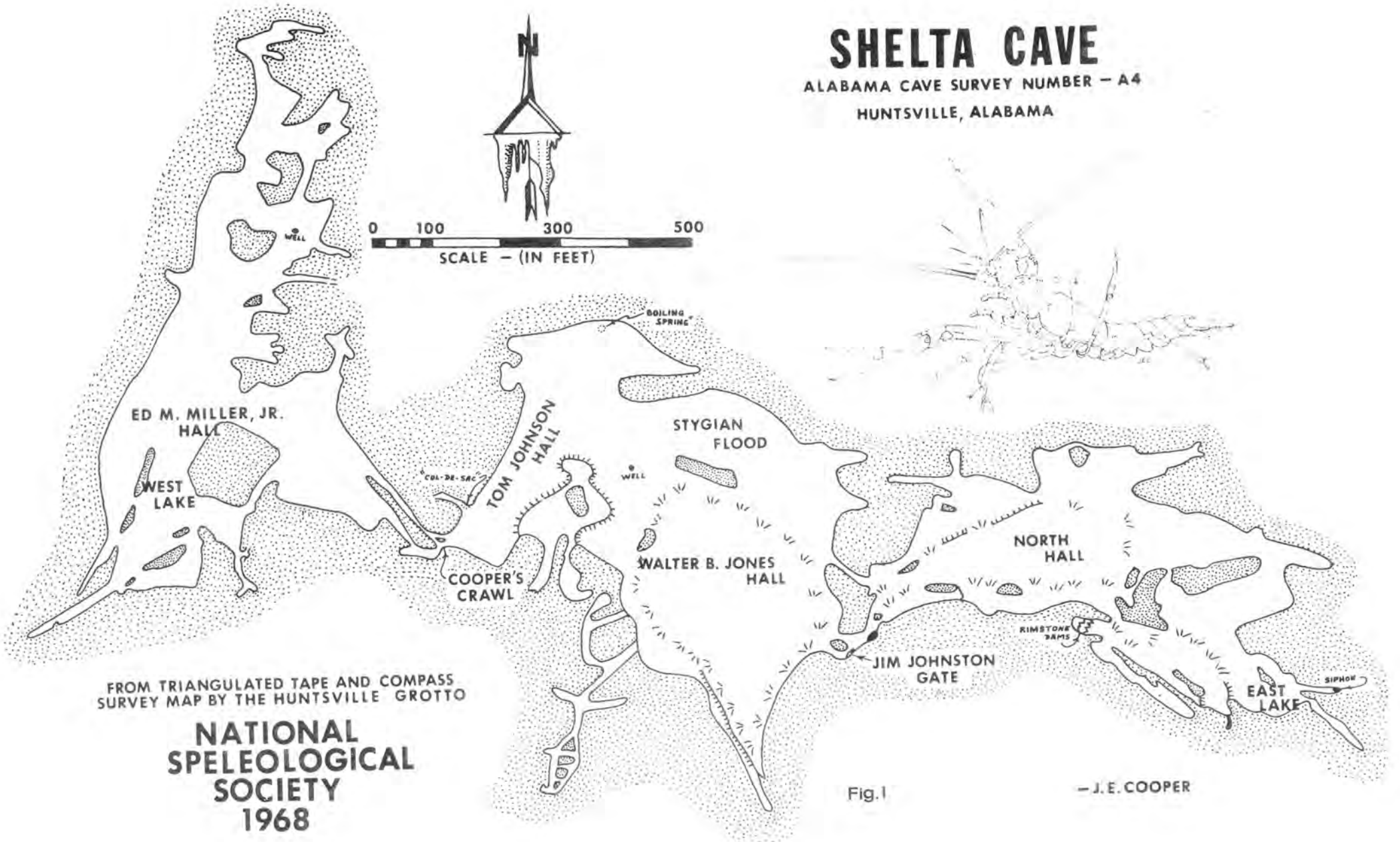
Order Marsupialia

Didelphis marsupialis virginianus

SHELTA CAVE

ALABAMA CAVE SURVEY NUMBER - A4

HUNTSVILLE, ALABAMA



- Order Chiroptera
 - Myotis grisescens
- Order Rodentia
 - Mus musculus subsp.
- Order Carnivora
 - Procyon lotor subsp.

Aquatic Species

- Phylum Protozoa
 - Class Zoomastigophora
 - Order Kinetoplastida
 - Bodo celer
 - Bodo minimus
 - Rhynchomonas nasuta
 - Cercomonas crassicauda
 - Class Phytomastigophorea
 - Order Chryomonadida
 - Monas obliqua
 - Monas elongata
 - Class Rhizopodea
 - Order Amoebida
 - Amoeba guttula
 - Amoeba vespertilio
 - Order Arcellinida
 - Pseudodifflugia gracilis
 - Class Actinopodea
 - Order Centrohelida
 - Heterophrys sp.

Culturing and identification of protozoan samples from Shelta has only recently been undertaken by Stephen M. Gittleson and Richard Hoover of the University of Kentucky. The above-listed organisms are those identified to date, but many others are doubtless present in the waters of the cave.

- Phylum Platyhelminthes
 - Class Turbellaria
 - Order Tricladida
 - Sphalloplana sp. (*, +)

Several specimens of an unidentified and to date quite rare new species of troglobitic flatworm have been collected on one occasion. They were found in a drip pool near the North Room rimstone dams by Stewart Peck and it is not known if this species is also a member of the lake fauna.

- Phylum Annelida
 - Class Clitellata
 - Order Oligochaeta
 - Family Branchiobdellidae

Unidentified branchiobdellid worms live as commensals on the crayfishes of the lake community, particularly on Orconectes pellucidus australis. Their importance has not been assessed but is under investigation as is their possible species-specific distribution. Specimens are being examined by Perry Holt, (Virginia Polytechnic Institute), for identification.

- Phylum Arthropoda
 - Class Crustacea
 - Order Podocopa
 - Sagittocythere barri (*)

This troglobitic entocytherid ostracod has been reported as commensal on O. p. australis in Shelta (Hart and Hobbs, 1961; Hart and Hart, 1966).

Order Amphipoda

Stygobromus (vitreus group) (*)

Specimens of this unidentified and probably undescribed troglobitic amphipod are found in drip pools and their run-off. None has as yet been seen in the lakes, although run-off waters enter them at several places and although many of the drip pools are seasonally inundated by rising waters. John R. Holsinger (Old Dominion College), who is currently studying the troglobitic amphipods of the United States, views many of them as members of the interstitial fauna of limestone areas (personal communication).

Order Decapoda

Palaemonias alabamiae Smalley (*, +, @)

This Shelta endemic is one of only two known troglobitic atyids in the United States, the other being P. ganteri from Mammoth Cave, Kentucky. It is not rare, but its abundance and density vary considerably with season, being greatest in the autumn and early winter. It is definitely one of the food items of the predatory fish Typhlichthys subterraneus in Shelta. Practically nothing is yet known about the biology of this animal but a small colony has been confined in the cave and is under study.

Cambarus (cf. tenebrosus)Cambarus jonesi (*)Orconectes pellucidus australis (*, +)Orconectes ? sp. (*, +, @)

Although the pigmented troglophile, Cambarus (cf. tenebrosus), is listed among the crayfishes found in Shelta Cave, it should be emphasized that only two specimens, both females, have ever been seen there. One was found during a spring flood and the other, which was ovigerous, during the summer. The ovigerous specimen points up the disadvantage faced by the troglophilic crayfish in this cave, where its young would most likely have to cope with the sensitive predator Typhlichthys, as well as compete with established populations of the three troglobitic crayfishes. Apparently no young of the troglophile have ever managed to survive in the cave and the two adults found are regarded as occasional strays rather than as significant components of the aquatic community.

Shelta Cave is one of only three caves or sinks known to house three sympatric and syntopic species of troglobitic crayfishes. The other two are in central Florida, and may not represent actual syntopy since one of the species in them apparently avoids competition by utilizing a radically different part of the habitat. The situation of syntopy presents a unique opportunity for the study of inter-relationships amongst closely related and closely associated species in a simplified ecosystem, and possible character displacement (see Brown and Wilson, 1956), particularly with respect to size. C. jonesi is intermediate in size and abundance between the other two species, and in Shelta specimens average smaller in size than specimens in the type locality of the species, Cave Spring Cave, Morgan County, Alabama, as well as in most other caves where it occurs. Adults of O. p. australis, on the other hand, are the largest animals in Shelta and the species contributes the greatest part of the total biomass of the lake community. In Shelta this species attains a greater size both in maximum and in average adult carapace length, than it does in any other part of its rather extensive range. The rarest and smallest of the three troglobitic crayfishes in Shelta Cave is an endemic new species currently referred to the genus Orconectes (Cooper and Cooper, in MS).

Total-census and marking of the three troglobitic crayfish species is being attempted. The cave is visited for a period of several days at least once a month; crayfish are netted and sometime trapped, and then they are processed. Processing a crayfish consists of recording carapace length; sex; reproductive information (such as "form" of males as reflected in gonopodal conformation, and presence of eggs, oocytes and cement glands in females); damaged and/or missing appendages; presence and state of regenerating buds; obvious scars and other marks; molt stage and carapace condition relative to molting; gut condition; and presence of branchiobdellids. The animal is then injected just under the abdominal sternites with a fairly viscous permanent ink and a number is painted on the carapace with colored enamel. Most of the crayfish have a relatively transparent exoskeleton, which greatly facilitates obtaining information from the living specimens. After processing, the animals are released, usually at the site of capture. As of February 10, 1969, 368 O. p. australis, 80 C. jonesi and 31 O. sp. had been processed, and overall recapture rates for the three species were 40%, 33% and 25% respectively. The C. jonesi and O. sp. show a 1:1 sex ratio and the O. p. australis are very close to this (189 females, 179 males). Preliminary movement data indicate that the crayfish in Shelta maintain no particular home ranges, but further observation is required to substantiate or repudiate this view.

Correlative studies of troglobitic crayfish populations in several northern Alabama caves which do not exhibit the species diversity seen in Shelta will be undertaken to see how diversity affects community structure. Of particular interest is the effect of the predatory fish, Typhlichthys subterraneus. Caves are known for example, in which: (1) O. p. australis is the only crayfish present with Typhlichthys; (2) C. jonesi and Typhlichthys co-exist; (3) C. jonesi is found with another troglobitic crayfish without Typhlichthys; and

(4) C. Jonesi and another troglobitic crayfish co-exist with Typhlichthys. All of these situations and others are being investigated.

Experiments intending to shed light on intra- and interspecies social behaviour are being designed (see, for example, Bovbjerg, 1953 and 1956; Lowe, 1956; Penn and Fitzpatrick, 1963). Continual laboratory studies are in progress to determine the efficacy of various marking methods.

Phylum Chordata

Class Osteichthyes

Order Percopsiformes

Typhlichthys subterraneus (*)

Shelta houses a large population of this fish, but we have undertaken no complete census or reliable sampling as yet. Poulson carried out regular surveys of the population for a number of years (see Poulson, 1963), and our data on the crustaceans may ultimately be correlated with his data on the fish. Typhlichthys is the top carnivore in the cave, and adults are definitely known to feed on Palaemonias and on small planktonic crustaceans. They undoubtedly prey on young crayfish as well.

Class Amphibia

Order Caudata

Gyrinophilus palleucus subsp. (*)

A few specimens of this large, perennibranch troglobite have been seen in the lakes on several occasions and two have been captured. Although it is a voracious carnivore and is known to feed on troglobitic crustaceans in other caves (e.g. Cooper and Cooper, 1968), its status as a significant predator in Shelta is questionable because of its apparent rarity there. Further investigations may require a revision of this opinion.

Acknowledgements:

Shelta Cave is the property of the National Speleological Society, which controls access to the cave, and I would like to thank the Research Advisory Committee of that organization for permission to conduct this research project. I would also like to thank the N.S.S. for partial financial assistance in the form of its Stone Research Award for 1967. Appreciation is extended to Stewart Peck, Harvard University, for information on certain of the terrestrial fauna of the cave and references concerning the same; Thomas L. Poulson, Yale University and Thomas C. Barr, Jr. and Robert A. Kuehne, University of Kentucky, for suggestions and constructive criticisms; and to the following specialists for identification of materials: Thomas C. Barr, Jr., University of Kentucky (carabid beetles); Nell Causey, Louisiana State University (diplopoda); Kenneth Christiansen, Grinnell College (collembola); G. E. Gates, Bangor, Maine (annelida); Willis Gertsch, Portal Arizona (spiders and phalangids); Stephen M. Gittleson, University of Kentucky (protozoa); John R. Holsinger, Old Dominion College (amphipoda); Richard Hoover, University of Kentucky (protozoa); Leslie Hubricht, Meridian, Mississippi (gastropoda); William Muchmore, University of Rochester (pseudoscorpions and miktoniscid isopods); and Stewart B. Peck, Harvard University (catopid beetles). For assistance in the field I am indebted to many members of the National Speleological Society, especially the members of the Huntsville Chapter, and my son John E. Cooper, Jr. of Cockeysville, Maryland. Very special thanks are due to Dr. and Mrs. Walter B. Jones of Huntsville for furnishing me with living and laboratory quarters in their home not far from Shelta Cave and for a host of other advantages far too numerous to list. The assistance of a National Science Foundation Summer Traineeship for 1967, a University of Kentucky Summer Research Assistantship for 1968, and a twelve-month National Science Foundation Graduate Traineeship (GZ-842) for the academic year 1968-69 are gratefully acknowledged. Finally, my most special thanks go to my wife, Martha Riser Cooper, without whose constant encouragement, interest and outstanding assistance under very trying field conditions this study would be completely impossible.

Bibliography:

- ARCHER, Allan F. 1940 Some cave spiders of Alabama. J. Ala. Acad. Sci. 12(2):28.
 " " " 1946 The Theridiidae or comb-footed spiders of Alabama, Geol. Surv. Ala. Mus. Paper 22.
 BARR, Thomas C. Jr. 1963 Studies on the cavernicole Ptomaphagus of the United States (Coleoptera; Catopidae) Psyche, 70(1):50-58.
 BOVBJERG, R.V. 1953 Dominance order in the crayfish Orconectes virilis (Hagen). Physiol Zool., 26(2):173-178.
 " " " 1956 Some factors affecting aggressive behaviour in crayfish. Physiol Zool. 29(2):128-136.
 BROWN, W.C. Jr. and E.O. Wilson. 1956 Character displacement. Syst. Zool., 5:49-64.
 CONDE, Bruno 1949 Campodeides cavernicoles de la region des Appalaches. Notes Biospeleol. 4. Publ. Mus. Nat. Hist. Paris, 12:125-137.

- COOPER, John E. 1966. Preliminary observations on the biology of Shelta Cave, Alabama. *Bull. Nat. Speleol. Soc.*, 28:6-7 (abstract).
- " " " 1968. Shelta Cave, a biological marvel. *N. S. S. News*, 26(2):33-35.
- " " " 1969. Gyrinophilus palleucus in Georgia, with comments on Alabama and Tennessee populations. *J. Ala. Acad. Sci.*, in press.
- " " " and Martha R. Cooper. 1968. Cave-associated herpetozoa II. Salamanders of the genus Gyrinophilus in Alabama caves. *Bull. Nat. Speleol. Soc.*, 30(2):19-24.
- COOPER (née PISER), Martha R. 1965. Sensory specialization and allometric growth in cavernicolous crayfishes. *Summaries of lectures, 4th Internat. Cong. Speleol., Yugoslavia*, p. 85 (abstract).
- GOODNIGHT, Clarence J. and M. L. Goodnight. 1942. New Phalangodidae (Phalangida) from the United States. *Amer. Mus. Novitates*, No. 1188:1-18.
- HART, C. W. Jr. and H. H. Hobbs, Jr. 1961. Eight new troglobitic ostracods of the genus Entocythere (Crustacea, Ostracoda) from the eastern United States. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 113(8):173-185.
- " " " and D. G. Hart. 1966. Four new entocytheriid ostracods from Kentucky, with notes on the troglobitic Sagittocythere barri. *Notulae Naturae* No. 388:1-10.
- HATCH, Melville H. 1933. Studies on the Leptodiridae (Catopidae) with descriptions of new species. *J. New York Entomol. Soc.*, 41:187-239.
- HOBBS, Horton H., Jr. 1942. A generic revision of the crayfishes of the Subfamily Cambarinae (Decapoda Astacidae) with the description of a new genus and species. *Am. Midl. Nat.* 28(2):334-357.
- " " " and T. C. Barr, Jr. 1960. The origins and affinities of the troglobitic crayfishes of North America (Decapoda, Astacidae) I. The Genus Cambarus. *Midl. Nat.* 64:12-33.
- HUBRICHT, Leslie. 1964. Land snails from the caves of Kentucky, Tennessee and Alabama. *Bull. Nat. Speleol. Soc.*, 26(1):33-36.
- JEANNEF, Rene. 1936. Monographie des Catopidae. *Mem. Mus. Nat. Hist. Paris, nouv. ser.* 1 pp. 1-433.
- " " 1949. Les coleopteres cavernicoles de la region des Apalaches. *Notes Biospeleol.* 4, Publ. Mus. Nat. Hist. Paris, 12:37-115.
- JEGLA, Thomas C., T. L. Paulson, and M. R. Cooper. 1965. Interpopulational variations in a cave crayfish (Ompogentis pellucidus). *Amer. Zool.* 5(4):639 (abstract).
- LOEDING, Henry P. 1945. Catalogue of the beetles of Alabama. *Geol. Surv. Ala. Monogr.* 11. Univ. Ala., pp. 1-172.
- LOOMIS, H. F. 1943. New cave and epigeal millipeds of the United States with notes on some established species. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 92(7):373-410.
- LOWE, Mildred E. 1956. Dominance-subdominance relationships in the crayfish Cambarellus shufeldtii. *Tulane Stud. Zool.*, 4:139-170.
- MUCHMORE, William B. 1964. New terrestrial isopods of the genus Miktoniscus from eastern United States (Crustacea: Isopoda: Oniscoida). *Ohio J. Sci.*, 64:51-57.
- NICHOLAS, Brother G. 1960. Checklist of macroscopic troglobitic organisms of the United States. *Amer. Midl. Nat.*, 64(1):123-160.
- PECK, Stewart B. 1966. The systematics and ecology of the cavernicolous Ptomaphagus (Coleoptera: Catopidae) of the United States. Masters Thesis, Northwestern University (unpubl.).
- PENN, G. H. and J. F. Fitzpatrick, Jr. 1963. Interspecific competition between two sympatric species of dwarf crayfishes. *Ecology*, 44(4):793-797.
- POHLSON, Thomas L. 1963. Cave adaptation in Amblyopsid fishes. *Am. Midl. Nat.*, 70:257-290.
- " " and T. C. Jegla. 1965. Circadian rhythms in cave fish and crayfish. *Summaries of lectures, 4th Internat. Congr. Speleol., Yugoslavia*, p. 84 (abstract).
- RHOADES, Rendell. 1941. Notes on some crayfishes from Alabama caves, with the description of a new species and new subspecies. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 91(3129):141-148.

- SCHULTZ, George A. 1964 Two additional data on terrestrial isopod crustaceans: Ligidium blueridgensis, sp. nov., from Georgia and a North Carolina cave location for Miktoniscus linearis (Patience, 1908). J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 80(2):90-94.
- SMALLEY, Alfred E. 1961 A new cave shrimp from southeastern United States (Decapoda, Atyidae). Crustaceana, 3:127-130.
- VALENTINE, J. Manson 1931 New cavernicole Carabidae of the Sub-family Trechinae Jeannel. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 46 (2):247-258.
- " " 1932 A classification of the genus Pseudanophthalmus Jeannel (Fam. Carabidae) with descriptions of new species and notes on distribution. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 47 (2) : 261-280.
- VANDEL, A. 1950 Biospeologica 71. Arch. Zool. Exper. Gen., 87(3):183-210.
- " " 1965 Les Trichoniscidae cavernicoles (Isopoda Terrestria: Crustacea) de l'Amerique du Nord. Annales de Speleologie, 20(3):347-369.
- WOODS, Loren P. and R.F. Inger 1957 The cave, spring and swamp fishes of the Family Amblyopsidae of central and eastern United States. Amer. Midl. Nat., 58:232-256.

Contributions à l'étude de la Faune des eaux interstitielles
continentales de Yougoslavie

MILAN MEŠTROV, ROMANA LATTINGER-PENKO et Vlastimira TAVČAR -
(Zoologijski zavod Prirodoslovno-matematičkog Fakulteta,
Zagreb/Yougoslavie)

Les recherches biologiques des eaux souterraines interstitielles ont une signification spéciale dans le cadre des recherches hydrobiologiques. Dans ces eaux se forment des peuplements avec de nombreuses espèces relictées et endémiques d'âge et d'origine différents, de la mer et des eaux épigées douces de types divers et en même temps de diverses voies de l'évolution écologique.

Les premières recherches intensives de cette région en Yougoslavie ont été commencées par S. Karaman dans la vallée du Vardar, en premier lieu à Skopje. Par ses nombreux travaux il a montré l'importance et l'intérêt des recherches hydro-biologiques de cette partie souterraine, en premier lieu du point de vue mentionné plus haut. Nous le considérons donc, avec F. Vejdovsky et P.A. Chappuis comme fondateur et promoteur de ces recherches.

En appliquant différentes méthodes de recueil d'animaux, notamment une méthode de sondage, exposée plus tard par Chappuis (1942), il a décrit de nombreuses nouvelles espèces de la région de la Macédoine, des genres et des familles des Amphipodes et Isopodes. D'autres spécialistes ont atteint des résultats semblables par le traitement de matériel que S. Karaman leur avait envoyé pour détermination, ainsi P.A. Chappuis et F. Kiefer dans le groupe des Copepodes, W. Klie - Ostracodas, Lj. Kušćer - Gastéropodes et K. Viets - Hydracariens. Bientôt des trouvailles semblables se sont élargies dans d'autres régions en Europe et hors d'Europe. Je n'en mentionnerai que quelques unes. Le premier représentant de la famille Ingolfiellidae dans les eaux phréatiques est connu des environs de Skopje, *Ingolfiella acherontis* (S. Karaman, 1933). Plus part S. Karaman (1957, 1959) a encore décrit de ces mêmes eaux deux espèces: *I. petkovskii* et *I. macedonica*. Aujourd'hui, d'après W. Noodt (1965) nous connaissons onze espèces de ce genre qui est très étendu en Asie, Europe, Afrique et Amérique du Sud avec de très grandes différences écologiques d'espèces, présentes dans la mer et dans différents types d'eaux souterraines littorales et continentales. Il en a été de même avec de nombreux autres genres. Il faut pourtant mentionner à part les représentants des Isopodes de la famille Microparasellidae et Microcerberidae, des genres *Microcharon*, *Microparasellus*, *Microcerberus* que S. Karaman (1933, 1940) a décrit de Macédoine, qui sont des formes largement connues aujourd'hui, quelques unes même d'étendue presque cosmopolite, dans le milieu interstitiel (*Microcerberus p. ex*). Aujourd'hui, rien qu'en Yougoslavie, on connaît 13 espèces ou sous-espèces de ces deux familles (Sket, 1967). Jusqu'aux recherches de Karaman on ne connaissait pas les Acariens aquatiques souterraines. K. Viets pourtant, a décrit des eaux souterraines de Macédoine quelques nouveaux genres et espèces typiques pour ce milieu, comme *Stygohydracarus troglobius*, *Acherontacarus halacaroides*, *Kawamuracarus vardaricola*, *Stygohalacarus* et bien d'autres.

De plus, S. Karaman a, à plusieurs reprises, donné sa contribution à l'interprétation de l'origine et des voies d'immigration des formes relictées dans les eaux souterraines, dont les plus proches congénères vivent aujourd'hui dans la mer, dans les eaux interstitielles littorales ou dans les eaux épigées douces (1935, 1954).

Exception faite de la vallée du Vardar, les autres régions chez nous n'ont pas été explorées dans la première moitié de ce siècle. Plus tard, T. Petkovski procède à des recherches très détaillées de Copepodes, puis d'Ostracodes des eaux interstitielles littorales et continentales, et publie de nombreux travaux sur la description de ces nouvelles formes (1954, 1955, 1956, 1959a, 1959b et autres).

Pendant plus d'une dizaine d'années des recherches des eaux interstitielles continentales sont intensivement faites dans la partie ouest de Yougoslavie. B. Sket a (1957, 1959, 1965) décrit un grand nombre de formes d'Isopodes et d'Amphipodes de Slovénie, *Asellus pavani orientalis*, *A. deminutus vulgaris*, *A. deminutus deminutus*, *Asellus slavus styriacus*, *Niphargus giovanivici multipennatus*, *N. kochianus minor*, *Niphargus kochianus labacensis*, puis, récemment, une espèce du nouveau genre d'Amphipodes *Karamaniella*, *K. puppeta* de la vallée de Savinje et *K. paradoxa* de la vallée de Vipava (1962, 1964) en même temps que les espèces: *Bogidiella* sp, *Microcharon* sp, *Bathynella natans* Vejd. et *Parabathynella stygia* Chap.

J. Bole (1967) a décrit un nouveau genre de Gastéropodes de la famille Hydrobiidae, *Mervicia*, *M. eximia* des eaux phréatiques près de Ljubljana. Dans cette même note, il donne un compte-rendu de toutes les espèces et sous-espèces phréatiques de gastéropodes en Yougoslavie, dont seulement six sont jusqu'à présent connues chez nous. Ce sont des relictées paléophréatiques: *Beglivia karamani* Kušćer, *Micromelania relicta* Kušćer de Skopje, *Mervicia eximia* Bole et *Hadziella ehipipitoma deminuta* Bole de Slovénie. Les populations *Igljica langhofferi* Wagner de Zagreb et *Hauffenia michleri* Kušćer de la Ljubljana sont des formes paléophréatiques plus jeunes.

Encouragés par le fait que la faune des eaux interstitielles continentales de Yougoslavie, excepté celles de la vallée Vardar, était peu connue et que des recherches systématiques et comparatives au point de vue écologiques n'avaient pas été faites, nous avons commencé depuis 1955 des recherches biologiques des peuplements des terrains perméables en grand sur les pentes de la montagne Medvednica, et des terrains perméables en petit dans la vallée de la rivière de la Save près de Zagreb, donc dans une région géographiquement bien déterminée.

Sur les versants de la Medvednica, les eaux souterraines coulent pour la plupart dans un système de grandes cavités, situées entre des amas de pierres (D. Gerjanović, 1888). Dans la vallée de la Save il y a des couches alluviales et diluviales et des couches de tertiaire. L'épaisseur de ces couches varie de place en place. En général, sur la surface se trouve le gisement de humus, puis d'argile diluviale sablonneuse, de gravier et de sable, et enfin des couches imperméables. Le gisement de gravier et de sable est saturé par l'eau souterraine, en général à une profondeur de 5-12 m. L'eau coule dans ces dépôts lentement dans un système de minces interstices. Le long de la rive de la Save il y a des alluvions de gravier et de sable. Pendant la crue la rivière transporte de quelques endroits sur la rive de grandes quantités de dépôt pour l'entasser à un autre endroit. Cela se renouvelle plusieurs fois par an.

D'une part nous avons l'eau souterraine dans le terrain perméable en grand, d'autre part l'eau interstitielle dans le terrain perméable en petit dans la vallée de la rivière. L'eau interstitielle dans les dépôts parafluviaux est sujette aux changements de température journaliers et annuels et, en général, elle est soumise à l'influence importante des facteurs climatiques extérieurs, tandis que les eaux souterraines des versants et les eaux phréatiques, éloignées de la surface, ne sont soumises qu'à une faible influence des facteurs climatiques extérieurs. Orghidan (1959) introduit le terme de biotope hyporhéique pour séparer les sous-écoulements et les abords immédiats des rivières, des nappes latérales ou nappes phréatiques profondes.

En comparant des peuplements de ces différentes nappes, nous avons pu fixer les espèces de chacune d'elle séparément et les autres, communes.

Seulement dans les eaux phréatiques de la vallée de la Save, nous avons trouvé ces espèces, caractéristiques pour ces eaux: *Elaphoidella simplex*, *Parabathynella stygia*, *Bogidiella denticulata*, *Bogidiella semi-denticulata*, *Niphargus kochianus labacensis*, *N. kochianus minor*, *N. kochianus longidactylus*, *N. jovanovići multipennatus*, *Microcharon acherontis*, *Stenasellus skopljensis croaticus* et *Asellus diminutus diminutus*.

Seulement dans les eaux souterraines dans les terrains perméables en grand des versants de la Medvednica, les espèces caractéristiques sont: *Hauffenia erythropamatia*, *Candona eremita*, *Bryocampus balcanicus*, *Stygoniphargus stygius likanensis*.

Niphargus foreli, *N. tauri medvednicae*, *N. tauri jurinaci* et *N. kochianus petrosani*.

Niphargus tauri medvednicae et *N. tauri* sortent dans les parties plus basses et les eaux interstitielles, mais seulement le long des bords de la Medvednica.

Les espèces sont communes aux deux biotopes: *Iglica langhofferi*, *Elaphoidella elaphoides*, *Diacyclops languidoïdes languidoïdes*, *D. languidoïdes clandestinus*, *D. languidoïdes disjunctus* et *Bathynella natans*.

Dans les dépôts parafluviaux / le biotope hyporhéique /, nous n'avons trouvé que cinq espèces souterraines: *Parasteno-caris* sp., *Diacyclops languidoïdes clandestinus*, *D. languidoïdes belgicus*, *D. languidoïdes languidoïdes* et *Graeteriella unisetiger*.

Seule la forme *Diacyclops languidoïdes clandestinus* était abondamment représentée, les autres se trouvaient individuellement. Aucune de ces espèces n'est exclusivement liée à cette région, nous en avons trouvé dans de nombreux endroits d'autres biotopes.

Il résulte de ceci que des différences évidentes existent, non seulement dans les caractères physiques des biotopes, mais également dans la structure des peuplements. Ils sont en même temps caractérisés par des espèces souterraines plus communes, qui dominent en général par abondance des populations dans les deux biotopes. Dans les régions que nous avons explorées, ce sont régulièrement des espèces dominantes.

Les eaux interstitielles des dépôts parafluviaux se distinguent des autres, tout d'abord par leur position, ça veut dire par le contact plus étroit d'une part avec les eaux phréatiques, et d'autre part avec les eaux épigées. Dans ce milieu les plus représentés sont les espèces des eaux épigées, donc ceux des eaux phréatiques le plus souvent sont moins nombreux, mais sont fréquentes et abondantes dans les eaux souterraines voisines.

La composition qualitative et quantitative du peuplement du milieu hyporhéique change au cours de l'année, mais la composition des peuplements du milieu phréatique et du milieu de terrain perméable en grand est constante. Nous avons déjà exposé ce qui précède dans des travaux publiés précédemment (Meštrović 1960, 1964).

Il est intéressant de faire une analyse comparative des peuplements des rivières et des eaux interstitielles voisines de dépôts parafluviaux, pour constater dans quelle mesure le milieu hyporhéique exerce la sélection des espèces des eaux épigées voisines. Nous avons pu faire ceci en examinant comparativement la faune des larves de Chironomides. Nous avons observé ceci dans beaucoup de rivière Yougoslaves.

Deux rivières avec leurs dépôts parafluviaux peuvent servir d'exemple : Vrbas/Bosnie et Trebišnjica/Herzégovine. Le Vrbas est une rivière au courant relativement rapide dans sa partie supérieure et sa partie moyenne. Les larves de Chironomides trouvées dans la rivière et dans les dépôts parafluviaux peuvent nettement se séparer en deux groupes écologiques différents.

Les unes sont celles qui habitent les eaux du courant lent ou les eaux épigées stagnantes. Elles ont été trouvées dans les dépôts parafluviaux du Vrbas. Ce sont : *Polypedilum gr. pedestre*, *Chironomus thummi*, *Procladius skurze*, *Micropsectra gr. praecox* et *Ablabesmyia gr. lentiginosa*. En même temps qu'elles dans ces dépôts sont présentés des espèces typiques des eaux phréatiques voisines : *Parastenocaris sp.*, *Parabathynella sp.*, *Microcharon sp.*

Les autres larves de Chironomides sont celles qui habitent les eaux épigées du courant rapide. Celles-ci sont trouvées dans le Vrbas: *Diamesa fr. prolongata*, *Tanytarsus gr. exiguus* et *Prodiamesa rufovittata*.

Dans ce cas les peuplements de ces larves dans le courant rapide de la rivière et dans ses dépôts parafluviaux sont tout à fait différents.

Dans le lit du courant inférieur de la Trebišnjica, en raison de la construction d'un barrage et la petite quantité d'eau, le courant épigé est faible, surtout pendant les mois d'été. De place en place il y a des mares d'eau. Dans les épigées comme dans les eaux interstitielles des dépôts étendus de gravier vivent des espèces identiques, habitants des eaux stagnantes ou de faibles courants : *Ablabesmyia gr. monilis*, *Tanytarsus gr. mancus*, *Procladius skurze*, *Ablabesmyia gr. lentiginosa*, *Chironomus thummi* et *Micropsectra gr. praecox*.

Au cours des trois dernières années nous avons continué des recherches comparatives et écologiques de la faune des eaux interstitielles hyporhéiques et phréatiques de la région centrale de la Yougoslavie, dans les vallées des rivières en Bosnie et Herzégovine et dans les vallées des rivières du bassin adriatique.

Ces recherches ont élargi nos connaissances sur l'étendue de nombreux genres hypogés de Crustacés Malacostracés, typiques pour les eaux interstitielles: *Bathynella*, *Parabathynella*, *Monodella*, *Bogidiella*, *Niphargus*, *Microcharon* et *Stenasellus*.

Je ne parlerais que de deux découvertes qui sont peut-être plus intéressantes que les autres. C'est la trouvaille d'une nouvelle espèce de *Monodella finki* dans les eaux phréatiques de la vallée de Bosna et la trouvaille de *Stenasellus skopljensis thermalis* dans les eaux de source thermale à Banja/Luka, en Bosnie.

Jusqu'à récemment, les représentants de Thermosbaenacés n'étaient connus que dans la région autour de la Méditerranée, dans les eaux souterraines littorales / *Thermosbaena mirabilis* des sources chaudes minérales en Tunisie, *Monodella stygicola* des eaux saumâtres de la grotte "L'Abisse" dans les Pouilles-Italie, *Monodella argentarii* dans les eaux douces de la grotte "Punta degli stretti" près de la mer - Monte Argentario-Italie et les eaux saumâtres de la grotte "Glyfada" sur la Péloponèse-Grèce, *Monodella halophila* dans les eaux souterraines littorales près de Dubrovnik et les eaux saumâtres du lac de la grotte à Cavtat-Yougoslavie, *Monodella relictata* des sources chaudes minérales sur les rives de la Mer Morte.

Après ces découvertes B. Maguire (1965) communique la découverte d'une espèce *monodella texana* des eaux douces froides de la grotte "Ezell's Cave" à environ 200 km de la mer la plus proche (Golf of Mexiko), Texas, U.S.A. Cette découverte a élargi les frontières connues jusqu'à présent de la distribution géographique de Thermosbaenacés du Vieux Monde au Nouveau Monde, et en même temps des eaux souterraines littorales dans les eaux souterraines continentales douces.

Au cours de recherches dans les eaux phréatiques de la partie continentale de Yougoslavie nous avons recueilli le 30.6.1965 l'espèce *Monodella finki* n. sp. à Zenica/Bosnie/ par le pompage de l'eau du dépôt alluvial plein de gravier de 7 m de profondeur à 50 m. du lit de la rivière Bosna. En même temps que la *Monodella*, nous avons trouvé des espèces phréatiques : *Stenasellus skopljensis*, *Microcharon sp.* et *Niphargus sp.* Zenica se trouve à 120 Km. ligne aérienne de l'en-droit la plus proche de l'Adriatique, et à environ 170 km ligne aérienne de Dubrovnik, lieu de l'espèce *Monodella halophila* et à 354 m. d'altitude.

Cette découverte continue à élargir vers les régions du Nord l'étendue de l'ordre Thermosbaenacés et dans les eaux interstitielles continentales.

Les voies de l'évolution écologique de genre *Monodella* ont été interprétées par de nombreux auteurs, comme S. Karaman (1953), Cl. Delamare Deboutteville (1960), A. Vandel (1964). La présence actuelle des espèces *Monodella* dans différents types d'eaux souterraines, des eaux interstitielles littorales et des interstitielles continentales aux eaux douces des grottes suggère l'idée exposée en concis par A. Vandel (1964): "*Monodella* a dû être à l'origine un type marin, littoral et interstitiel." Il s'est adapté aux eaux saumâtres, puis aux eaux parfaitement douces, et enfin à la vie pélagique". Sa présence actuelle dans des localités éloignées de la région littorale, dans les eaux des grottes/*Monodella texana*/ et dans les eaux interstitielles continentales /*Monodella finki*/ montre la voie parcourue de l'évolution écologique qui peut être suivie aujourd'hui chez les espèces *Monodella argentarii*, *M. halophila* et *Monodella stygicola*, analogiquement à de nombreux autres genres Malacostracés d'origine marine.

Les eaux thermales géographiquement plus limitées que les autres eaux souterraines représentent des "oasis" dans lesquelles se sont jusqu'à nos jours conservées quelques formes relictées. Dans des eaux modérément chaudes (18-24°C) nous avons trouvé d'abondantes populations de représentants de genre *Stenasellus*, *Stenasellus skopljensis thermalis* (Meštrov et Lattinger-Penko, 1967) à Banja-Luka (Bosnie) et *Stenasellus hungaricus thermalis* (Meštrov, 1960) à Podsused, près de Zagreb.

Dans la région des sources chaudes à Podsused, il y a, à la surface un dépôt de ruisseau de 3m, environ d'épaisseur, perméable à l'eau, sous lequel se trouve une épaisse couche imperméable et de débris de dolomite à travers les fentes de laquelle s'infiltré sous la pression, l'eau thermale profonde jusqu'au dépôt de ruisseau et se mêle à l'eau interstitielle plus froide et jaillit à plusieurs endroits à la surface le long du ruisseau, sous forme de sources hypothermales.

Dans ces sources, nous avons recueilli jusqu'à présent au cours des deux dernières années, un peu plus de 700 exemplaires *Stenasellus hungaricus thermalis*. L'utilisation de la méthode de sondage dans le dépôt de ruisseau le long de la région de source a permis une pêche la plus abondante à des endroits où la température de l'eau interstitielle ne tombe pas au-dessous de 17°C. Dans les eaux de fossés creusés, dont la température est sous la forte influence des eaux épigées de ruisseau est plus basse, nous n'avons trouvé non plus de *Stenasellus hungaricus thermalis*. Sur la base d'expériences en laboratoire il est possible de supposer que cette forme pourrait de temps en temps fréquenter la zone dans laquelle les températures minimales ne tombent pas au-dessous de 11-12°C, car lors d'une diminution successive de la température dans les conditions du laboratoire, les animaux sont immobilisés à 10°C. Pour la captation des eaux thermales des forures ont été faites près de la source à travers lesquelles jaillit d'une profondeur de 40m, de l'eau chaude. Malgré de longues et nombreuses filtrations des eaux de couches profondes nous n'avons jamais trouvé de *Stenasellus*.

Nous pouvons interpréter ce qui précède de la façon suivante : Les populations de cette forme relictée, vraisemblablement de forme tertiaire se sont maintenues jusqu'à nos jours seulement dans ces "oasis" limitées des eaux interstitielles tempérées de dépôt de ruisseau.

L'abondance des populations de *Stenasellus virei* dans le sous-écoulement du Nert dans les Pyrénées, et la présence de tous les stades de développement permettent d'affirmer que le milieu interstitiel représente, plus encore que les eaux de grottes, leur biotope normal, ainsi que l'ont démontré récemment N. Gourbault et F. Lescher-Moutoué (1967). Le plus grand nombre de formes *Stenasellus* en Yougoslavie est lié aux eaux interstitielles de dépôt rivière ou de ruisseau. Ceci prouve que *Stenasellus* préfère les milieux interstitiels.

De même le biotope hypotalminorphéique est plus limité géographiquement que les autres biotopes (Meštrov, 1962a, 1962b). Les résultats des observations en Yougoslavie sur la montagne Risnjak ont pu être confirmés par des observations sur la région des Pyrénées.

Il s'agit d'une petite nappe d'interstices ou de fissures alimentée par les eaux vadoses, cette nappe est superficielle, elle circule dans la couverture pédologique de la roche mère, c'est, nappe éluviale de déversement (Scholler, 1962 ; Rouche, 1968).

J'ai mis en évidence dans un tel biotope, différentes formes souterraines, tel que *Pelodrilus leruthi*, *Niphargus* sp. *Stenasellus virei*. De nouvelles recherches de Copépodes dans ce milieu des Pyrénées par F. Lescher-Moutoué (1967) et R. ROUCH (1968) montrent que quelques espèces des genres: *Speocyclops*, *Nitocrella*, *Ceuthonectes*, *Elaphoidella*, *Antrocamptus* habitent abondamment ce biotope, et quelques une sont endémique dans ce milieu.

Il est certain que d'autres recherches dans d'autres régions géographiques offriront des résultats semblables, car cette nappe a été jusqu'à présent imparfaitement explorée.

Tous ces résultats montrent que les recherches écologiques comparatives des peuplements des eaux souterraines offrent un aspect dans des différences des régions souterraines, dans les spécificités de certains milieux et des peuplements ainsi que dans leurs relations réciproques.

BIBLIOGRAPHIE -

- BOLE J. (1967) .- Die Schnecken aus phreatischen Gewässern Jugoslawiens. Dissertatione, SAZU, X/3, 111-120.
- CHAPPUIS P.A. (1942) .- Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. Act. Math. 6, 3-7, Rolozsvar.
- DELAMARRE DEBOUTTEVILLE. (1960) .- Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, 740 pp.
- GORJANOVIĆ D. (1888) .- Zagrebacki vodovod sa gledišta geološkoga i hidrografijskoga, Glasnik hrvatskog naravoslovnoga društva, III 325-328.
- GOURBAULT., N. LESCHER-MOUTOUÉ F. (1967).- Sur la faune hypogée peuplant le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude. C.R. Acad.Sc. 265, 1813-1816.
- KARAMAN S. (1933) .- Über zwei neue Amphipoden, Balcanella und Jugocrangonyx aus dem Grundwasser von Skoplje. Zool. Anz. 104, 41-47.
- (1935) .- Die Fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslawiens. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theor. und angewandte Limnologie. VII, 46-73.
- (1940) .- Die unterirdischen Isopoden Südserbiens. Glasnik skopskonaučnog društva. XXII, 19-53.
- (1953) .- Über einen Vertreter der Ordnung Thermosbaenacea (Crustacea Peracarida) aus Jugoslawien, Monodella halophila n.sp. Acta Adriatica, 5, 3, 1-22.
- (1954) .- Naša podzemna fauna. Act. Mus. Maced. Sci. Nat. 1, 9, 195-216.
- (1957) .- Eine neue Ingolfiella aus Jugoslawien, Ingolfiella petkovskii n.sp. Folia balcanica. 1, 7, 35-38.
- (1959) .- Über die Ingolfielliden Jugoslawiens. Biol. Glasnik, 12, 63-80.
- LESCHER-MOUTOUÉ F. (1967).- Note sur la Biogéographie et les Biotopes du genre Speocyclops dans la région pyrénéenne. Spelunca Mémoires, 5, 277-284.
- MAGUIRE B. (1965) .- Monodella Texana n.sp. an extension of the Range of the Crustacean Order Thermosbaenacea to the western Hemisphere. Crustaceana, 9, 2, 149-154.
- MEŠTROV M. (1960a) .- Faunističko-ekološka i biocenološka istraživanja podzemnih voda savske nizine. Biol. Glasnik, 13, 73-109.
- (1960b) .- Stenasellus hungaricus thermalis ssp.n. (Crustacea, Isopoda). Naiz predglacijalne vrste u toplim izvorima kod Zagreba. Biol. Glasnik, 13, 345-350.
- (1962a) .- Un nouveau milieu aquatique souterrain : le biotope hypotelminorhéique. C.R. Acad.Sc. 254 2677-2679.
- (1962b) .- Milieu d'origine de quelques espèces aquatiques souterraines. Spelunca, 4, 2, 84-88.
- (1964) .- Différences et relations faunistiques et écologiques entre les milieux souterrains aquatiques. Spelunca, 3, 185-187.
- MEŠTROV M., LATTINGER-PENKO R. (1967).- Stenasellus skopljensis thermalis ssp.n. (Crustacea, Isopoda) d'une source thermale en Bosnie. International Journal of Speleology, 3, (sous presse).
- (1968) .- Présence de Thermosbaenacés (Crustacea, Peracarida) dans les eaux interstitielles continentales de la Yougoslavie (Monodella finki sp.n.) et remarques écologiques et biogéographiques. Annales de spéléologie (sous presse).
- ORGHIDAN T. (1959) .- Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wasser: Der hyporheische Biotop. Arch. f. Hydrobiol. 55, 3, 392-414.
- PETKOVSKI T. (1954) .- Beitrag zur Kenntnis der Jugoslawischen Cyclopiden. Act. Mus. Maced. Sci. Nat., II, 1, 1-31.
- (1955) .- Beitrag zur Kenntnis der Copepoden. Act. Mus. Maced. Sci. Nat., III, 3, 71-104. (IV).
- (1956) .- Über einige Copepoden aus Höhlen- und Grundwässern Jugoslawiens. Izdanija, I, 8, 185-208.
- (1959a) .- Süßwasserostracoden aus Jugoslawien VI. Act. Mus. Maced. Sc. Nat., VI, 3, 53-75.
- (1959b) .- Neue und bemerkenswerte Harpacticoiden Ruderfusskrebse (Crust. Cop.) aus den Grundgewässern Jugoslawiens. Act. Mus. Maced. Sc. Nat., VI, 5, 101-119.
- ROUCH R. (1968) .- Contribution à la connaissance des Harpacticoides hypogés (Crustacés Copépodes) Annales de Spéléologie, 23, 1-167.
- SCHOELLER H. (1962) .- Les eaux souterraines. Masson, Paris, 642 p.

- SKET B. (1957).- Einige neue Formen der Malacostraca (Crust.) aus Jugoslawien. Bulletin scientifique, 3,3, 70-71.
- (1959).- Einige neue Formen der Malacostraca aus Jugoslawien, II. Bulletin scientifique, 4,4, 105.
- (1962).- Karamaniella pupetta n.g., n.sp., ein neuer Amphipode aus Slovenien. Izdanija - Publ.Zavoda za ribarstvo NRM. III, 2, 27-32.
- (1964).- Nova aberatna vrsta postranic (Crust.Amphipoda) iz Slovenije. Bioloski vestnik. XII, 147-151.
- (1965).- Subterrane Asellus-Arten Jugoslaviens (Crustacea, Isopoda). Act.Mus.Maced.Sci.Nat., X,1, 1-26.
- (1967).- Catalogus Faunae Jugoslaviae. Acad. Sci. et Art.Slov., III,3, 1-19.
- NOODT W. (1965).- Interstitielle Amphipoden der konvergenten Gattungen Ingolfiella Hansen und Pseud-ingolfiella n.gen. aus Südamerika. Crustaceana., 9,1, 17-20.
- VANDEL A. (1964).- Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

BAT STUDIES IN THE WEST OF ENGLAND U.K.: A REVIEW

A. D. OLDHAM (Eastville, Bristol / Great Britain)

Introduction:

Many workers, including the author, have studied bats in the Counties of Gloucestershire, Bristol and Somerset. The paper briefly outlines the scope of the work done, together with details of the author's bat ringing scheme.

1. History of bat ringing in the region and the workers involved:

(a) Development in the Mendips.

One of the earliest references to bat studies being carried out in the area is that of T. A. Coward (1). In the winter of 1906-7 he made an eleven day field trip to Cheddar Gorge and Burrington Combe. He confirms that even 60 years ago there was a large cluster of *Rhinolophus ferrum-equinum* (Schreber) (abbreviated to Rfe) at Cheddar. He also records finding *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein), *Myotis mystacinus* (Leisler) and *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber) in the Mendip area. The latter species was found in a crevice outside a cave entrance, and appears to be quite an unusual find as it has only been found in a cave once since that time, although it has been recorded in roofs of churches and houses in this area.

We also know that Rfe were present in large numbers in 1938 from a photograph taken by A. Wadsworth in November of that year (2).

It was undoubtedly the work of Hooper et al (3) in South Devon that provided the impetus which drew the attention of some cavers in the West of England to bat ringing.

The first person to ring bats in the area under review was Peter F. Bird of the University of Bristol Speleological Society. He began ringing in February 1949 and shortly afterwards published an introductory paper (4) which discussed the results of the first year's work, involving the ringing of 134 bats. This was followed by a short note (5) listing the number of bats ringed up to 1955.

He was soon followed by Alan R. Thomas who commenced his work in 1951, only to retire from bat ringing three years later in 1954 when Peter Bird took over his records. Alan Thomas was the first ringer in the area to report significant movements (6) of 26 miles (42 km) for Rfe and 19 miles (31 km) for Rh. The latter movement still stands as a record today.

In September 1955, Brian White, founder of the St Pauls Speleological Society commenced ringing mainly Rfe and Rh in the Ochre Workings around Bristol. In 1957 he emigrated to New Zealand and I took over his records.

The only other person to ring bats in the Mendips was Teddy Smith, who, whilst serving with the Royal Air Force at R.A.F. Locking, ringed a few bats in the caves and ochre mines at Banwell. However, no record of his work appears to exist.

Mention should also be made of the many helpers who have, over the years, assisted in field work, especially Roy Ball, who wrote a general paper (10).

All the above workers, with the exception of Coward, who was mainly an ornithologist, were primarily concerned with bat ringing in the Mendip and Bristol areas.

(b) Development in Gloucestershire (Nailsworth and Forest of Dean).

In 1955 Anthony Iles began ringing bats in the disused iron mines in the Forest of Dean. In 1962 he recorded (7) that he located a summer nursing colony in South Gloucestershire, and that one of the bats he ringed (Rfe) was later refound in a stone mine at Bath, a distance of 22 miles (35 km), when it was only five months old.

In 1956 Roger D. Ransome and other sixth form pupils from Cheltenham Grammar School began studying bats in the local stone workings. It was only natural that when he came to Bristol in 1958 he should collaborate with the Mendip bat ringers. From 1967 the majority of work in the area has been carried out by Roger Ransome with his sixth form pupils from Dursley Grammar School.

2. Methods Used:

(a) Equipment.

All ringers use split aluminium bird rings 0.25 inches (6.35 mm) diameter for Rfe and 0.19 inches (4.77mm) diameter for Rh and most Vespertilionidae. The sharp edges of the rings are first removed, and the general consensus of opinion is to ring 'loose', i.e. leaving a gap of about 0.05 inches (1.2 mm) between the ends of the ring. The rings are numbered and include the ringer's initials e.g. PFB or RDR or the initials of his society e.g. UBSS or SPS.

(b) Methods

Most of the ringers weigh the bats and record the ambient temperature. The former parameter gives a good indication of body food reserves and the latter parameter explains why clusters of Rfe congregate in parts of certain caves in winter.

(c) Co-ordinated visits.

The winter of 1962/3 and 1963/4 were the years that saw a great deal of activity in the West of England bat ringing circles. Ransome called a meeting of local bat ringers and arranged a series of six visits during the winter at approximately five week intervals. Each ringer was allocated one or more caves. This ensured that every important bat habitat in the South Gloucestershire/North Somerset area was visited on the same weekend. This exercise produced some useful results, and, as the findings were shared, each worker was able to obtain information which would not otherwise have been available. A similar system on a smaller scale involving six visits per winter was carried out in 1964/5 and in 1965/6 five visits were made. Since 1965/6 the frequency of visits has been a steady four per winter.

3. Species Ringed:

Table 1 gives an indication of the number of bats ringed by the author in the Mendip area. However, the total number of bats ringed in this area is about three times this figure, the total ringed in the West of England being nearly 10,000 bats. Movement from caves to attics of houses (i.e. winter to summer habitats) for Rfe and Rh are quite common. Although *Plecotus auritus* have been ringed and refound in both caves and attics of houses, no movements have been recorded. The Myotis bats, although quite regular cave inhabitants are not often refound, possibly due to their preference for deep crevices.

TABLE 1

All bats are from caves or mines unless otherwise stated.

<i>Rhinolophus ferrum-equinum</i> (Schreber) Greater Horseshoe	1126	
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein) Lesser Horseshoe	991	
<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus) Long Eared	51) 36 house 15 cave
<i>Myotis mystacinus</i> (Kuhl) Whiskered	36	
<i>Myotis nattereri</i> (Kuhl) Natterer's	38) 1 house 37 cave
<i>Myotis daubentoni</i> (Kuhl) Daubenton's	8) 2 house 1 cave
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (Schreber) Pipistrelle	3) 1 cave
<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber) Noctule	1	(Tree)

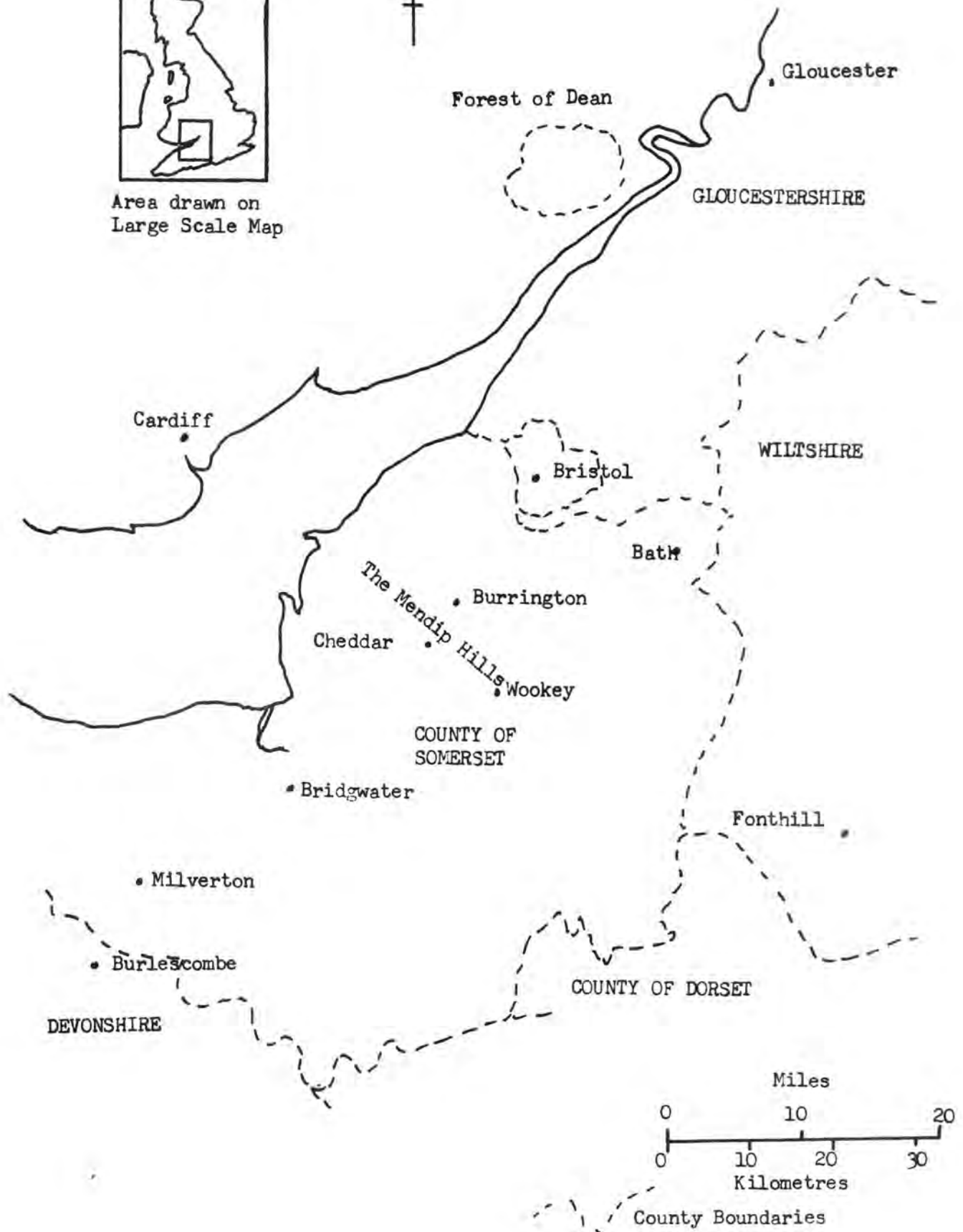
Total number of bats ringed 2254

4. Parasites:

Parasites have been identified mainly from Rfe. These include the wingless fly *Nycteribia biarticulata* and the blood sucking tick *Ixodes vespertilinus*. Dr. English of the Bristol General Hospital has examined brushings from both Rfe and Rh for ringworm (*Trichophyton persicolor*) but with negative results although this has been previously recorded from a pipistrelle (8).



Area drawn on Large Scale Map



A MAP OF THE AREA STUDIED AND ENVIRONS

5. Results for Rfe:

(a) Distribution of bats.

Ransome in dealing with Rfe gives the maximum collection of bats in a North Somerset cave as 130 bats out of a known population of at least 600 (9). The figure has been reached in Gloucestershire (once) and in the mines near Bath (Somerset) on two occasions. In the breeding clusters in Gloucestershire aggregations of 200 to 250 have been regularly recorded in July.

(b) Long Distance Movements.

Long distance movements of Rfe (i.e. over 40 miles - 64 km) appear to be the exception rather than the rule. A bat ringed by Anthony Iles in the Forest of Dean has been recovered at Cheddar (ref para 1 b) and a bat which I ringed at Wockey has been recovered at Fonthill (Wiltshire) (31 miles - 50 km). Movements have been recorded within colonies of Rfe from Mendip to Bath (13 miles - 21 km) and from Bath to South Gloucestershire (25 miles - 40 km), showing a link up in populations.

The only flight in South Somerset of note is 20 miles (32 km) for a Rfe going from Holwell near Bridgewater to Cheddar. Rh have been recorded travelling between Milverton and Holwell Cave (10 miles - 16 km).

6. Discussion:

(a) Significance of long distance movements.

The Fonthill movement is of interest as it shows the possibility of an interchange with Rfe in the Dorset area. This also means that the Rfe populations from the Forest of Dean to Somerset via South Gloucestershire are indirectly linked up with the bats in the Dorset area, and that the separate clusters of bats are not inbred islands but viable populations.

Although Hooper has ringed several thousands of bats in Devon none have appeared in Somerset even though there are caves at Burlescombe (Devon) and Milverton (Somerset) which could conceivably be used as intermediate stop-over places (11). However, it would appear that the distance from Burlescombe to the main Rfe colony caves in Devon (39 miles - 63 km), is too much for a Rfe to undertake in one non-stop flight.

References:

- (1) COWARD, T.A. On the Winter Habits of the Greater Horseshoe, *Rhinolophus ferrum-equinum* (Schreber), and other Cave-haunting bats. Proc. Zool. Soc. Lond. 1907 pp 312-324.
- (2) WADSWORTH, A. Horseshoe Bats, Goughs Old Cave, Cheddar (a photograph in) Report of the Wells Natural History and Archaeological Society and the Mendip Nature Research Committee 1939 (opposite) p. 34.
- (3) HOOPER et al, Bat Bat News, Devon Speleological Society Newsletter, No. 2 Oct. 1948; No 3. Nov. 1948; No. 4. Jan. 1949 etc.
- (4) BIRD, Peter F. The U.B.S.S. Bat Ringing Scheme. Proceedings of the University of Bristol Speleological Society, 1949-50 (1951) Vol. 6. No. 2. pp. 205-7.
- (5) BIRD, Peter F. The U.B.S.S. Bat Ringing Scheme (in the Secretary's Report) Proc. U.B.S.S. 1955-56 (1956) Vol. 7. No. 3 p. 120.
- (6) THOMAS, A.R. Why is the Bat Ringing Scheme (sic) Axbridge Caving Group and Archaeological Society. 1954 Vol. 2 No. 1 p. 31.
- (7) ILES, A. Report on Bat Ringing. Gloucester Speleological Society Journal March 1964. Vol. 3 No. 1. pp. 7,8.
- (8) ENGLISH, Mary P. A Survey of Ringworm in Wild Mammals, Bulletin: The Mammal Society 1968 No. 29 pp 11,12.
- (9) RANSOME, R.D. The distribution of the Greater Horseshoe Bat, *Rhinolophus ferrum-equinum* during hibernation in relation to environmental factors J. Zool. London 1968 No. 154 pp. 77-112.

- (10) BALL, R.F. Bats, Belfry Bulletin, Monthly Journal of the Bristol Exploration Club March 1965
No. 205 pp 2-7 and April 1965 No. 206 pp 2-4.
- (11) COURT, A. Bats, (Quaking House Cave Milverton) Mendip Nature Research Committee Journal
Jan. 1964, Vol. 1, No. 3 pp 28-29.

Les Trichoptères cavernicoles du Sud-Ouest de la France

JEAN MAGNÉ (Talence/France)

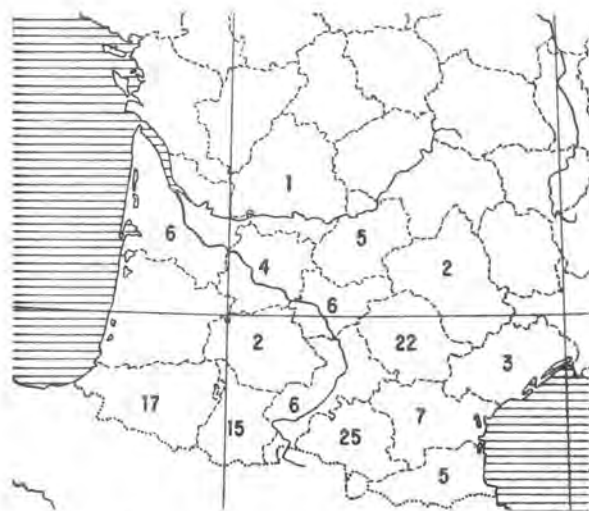


Fig. 1 Stations hypogées du Sud-Ouest.



Fig. 2 Nombre d'espèces capturées en grotte

Bien qu'ils constituent un élément important de l'association pariétale, les Trichoptères cavernicoles de France n'ont suscité qu'un petit nombre de travaux. Le but de cette note est d'essayer de faire le point des connaissances sur leur répartition géographique dans le sud-ouest de notre pays, où dès 1902 "de nombreuses colonies de Phryganes" furent signalées par A. Viré et J. Maheu dans les grottes de Sorèze (Tarn).

Considéré au sens large le Sud-Ouest englobe les régions suivantes:

- a) le Bassin d'Aquitaine qui en constitue la majeure partie,
- b) les Pyrénées françaises,
- c) la Montagne Noire,
- d) la bordure ouest du Massif Central.

Les Trichoptères troglodytes réguliers qui peuplent ces régions appartiennent au groupe Stenophylax. Ils comprennent 2 genres et 12 espèces:

- Mesophylax aspersus Rambur
- Mesophylax impunctatus McLachlan
- Stenophylax crossotus McLachlan
- Stenophylax fissus (McLachlan)
- Stenophylax lateralis (Stephens)
- Stenophylax mitis McLachlan
- Stenophylax mucronatus McLachlan
- Stenophylax nycterobius (McLachlan)
- Stenophylax permistus McLachlan
- Stenophylax sequax (McLachlan)
- Stenophylax testaceus (Gmelin)
- Stenophylax vibex vibex Curtis

D'autres formes peuvent se rencontrer dans des grottes du Sud-Ouest. Rappelons la capture d'un mâle de Glyptotaelius pellucidus Retz. Dans une grotte de la Gironde (9) capture effectuée le 14.7.1963 dans la grotte du Trou-Noir (St-Martin-du-Puy). Mentionnons aussi la capture d'un mâle de Plectrocnemia scruposa McLachl., forme endémique pyrénéenne, dans une cavité des Basses-Pyrénées (Petite résurgence de la Bidouze à St-Just-Ibarre) le 2.5.1964. Mais il s'agit de captures accidentelles et d'individus isolés. Rappelons que la présence dans les grottes d'espèces n'appartenant pas aux genres Mesophylax et Stenophylax est exceptionnelle, surtout en France (9).

La répartition des espèces du groupe Stenophylax en France et en particulier dans le Sud-Ouest est variable selon les régions considérées. Pour faire le point des connaissances acquises nous avons groupé sur des tableaux classés par département les cavités qui ont livré des Trichoptères et les espèces recueillies (tableaux 1 à 15). Nous donnons ensuite pour chaque espèce une carte montrant sa répartition (figs 3 à 14). Ces cartes indiquent simplement la présence des espèces quel que soit le nombre de captures. D'autre part les figurés adoptés sur nos cartes ne signifient pas que l'espèce considérée se rencontre sur toute l'étendue du département, mais indiquent seulement qu'elle existe dans celui-ci. Sur ces cartes de répartition nous avons ajouté aux départements plus particulièrement considérés ici les départements limitrophes ayant fourni des espèces troglodytes afin d'avoir un meilleur aperçu de l'extension des ces espèces.

Cette étude basée essentiellement sur la bibliographie a été complétée par de nombreuses récoltes personnelles ou faites par des membres de la Société Spéléologique et Préhistorique de Bordeaux. Mais il ne s'agit pas d'un travail définitif. Le nombre de stations souterraines s'accroîtra de façon considérable lorsque toutes les grottes auront été étudiées par les biologistes. La pauvreté en stations ou en espèces de certains départements, pourtant riches en grottes, n'est dû très probablement qu'au manque de recherches ou du moins de publications (Dordogne, Gers, Hérault, etc...).

Répartition des espèces du groupe Stenophylax

1) Ariège: Tableau 1

25 stations sont mentionnées sur le tableau; elles ont permis d'inventorier 10 espèces troglodytes dans le département.

L'espèce dominante est Stenophylax permistus, suivie par Sten. fissus.

Aux stations citées nous ajoutons les 6 suivantes où des Trichoptères non déterminés ont été signalés par H. Coiffait en 1959: grotte de Fourtis (Ere6), puits des Reques (Ere6), grotte de Bérac (Boussena), grotte de Touasse (Taurignan-Vieux), grotte d'Arnac (Montjola-en-Couserans) et grotte de Siech (Saurat). Coiffait (H.). 1959. Enumération des grottes visitées 1950-1957. (Nouvième série). Arch. Zool. exp. et génér., t. 97, Biospeologica LXXVII.

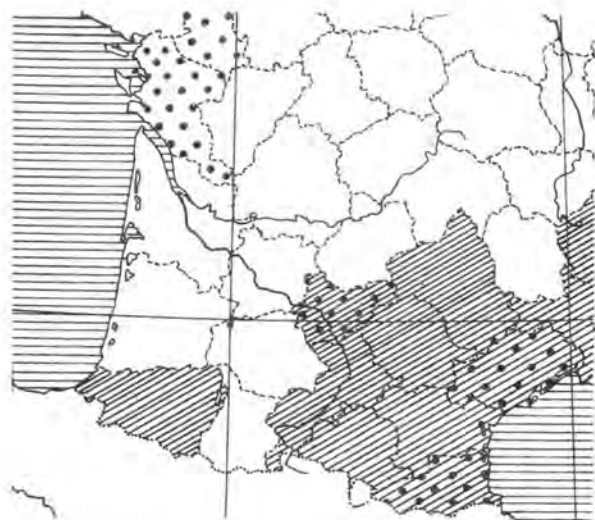
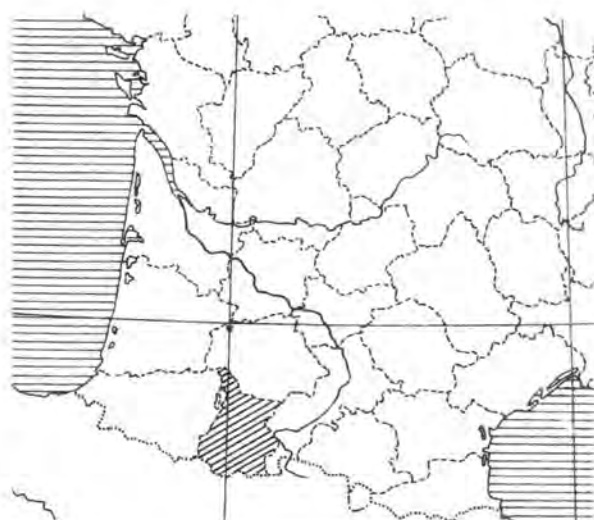
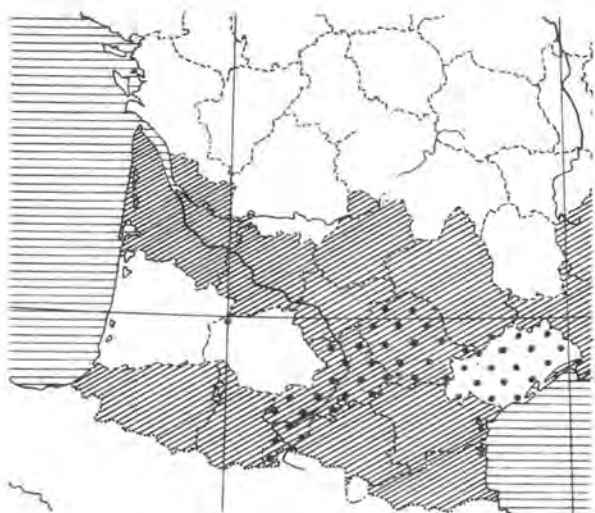
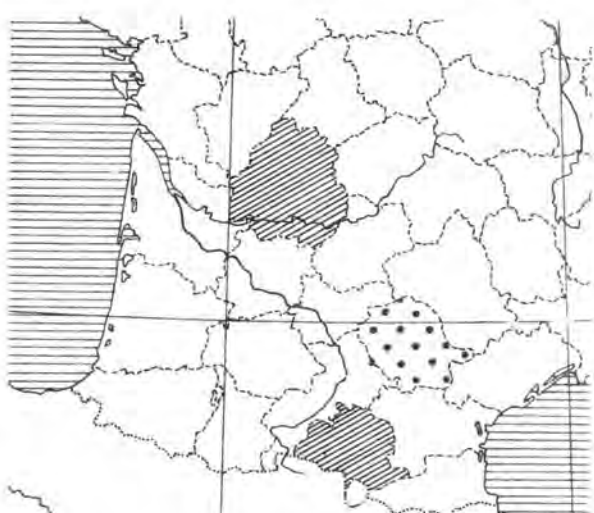
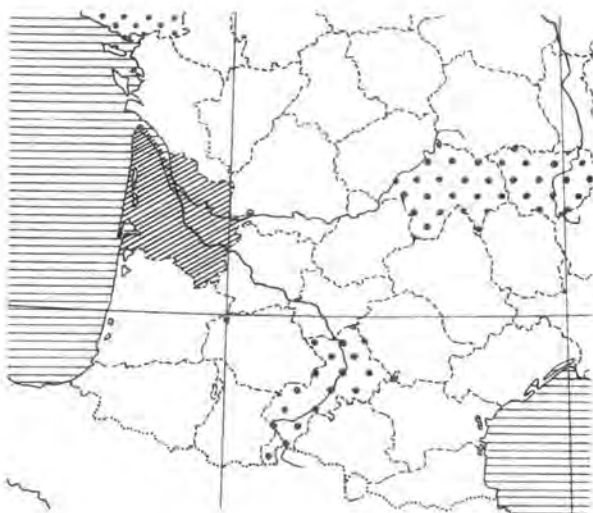
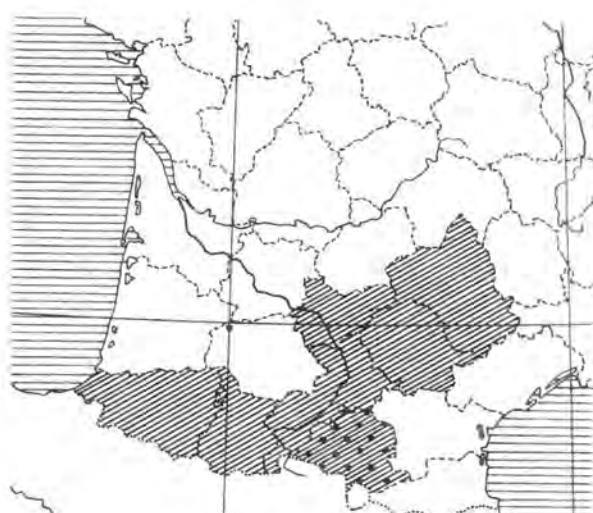

2) Aude: tableau 2

7 stations ont été étudiées; 4 espèces ont été capturées. Ces nombres sont trop faibles pour permettre une conclusion sur le peuplement souterrain de ce département riche en cavités, mais dont les Trichoptères troglodytes ont été fort peu recherchés.

Aux stations connues s'ajoutent les 3 suivantes où des Trichoptères ont été rencontrés mais non déterminés: la grotte de Coreluna à Trassanel explorée par la Section Spéleo-Archéologique du Vaurais (1963) Bull. Soc. Spéleo. Pays Castrais, t. 1, 1963, p. 15., la grotte des Cagals à Trassanel étudiée par Ch. Causse et A. Tarrisse (1965) (et l'aven de Villegause à Caune-Minervois exploré par Ch. Causse (1965) Bull. Soc. Spéleo. Pays Castrais et Vaurais, t. III, 1965, pp. 24 et 33.

3) Aveyron: tableau 3

2 stations seulement et 4 espèces ont été signalées. L'Aveyron étant parmi les départements les plus riches en grottes, beaucoup de stations restent à rechercher.

Fig. 3 *Mesophylax aspersus* Ramb.Fig. 4 *Stenophylax crossotus* Mel.Fig. 5 *Stenophylax fissus* (Mel.)Fig. 6 *Mesophylax impunctatus* Mel.Fig. 7 *Stenophylax lateralis* (Steph.)Fig. 8 *Stenophylax mitis* Mel.Légende :  capture en grotte capture en surface

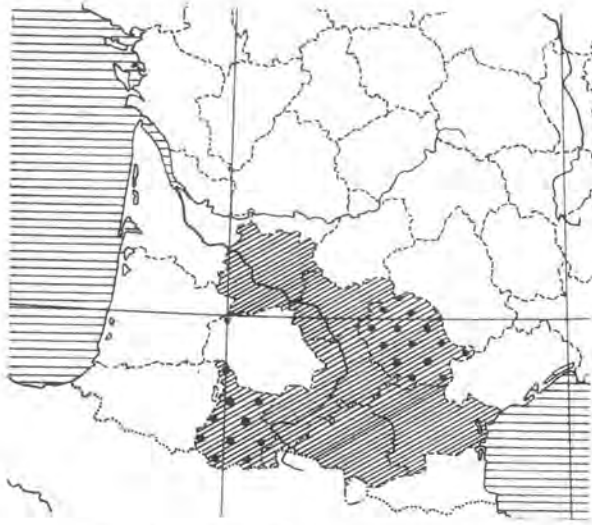


Fig. 9 *Stenophylax mucronatus* Mcl.

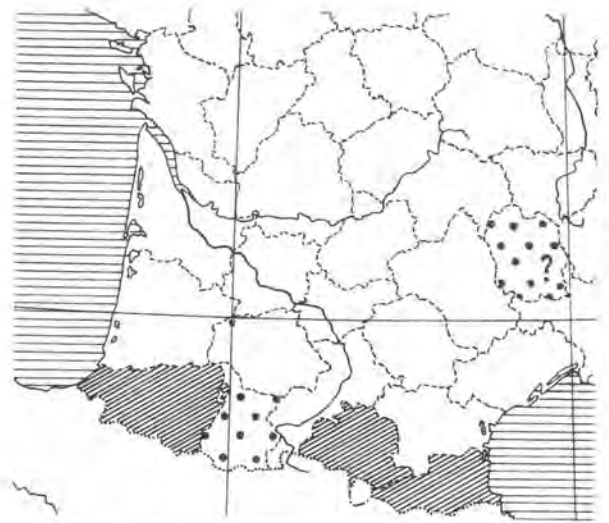


Fig. 10 *Stenophylax nycterobius* (Mcl.)

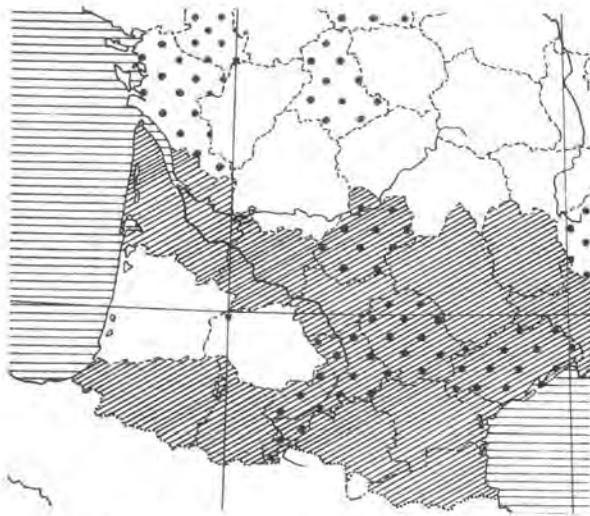


Fig. 11 *Stenophylax permistus* Mcl.

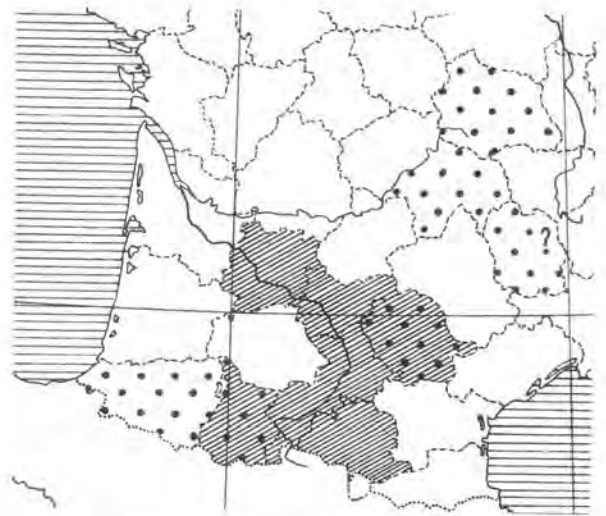


Fig. 12 *Stenophylax sequax* (Mcl.)

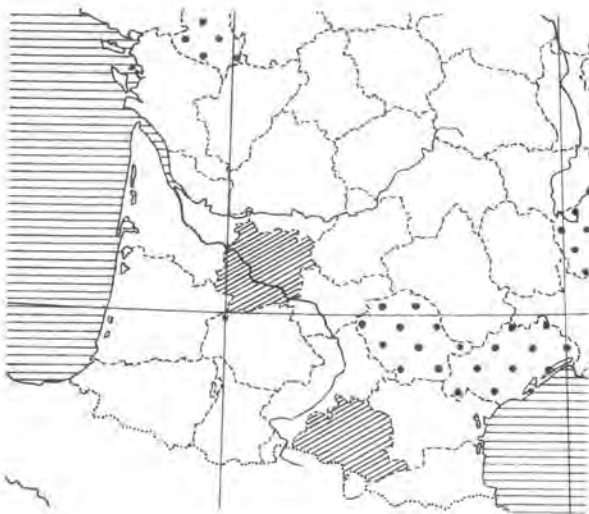


Fig. 13 *Stenophylax testaceus* (Gm.)

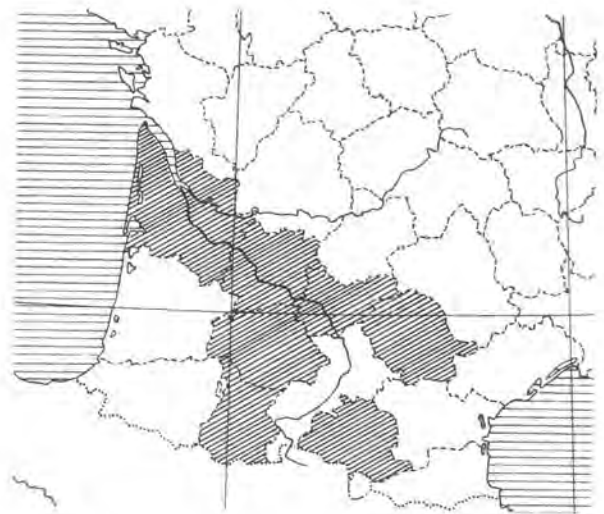




Fig. 14 *Stenophylax vibex vibex* Curt.

Légende :  capture en grotte  capture en surface

4) Basses-Pyrénées: tableau 4

17 stations souterraines sont actuellement inventoriées. 6 espèces ont été observées dans ce département dont une (Sten. sequax) n'a été capturée qu'en surface. L'espèce la plus souvent notée est Stenophylax permistus.

Signalons d'autre part la capture le 1.5.1967 par notre collègue B. Chevet de 4 larves âgées du genre Stenophylax (probablement S. mucronatus d'après H. Décamps) dans un bassin artificiel aménagé dans le porche d'entrée de la grotte de Campagnaga (Camou-Cihigue). Ce bassin faiblement éclairé par le jour est alimenté par des suintements de la paroi de la grotte. B. Chevet y a observé une dizaine de larves. S'agit-il d'une ponte déposée par hasard ou d'une population qui se renouvelle chaque année? De nouvelles et fréquentes visites seront nécessaires pour répondre. Notons que dans ce même bassin se rencontrent régulièrement des Niphargus.

5) Dordogne: tableau 5

1 station et 1 espèce ont été signalées. La recherche des Trichoptères cavernicoles reste à faire en Dordogne où les grottes sont fort nombreuses.

6) Gers: tableau 6

2 stations très proches l'une de l'autre et 1 espèce sont actuellement connues.

Comme en Dordogne il semble que les Trichoptères n'aient pas retenu l'attention des biospéologues dans ce département.

7) Gironde: tableau 7

6 stations et 4 espèces ont été inventoriées.

L'espèce dominante paraît être Stenophylax vibex vibex. Mais les recherches sont encore insuffisantes pour avoir un bon aperçu du peuplement.

D'autres stations sont en cours d'étude. Citons notamment le réseau Grand-Antoine-Augey (Frontenac, Rauzan et Sallebruneau où des visites à la fin de l'automne 1968 ont montré de nombreux restes de Trichoptères indéterminables. Nous n'avons d'ailleurs jusqu'à présent pas observé d'espèces hivernant sous terre en Gironde.

8) Haute-Garonne: tableau 8

6 stations ont été étudiées.

7 espèces cavernicoles ont été signalées dont 1 (Sten. lateralis) n'a été trouvée qu'en surface.

Stenophylax permistus et Sten. fissus sont les espèces le plus fréquemment citées.

Aux stations indiquées sur le tableau s'ajoutent les 2 suivantes où des Trichoptères ont été trouvés mais non déterminés: la grotte de Pénéblanque à Arbas étudiée en 1955 par Derouet et Dresco et celle de la Coume Nère (St.-Bertrand-de-Cominges) notée en 1959 par H. Coiffait. Beaucoup de stations restent encore à découvrir.

9) Hautes-Pyrénées: tableau 9

15 stations sont connues.

8 espèces ont été signalées dont une (Sten. nycterobius) n'a été capturée qu'en surface.

L'espèce dominante est Stenophylax permistus.

10) Hérault: tableau 10

3 stations seulement ont été inventoriées malgré la grande richesse en cavités naturelles de l'Hérault. Cette pauvreté n'est due ici aussi qu'à l'insuffisance des recherches.

4 espèces ont été signalées dont deux (Sten. fissus et Sten. testaceus) n'ont été capturées qu'en surface. Signalons la présence de Trichoptères dans des cavités du Minervois, notamment dans l'aven de la Courounelle (Minerve) à plusieurs centaines de mètres de l'entrée.

11) Lot: tableau 11

5 stations et 2 espèces seulement ont été reconnues. Mais ici encore de nombreuses prospections restent à faire pour connaître le peuplement de ce département.

12) Lot-et-Garonne: tableau 12

4 stations et 6 espèces ont pu être inventoriées grâce aux recherches de notre collègue J.J. Garrayat.

Stenophylax permistus est actuellement l'espèce la plus fréquemment rencontrée. Mais d'autres stations restent à découvrir.

13) Pyrénées Orientales: tableau 13

5 stations et 4 espèces ont été signalées.

Mesophylax aspersus est l'espèce la plus souvent citée; mais les observations sont encore nettement insuffisantes pour établir un recensement valable pour ce département riche en cavités.

14) Tarn: tableau 14

22 stations ont été étudiées dont 1 en cavité artificielle ("souterrain-refuge").

9 espèces ont été observées dont 2 (Mes. impunctatus et Sten. testaceus) n'ont été capturées qu'en surface.

Stenophylax fissus est l'espèce la plus fréquemment capturée.

Aux stations mentionnées sur le tableau il faut ajouter le réseau cal-el-Fendeille (Sorèze) où des Trichoptères ont été signalés dès 1902 par Viré et Maheu, mais sont restés indéterminés.

15) Tarn-et-Garonne: tableau 15

6 stations sont connues.

7 espèces ont été inventoriées dont 1 (Mes. aspersus) capturée seulement en surface.

Les récoltes sont encore trop peu nombreuses pour établir la fréquence des espèces dans ce département.

Conclusions:

Sur 126 stations souterraines on note les fréquences suivantes:

- 1) Stenophylax permistus dans 71 grottes
- 2) Stenophylax fissus dans 57 grottes dont 1 artificielle (souterrain)
- 3) Stenophylax mucronatus dans 28 grottes
- 4) Mesophylax aspersus dans 19 grottes
- 5) Stenophylax sequax dans 18 grottes
- 6) Stenophylax mitis dans 16 grottes
- 7) Stenophylax vibex vibex dans 15 grottes
- 8) Stenophylax testaceus dans 3 grottes
- 9) Stenophylax nycterebius dans 3 grottes
- 10) Mesophylax impunctatus dans 3 grottes

- 11) Stenophylax lateralis dans 1 grotte
 12) Stenophylax cressetus dans 1 grotte

Ces résultats, encore provisoires, apportent de légères modifications à ceux énoncés en 1966 (9). Mais ils confirment nettement que Stenophylax permistus et Stenophylax fissus sont les espèces les plus fréquemment observées dans les grottes du sud-ouest de la France.

References Bibliographiques

- 1 - Berland (L.) et Mesely (M.E.) 1936 Catalogue des Trichoptères de France. Ann. Sec. Ent. de France, vol. CV, pp. 111 - 144.
- 2 - Berland (L.) et Mesely (M.E.) 1937 Catalogue des Trichoptères de France (suite). Ann. Sec. Ent. de France, vol. CVI, pp. 133 - 168.
- 3 - Bonnet (P.) 1947 Une grotte nouvelle pour la biospéologie, le "Trou de Rantou". Bull. Sec. Hist. Nat. de Toulouse, t. 82, pp. 245 - 251.
- 4 - Botesaneanu (L.) 1959 Recherches sur les Trichoptères cavernicoles, principalement sur ceux des collections "biospéologica", Arch. Zool. exp. gén., t. 47; notes et revues, 1, pp. 32 - 50.
- 5 - 1967 Limnofauna Europaea: Trichoptera, in Illies, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 285 - 309.
- 6 - Bou (C.) 1966 Faune souterraine du Sud-ouest du Massif Central. I. Contribution à la connaissance des invertébrés cavernicoles. Ann. Spéologie. Fr., t. 21, fasc. 3, pp. 689 - 706.
- 7 - Décamps (H.) 1962 Note sur quelques espèces de Trichoptères troglodytes. Ann. Spéologie., 6, 17, fasc. 4 pp. 577 - 583.
- 8 - Décamps (H.) 1967 Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. Ann. Limn., t. 3, fasc. 1, pp. 101 - 176.
- 9 - Décamps (H.) et Magné (J.) 1966 Contribution à l'étude de Micropterna fissa McL. et des Trichoptères cavernicoles (Stenophylax Micropterna, Mesophylax). Ann. Limn., 6, 2, fasc. 3, pp. 527 - 535.
- 10 - Dereuet (L.) et Dresse (E.) 1955 Etudes sur la grotte de Pèneblanque. I. Faune et climats. Notes biospéol., X, pp. 123 - 131.
- 11 - Despax (R.) 1938 Nouvelles stations pyrénéennes de Trichoptères cavernicoles. Bull. Sec. Hist. Nat. de Toulouse, t. LXXII, pp. 95 - 96
- 12 - Dresse (E.) 1949 Recherches souterraines dans les Pyrénées centrales (Notes biospéologiques, année 1947). Soc. mérid. Spéologie et Préhist., année 1948-49. Bull. Sec. Hist. Nat. de Toulouse, t. 84, pp. 182 - 196
- 13 - Gadeau de Kerville (H.) 1935 Invertébrés récoltés dans sept grottes des départements de la Haute-Garonne et des Hautes-Pyrénées. Bull. Sec. zool. Fr., t. 60, p. 358.
- 14 - Jeannel (R.) 1926 Faune cavernicole de la France. Encycl. ent., 7, Paris, Lechevalier, 334 p.
- 15 - Laereix (J.L.) 1914 Faune des Trichoptères de France (1^{re} série). Bull. Soc. Et. Sc. nat. d'Elbeuf, 1913, 49 p.
- 16 - 1916 Faune des Trichoptères de France (2^e série). ibid., 1914-1915, 15 p.
- 17 - Lagarrigue (J.) 1950 La faune cavernicole terrestre de la région des Causses. Bull. Sec. Hist. Nat. de Toulouse, t. 85, fasc. 3 - 4, pp. 129 - 150.
- 18 - Magné (J.) 1960 Les stations de cavernicoles du Tarn. Soc. spéologie. et préhist. de Bordeaux, t. 9, (1958), pp. 57 - 75.
- 19 - Magné (J.) 1962 Nouvelles récoltes de faune cavernicole dans l'Entre-deux-Mers (Gironde). Soc. spéologie. et préhist. de Bordeaux, t. 11 (1960), pp. 33 - 38.

- 20 - Magné (J.) 1967 La grotte des Cluzets, commune de Blasimon (Gironde). Etude bi-spéléologique. Spelunca (4e s.), Mémoires n°5 Actes VII e Congrès Nat. de Spéleo., Bordeaux, 1966, pp. 285 - 288.
- 21 - Magné (J.) 1969 Nouvelles stations de Trichoptères cavernicoles du sud-ouest de la France. Sec. Spéleo. et préhist. de Bordeaux, t. XVIII-XIX, 1967-1968 (1969).
- 22 - Schmid (F.) 1950 Contribution à l'étude des Limnophilidae (Trichoptera). Mitt. schweiz. ent. Ges., 28, pp. 7 - 245.
- 23 - Schmid (F.) 1957 Les genres (Stenophylax Kel., Micropterna St. et Mesophylax Mc.L. (Tricopt. Limnoph.). Museo de Zool., vol. 11, n°2, pp. 1 - 51, Barcelona.
- 24 - Ulmer (G.) 1920 Trichopteren und Ephemeropteren aus Höhlen. Deutsche ent. Zeitschr., pp. 303 - 309.
- 25 - Viré (A.) et Maheu (J.) 1902 Recherches de Zoologie, de Botanique et d'Hydrologie souterraines effectuées pendant l'été 1900 dans les départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. Spelunca, Bull. et Mém. Sec. Spéleologie, 6. VI, n°28, pp. 5- 49.
- 26 - Wolf (B.) 1934-38 Animalium Cavernarum Catalogue. Berlin, W. Junk, (S'Gravenhague).

Tableau I

ARIEGE	Mesophylax asperus	Mesophylax impunctatus	Stenophylax crossotus	Sten. fissus	Sten. lateralis	Sten. mitis	Sten. mucronatus	Sten. nycterebius	Sten. pernisticus	Sten. sequax	Sten. testaceus	Sten. vibex vibex
Gr. d'Ardet (Rogalle)				+					+			
Gouffre d'Audinac (St-Girons)									+			
Gr. de Bastardech (Rivièrevert)							+					
Av. Castéras (Rivièrevert)				++								
Gr. de la Cigalère (Sentein)				++								
Puits de Clavette (Lacourt)				++								
Gr. du Col-del-Bouich (St-Martin-de-Caralp)		+		+		+	+		++	+		
Gr. de Ferrebac (La Bastide-de-Sérou)				+					++			
Gouffre de Lacoste (Alles)				+					++			
Gr. Lafage (Mas-d'Azil)									++			
Gr. de Lestelas (Cazavet)									++			
Gr. du Mas-d'Azil (Mas-d'Azil)				++					++			
Gr. sup. de Montagne (Montagne)				++					+		+	
Gr. des Neuf-Fonts (Aulus)				++					+			
Gr. inf. de Passarelles (Encourtiech)				++			++		+			+
Gouffre de Payssa (Salsein)				+			++		+			+
Gr. de Pâteillatch (Bordes-sur-Lez)				+					++			
Gr. du Pagnol-de-la-Plagne (St-Girons)									++	+		
Gr. de Pertel (Leubens)				+			+		++	+		++
Treu du Rantou (Suc-et-Sentenac)	+	+		+			+		++	++		++
Gr. de St-Maguetch (Alzen)				+		+		+	++	++		++
Gouffre de Soulisquet (Montagne)				+					++	++		++
Av. du Trapèch d'en Haut (Bordes-sur-Lez)									++		+	
Av. de la Trinquade (Lacourt)				+					+			
Perte du Velp (Montesquieu)				+					+	+		+
	1	2	--	12	--	2	5	1	18	6	2	4

Tableau 2

Gr. d'Artigues-Vieille (Coudens) Gr. de Belvis (Belvis) Gr. d'Espèze (Espèze) Gr. de Gaze (Sallèles-Cabardès) Gr. de l'Homme-Mort (Rival) Gr. de Limousis (Limousis) Gr. de Sault (Fournou)	+	Mesophylax aspersus	3
		Mesophylax impunctatus	..
		Stenophylax crossetus	..
	+	Sten. fissus	4
		Sten. lateralis	..
		Sten. mitis	..
	+	Sten. mucronatus	2
		Sten. nycterobius	..
	+	Sten. permistus	3
		Sten. sequax	..
		Sten. testaceus	..
		Sten. vibex vibex	..

Tableau 3

AVEYRON Gr. du Grand Mas (Meuret) Gr. d'El TAYS (Redelle)	+	Mesophylax aspersus	1
		Mesophylax impunctatus	1
		Stenophylax crossetus	1
	+	Sten. fissus	1
		Sten. lateralis	1
	+	Sten. mitis	1
		Sten. mucronatus	1
		Sten. nycterobius	1
	+	Sten. permistus	1
		Sten. sequax	1
		Sten. testaceus	1
		Sten. vibex vibex	1

Tableau 4

Basses-PYRENEES	Mesophylax aspersus	Mesophylax impunctatus	Stenophylax crossotus	Sten. fissus	Sten. lateralis	Sten. mitis	Sten. mucronatus	Sten. nycterobius	Sten. permistus	Sten. sequax	Sten. testaceus	Sten. vibex vibex
Gr. Atteconduace Sileà (Aussurucq)				+		+						
Gr. Azin Chilo (St-Just-Ibarre)				+					+			
Gr. Bahi Jasuko Karbe Handia (St-Just-Ibarre)				+					+			
Gr. de Château-Pignon (St-Michel)				+					+			
Gr. des Eaux-Chaudes (Laruns)	+								+			
Gouffre d'Elçarè (St-Just-Ibarre)									+			
Gr. Ganita-Sile (St-Just-Ibarre)				+					+			
Av. Gastain Charcoat Leccia (Lantabat)				+					+			
Gr. Harzen Sileà (St-Just-Ibarre)				+					+			
Gr. Harz Sileà (Lécumberry)								+	+			
Gr. d'Iriberry (Bustince)	+								+			
Av. bouché de Lucucille (Alçay)									+			
Gr. des Ours (St-Just-Ibarre)									+			
Av. de la Palombière (Alçay)									+			
Gr. des Pas (St-Just-Ibarre)	+			+					+			
Gr. du Sanglier (St-Just-Ibarre)	+								+			
Gr. de la source de la Nive (Estérençuby)									+			
	4	--	--	6	--	1	--	1	11	--	--	--

		GERS
	Les 2 avens du bois des Breustes (La Remieu)	
!		Mesophylax aspersus
!		Mesophylax impunctatus
!		Stenophylax crossotus
!		Sten. fissus
!		Sten. lateralis
!		Sten. mitis
!		Sten. mucronatus
!		Sten. nycterobius
!		Sten. permistus
!		Sten. sequax
!		Sten. testaceus
	+	Sten. vibex vibex

Tableau 6

		DORDOGNE
	Gr. de Béhivet (Sireuil)	
!		Mesophylax aspersus
-	+	Mesophylax impunctatus
!		Stenophylax crossotus
!		Sten. fissus
!		Sten. lateralis
!		Sten. mitis
!		Sten. mucronatus
!		Sten. nycterobius
!		Sten. permistus
!		Sten. sequax
!		Sten. testaceus
!		Sten. vibex vibex

Tableau 5

GIRONDE Gr. de Benauges (Arbuis) Gr. des Cluzets (Blasimon) Trou du Luc (=Malartic) (Meulien) Trou Noir (St-Martin-du-Puy) Gr. de Pellegrines (Faleyras) Gr. de Villesèque (Rauzan et Mérignas)		Mesophylax aspersus	--
		Mesophylax impunctatus	--
		Stenophylax crossotus	--
		Sten. fissus	2
		Sten. lateralis	1
		Sten. mitis	--
		Sten. mucronatus	--
		Sten. nycterebius	--
		Sten. permistus	2
		Sten. sequax	--
		Sten. testaceus	--
		Sten. vibex vibex	4

HAUTE-GARONNE		
	Gr. d'Espugne (= Espieugne)(Salatch) Gr. de Gouillou (Aspet) Gouffre de la Henne-Morte (Arbas) Gr. de Marsoulas (Marsoulas) Gr. du Mont-de-Chac (Salatch) Gouffre de Poudac Gran (Arbas)	
2	++	Mesophylax aspersus
--		Mesophylax impunctatus
--		Stenophylax crossotus
4	+ + + +	Sten. fissus
--		Sten. lateralis
2	+ +	Sten. mitis
2	+ +	Sten. mucronatus
--		Sten. nycterobius
4	+ + + +	Sten. permistus
2	+ +	Sten. sequax
-		Sten. testaceus
--		Sten. vibex vibex

Tableau 9

B 4/7

HAUTES-PYRENEES	Mesophylax asperus	Mesophylax impunctatus	Stenophylax cressatus	Sten. fissus	Sten. lateralis	Sten. mitis	Sten. mucronatus	Sten. nycterebius	Sten. permistus	Sten. sequax	Sten. testaceus	Sten. vibex vibex
Gr. d'Arricaou (Beaudéan)									+			
Gr. de Castel-Mouly (Bagnères-de-Bigorre)			+				+			+		
Gr. d'Escala (St-Pé)									+			
Gr. de la Fontaine-aux-Fées (Bagnères-de-Bigorre)												+
Gr. de Fréchet (Fréchet?)						+	+		+	+		+
Gr. de Gargas- (Tibiran)				+								
Gr. de Gerdre (Bagnères-de-Bigorre)				+			+					
Gr. de l'Hafouat-de-Peïou (Nistos)				+					+			
Gr. de Joudéous (Banies)				+								
Gr. de Labastide (Labastide-de-Neste)									+	+		
Gr. de Nistos (= Tute-du-Chef) (Nistos)				+					+			
Gr. de la Palle (St-Pé-de-Bigorre)									+			
Gr. de Picharet (Gazave)							+					
Gr. inf. de Rebeue (Hâches)										+		
Gr. des Tignahustes (Aventignan)							+					
	--	--	1	4	--	1	5	--	7	4	--	2

Tableau 10

HERAULT	Gr. de l'Hertus (Valflanès) Gr. de Lauzins (St-Pons) Gr. des Hautes (Brissac)	Mesophylax aspersus	+++
		Mesophylax impunctatus	+
		Stenophylax crossotus	+
		Sten. fissus	+
		Sten. lateralis	+
		Sten. mitis	+
		Sten. mucronatus	+
		Sten. nycterobius	+
		Sten. permistus	+
		Sten. sequax	+
		Sten. testaceus	+
		Sten. vibex vibex	+

Tableau 11

LOT	Gr. de la Bergerie (Cantiac) Igué de Bonnaeu (Cantiac) Av. de Cantiac (= du Jeune-Homme) (Cantiac) Gr. Pégaurlis (Cantiac) Font de la Roque (Floréssas)	Mesophylax aspersus	+
		Mesophylax impunctatus	+
		Stenophylax crossotus	+
		Sten. fissus	+
		Sten. lateralis	+
		Sten. mitis	+
		Sten. mucronatus	+
		Sten. nycterobius	+
		Sten. permistus	++++
		Sten. sequax	
		Sten. testaceus	
		Sten. vibex vibex	

Tableau 12

LOT-ET-GARONNE			
		Mesophylax aspersus	--
		Mesophylax impunctatus	--
		Stenophylax cressetus	--
		Sten. fissus	2
		Sten. lateralis	--
		Sten. mitis	--
		Sten. mucronatus	2
		Sten. nycterobius	--
		Sten. permistus	4
		Sten. sequax	1
		Sten. testaceus	1
		Sten. vibex vibex	1
Gr. de Juan d'Amans (= de Gaulens) (Layrac)			
Gr. de la Paulétie (Cuzern)			
Gr. de Peurret (Lareque-Timbaut)			
Gr. des Tournelles (=Lestournelles)			
(Ste-Colombe-de-Villeneuve)			

Tableau 13

PYRENEES-ORIENTALES			
		Mesophylax aspersus	3
		Mesophylax impunctatus	--
		Stenophylax cressetus	--
		Sten. fissus	1
		Sten. lateralis	--
		Sten. mitis	--
		Sten. mucronatus	--
		Sten. nycterobius	1
		Sten. permistus	1
		Sten. sequax	--
		Sten. testaceus	1
		Sten. vibex vibex	--
Gr. Caenne Leubroge (Prugnanes)			
Gr. de Mentole (Mentole)			
Gr. de Sainte-Madelaine (St-Paul-de-Feneuillet)			
Gr. Sainte-Marie (Prats-de-Mollo)			
Gr. des Velours (Caudès)			

Tableau 14

TARN	Mesophylax asperus	Mesophylax impunctatus	Stenophylax crossotus	Sten. fissus	Sten. lateralis	Sten. mitis	Sten. mucronatus	Sten. nycterebius	Sten. permistus	Sten. sequax	Sten. testaceus	Sten. vibex vibex
Gr. des Arrandies (Penne)				+					+			
Gr. de Cabéou (Penne)				+		+	+		+	+		
Gr. de Cambeunès (Cambeunès)				+		+	+		+	+		
Gr. d'Ensire (Labruguière)						+			+			
Av. de Ferrières (Penne)						+	+		+			
Av. de Grâzes (Puycelci)				+			+		+			
Gr. de Janey (Penne)	+			+		+	+		+			
Gr. de Lacalm (Aiguefonde)				+			+		+			
Av. des Landes (Milhars)				+			+		+	+		
Gr de Lateur (Lacaze)				+						+		
Av. de Lautanal (Penne)				+								
Gr. de la Louire (Penne)				+					+			
Gr. de Malcrouzet (Cambeunès)							+					+
Igue de Mouysset (Milhars)				+					+			
Av. de Pouzergues (Penne)				+		+			+			
Av. de Rascalate (Larreque)				+			+		+			
Gr. de Rouzet (=Reset) (Larreque)				+								
Gr. du Serpent (=gr. Gérard) (Penne)				+								
Av. du Suquet (Penne)				+			+		+			
Gr. de Tennac (Tennac)				+								
Gr. des Trois-Cloches (Penne)	+			+		+	+		+			
Souterrain du Verdier (Castelnau-de-Lévis)				+								
	2	--	--	17	--	7	10	--	13	4	-	1

Tableau 15

					TARN - ET - GARONNE
					Gr. des Barthassos (Bruniquet) Gr. du Bosc (St-Antoine) Av. de la Carrière (Bruniquet) Gr. de la Gouge (St-Antoine) Av. de Nibussals (Bruniquet) Av. de la Palme (Bruniquet)
--					Mesophylax aspersus
--					Mesophylax impunctatus
--					Stenophylax crossotus
3	+	+	+		Sten. fissus
--					Sten. lateralis
2		+	+		Sten. mitis
2	+		+		Sten. mucronatus
--					Sten. nycterebius
2		+	+		Sten. permistus
1		+			Sten. sequax
--					Sten. testaceus
1		+			Sten. vibex vibex

Observations on the behavior and longevity of
cavernicolous Rhabdophoridae (Orthoptera)

BROTHER G. NICHOLAS, F.S.C. (La Salle College,
Philadelphia, Pennsylvania / U.S.A.)

Introduction:

Cave crickets, or *wetas*, have a cosmopolitan distribution and rank among the most abundant of all cavernicolous fauna. Leroy (1967) lists 176 cavernicolous species belonging to the superfamilies Gryllacridoidea and Grylloidea. Of this number, 111 species are gryllacridoids belonging in the family Rhabdophoridae. Following the classification of Chopard (1949) for the order Orthoptera, the three subfamilies of rhabdophorids containing cavernicoles and their general distribution would be as follows:

Rhabdophoridae

- Macropathinae - Australia and New Zealand
- Rhabdophorinae - Asia and Europe
- Ceuthophilinae - North America

The remaining cavernicolous orthopterans are mainly grylloides belonging to the family Phalangopsidae distributed through Africa, Madagascar and Malaysia. Some of the species of rhabdophorids listed by Leroy are not strictly cavernicolous since they display no physiological or anatomical adaptations to a spelean existence. They are, at best, nominal troglonexes. This is particularly true of the genus Ceuthophilus found in the United States. Although a dozen species are referred to as cavernicolous at least seven of these are widely distributed in epigeal habitats. Their inclusion as cavernicoles is, in some instances, based on the finding of one or two stray specimens in a cave.

However, many of the Rhabdophoridae do show cavernicolous adaptations although apparently only one, Ceuthophilus longipes, originally discovered in one of the lower levels of Carlsbad Caverns, New Mexico, is a strict troglobite. As will be shown, most cavernicolous rhabdophorids must leave the cave habitat periodically for feeding. The widespread distribution of rhabdophorids in caves; their migration to and from the cave; their importance to the food web of the cave; and their high visibility factor to speleologists and other visitors to caves all combine to make these ready subjects for study. Yet, though cave rhabdophorids have been noted by the earliest cave explorers, much is to be learned of their behavior, territoriality patterns, rhythmicity, mortality and feeding habits.

In general, all cavernicolous rhabdophorids are wingless, range in adult length from 20 - 40 mm with a median length of about 25 mm, possess elongate legs and extremely long antennae which may be four times the length of the body itself. These antennae are continually twitching or waving and may reflect a dependence of tactile senses in the darkness of the cave. Eyes are present, though in many species there is some doubt as to whether these are always functional. Some pigment is present. In the troglobitic Ceuthophilus longipes the body is a transparent white color (Bailey, 1928) and all specimens studied have only the faintest indication of deeper coloration along the caudal margin of the abdominal tergites (Hubbell, 1936).

Feeding Habits:

The feeding habits of cave rhabdophorids reflect a dependence on both migratory patterns and the influence of a diurnal rhythmicity. Some food is obtained from the cave itself. Ceuthophilus longipes feeds on bat droppings, spores and particles of decaying vegetable material washed in from the surface (Bailey, 1928). Chopard (1959) observed Rhabdophora pirea feeding on a dead bat in a cave in Java. The feeding of rhabdophorids on dead bats is not an uncommon sight, but Rhabdophora oophaga has been described by Lord Medway (quoted in Chopard, 1959) as also feeding on the corpses of two species of swiftlets, Collocalia maxima lowi and Collocalia fugiphaga natunae found on the floor of Subis Cave, Niah, Sarawak. In some caves Lord Medway has seen Rhabdophora oophaga among the nests of these birds feeding on the eggs. It is able to gnaw a hole in the upperside of the egg and clean out the contents completely. Park and Reichle (1967, 1964) made observations on the gut contents of Hadenocercus subterraneus and found both epigeal and hypogean fauna. In a later study Park and Reichle reported that the stomach analysis of over 300 individuals indicated that at least 90% of the gut contents are representative of epigeal fauna.

Omnivorous is the best way to describe the feeding habits cavernicolous Orthoptera based on the survey of approximately fifty different authors made by Leroy (1967). The majority of these authors imply that food is obtained mainly from outside the cave. It is difficult to make generalizations about the movement of cavernicolous rhabdophorids from the cave for feeding purposes since some species live not only in caves but in other habitats. But there is strong evidence for a periodic migration (usually on a diurnal rhythm) among cave populations for feeding purposes.

Migration and Rhythmicity:

A study of the rhythmic activity and migration of 3,000 Hadenoeus subterraneus observed for eighteen months has already been reported by me (Nicholas, 1962, 1964). Since 1962 this study has been extended to almost five years and over 4,000 Hadenoeus subterraneus have been observed. Daily observations were made in Cathedral Cave, situated at the northwestern end of Flint Ridge in Mammoth Cave National Park, Kentucky. Twelve quadrats were established at ten foot (three meter) intervals throughout the cave each quadrat being 3.4 feet (1.04 m) in width and encompassing the railing, walls and floor. Quadrats A-C are in the entrance zone; D-F in the twilight zone; and G-L in the dark zone. The method of establishment of this quadrat zone and total area encompassed has been reported (Nicholas and Brucker, 1965). 4,250 Hadenoeus subterraneus were marked with pigmented shellac and a coding system developed that would enable identification of each cricket, the quadrat in which it was originally marked, and the date it was marked. The percentage of recaptures of H. subterraneus (plus the spider Meta menardii and the beetle Neaphenops tellkampfi) is shown for a typical year, 1961, in figure 1. Between 1800 and 0600 hours there occurred a nocturnal migration with members of the population from all quadrats leaving the cave and returning before dawn. This is reflected in the percentage of recaptures in the twilight zones of crickets from the dark zone, and the percentage of crickets from both of these zones found in the entrance zone. On any given night approximately one third of the total population left the cave completely. Between the hour of 0600 and 1800, 97% of the crickets were recaptured in their home quadrat (Fig. 1). By comparison, the troloxenic Meta menardii and troglobitic Neaphenops tellkampfi displayed practically no interzonal movement during the year. This tendency of H. subterraneus to migrate has been noticed by me in five other caves in Mammoth Cave National Park. In one unnamed cave 500 meters south of Cathedral Cave hundreds of crickets have been seen moving out of the cave. According to the former owner of the cave, this daily movement has been seen for over thirty years.

Reichle, et al. (1965) conducted a study of H. subterraneus in the laboratory duplicating environmental conditions within the cave. They found that between 0600 and 1700 hours the crickets were relatively inactive with less than one-third of total daily activity occurring between these times. By 2300 locomotor activity had tripled and remained maximal until 0300. The rate of activity then decreased until 0600 when the crickets entered the quiescent phase of daily activity. While observing other populations in the Mammoth Cave they noted that one-third of the population migrated out of the cave to feed. Reichle (1963) had previously noted the existence of two rhythm cycles - that of a definite daily cycle and a corresponding period of inactivity. Other observations by Park and Reichle (1963) confirmed a diurnal periodicity with a nocturnal peak of activity about midnight and an inactive period during the day.

Richards (1965) also observed the emergence at night of approximately one-third of a population of Gymnoplectron waitomoensis being studied in Waitomo Cave, on the North Island of New Zealand. Similar studies by her on Pallidoplectron turneri in Waitomo Cave; an unnamed species of Macrophthinae from Alexander Cave Naracoorte, South Australia; and Australotettix montanus in the Blue Mountains of New South Wales, Australia, showed that a peak of activity was reached about an hour after sunset. Although none of the crickets began to emerge until one half hour after sunset when it was almost completely dark, by two and a half to three hours after sunset most of the crickets had returned inside the cave. Thus, although there is a definite pattern of migration in Australia and New Zealand rhabdophorids to forage out of the cave and about one-third of the population leave the cave on any given night as in North American species, the period of greatest locomotor activity in Australia and New Zealand species is shorter and at an earlier hour.

Weather Conditions:

Epigeal weather conditions have a definite effect of the pattern of rhabdophorid nocturnal migration. In the Cathedral Cave study of Hadenoeus subterraneus I noted that migration from the cave entrance at night cease when the temperature dropped below -5°C or the relative humidity below 85% (Nicholas, 1962). The mean temperature in the dark zone was 8°C with a fluctuation of one degree throughout the year. In the entrance zone the mean ranged from 0°C to 10°C with a maximum of 25° and a minimum of -5°C . Thus, crickets moving from the dark zone to forage outside the cave were subject to a possible maximum change of 17°C . There seemed to be no evidence of thermal shock and this change did not inhibit nocturnal migration.

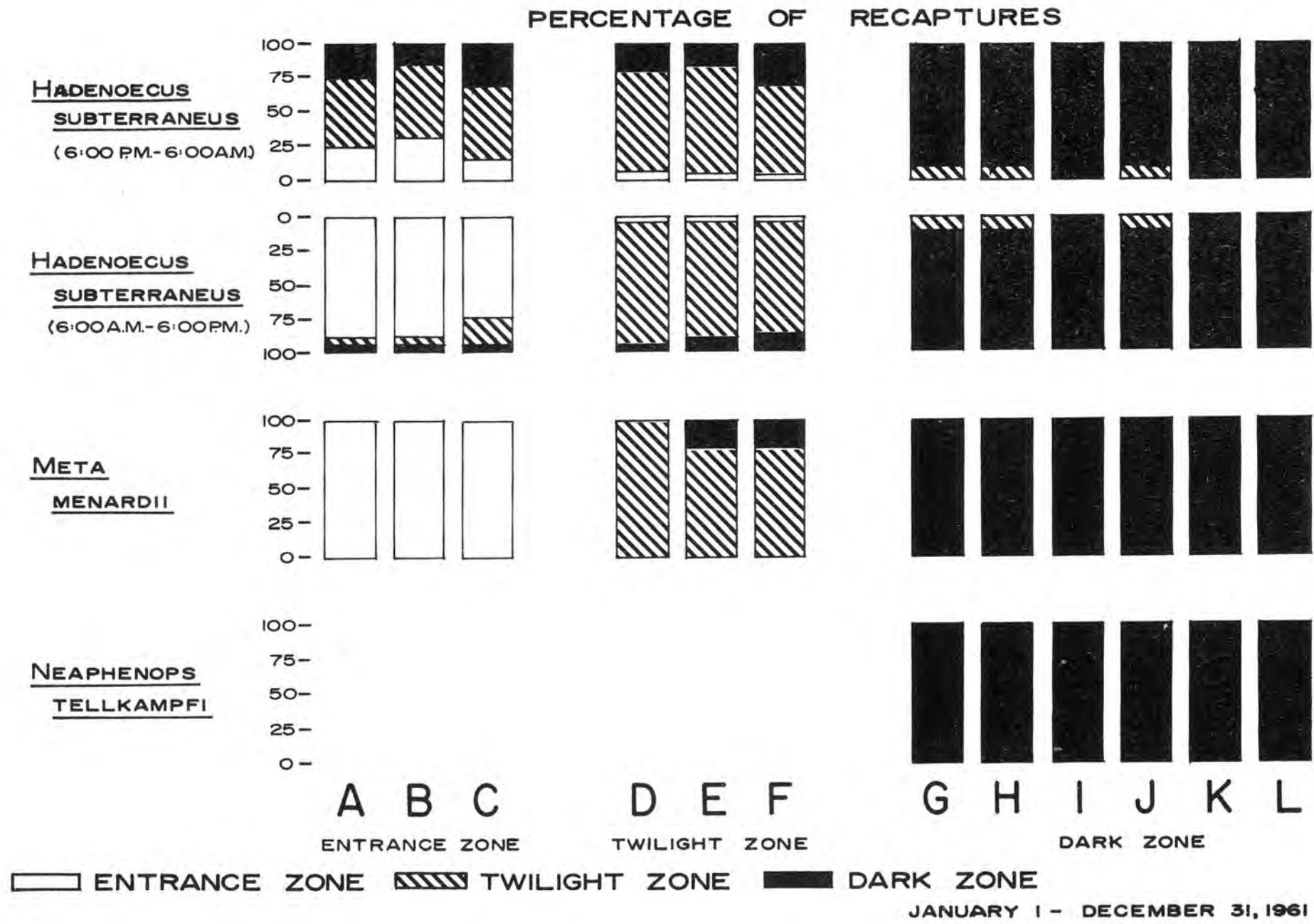


Fig. 1 = Interquadrat migration of marked Hadenoeocus subterraneus, Meta menardii and Neaphenops Tellkampfi, Cathedral Cave, Kentucky.

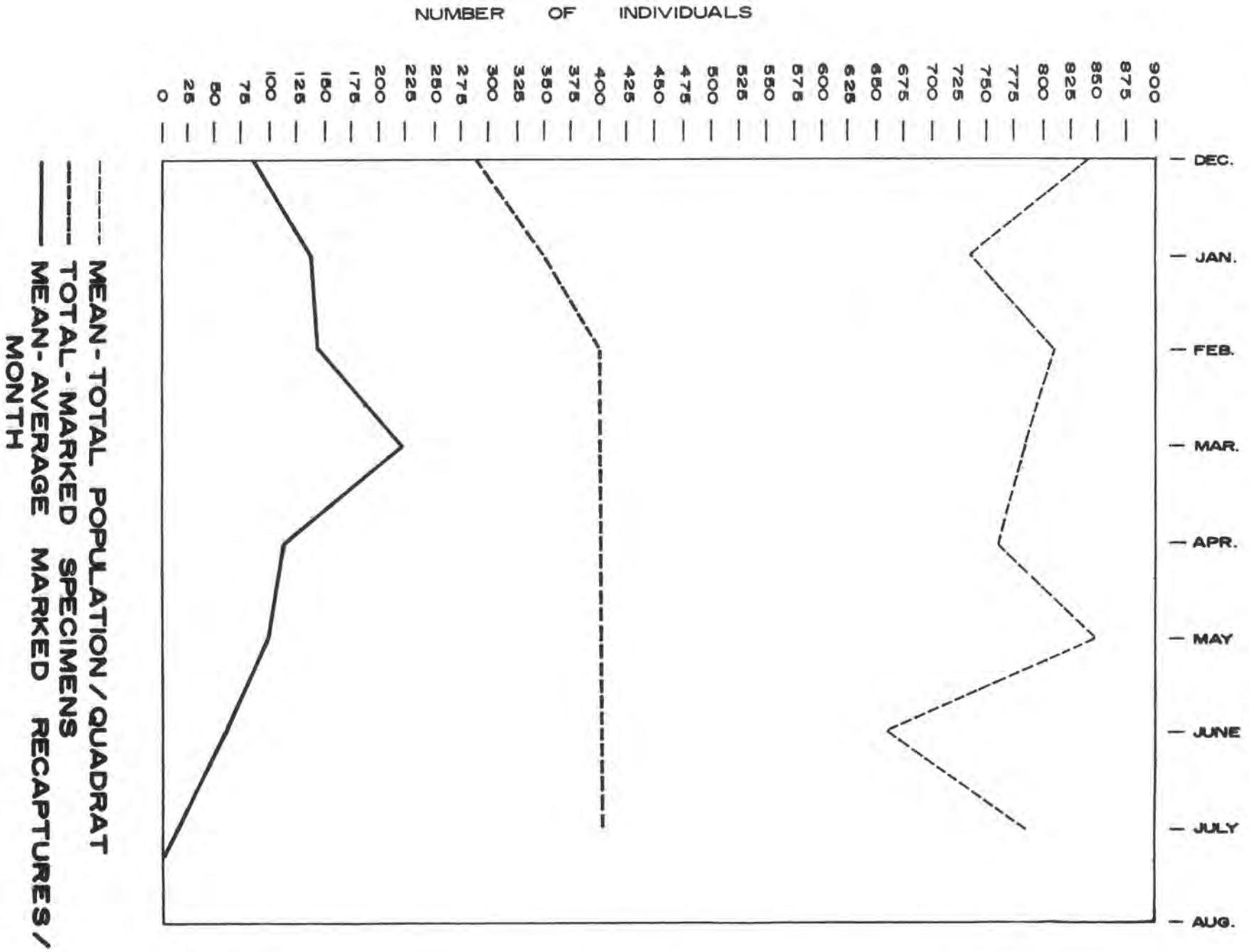
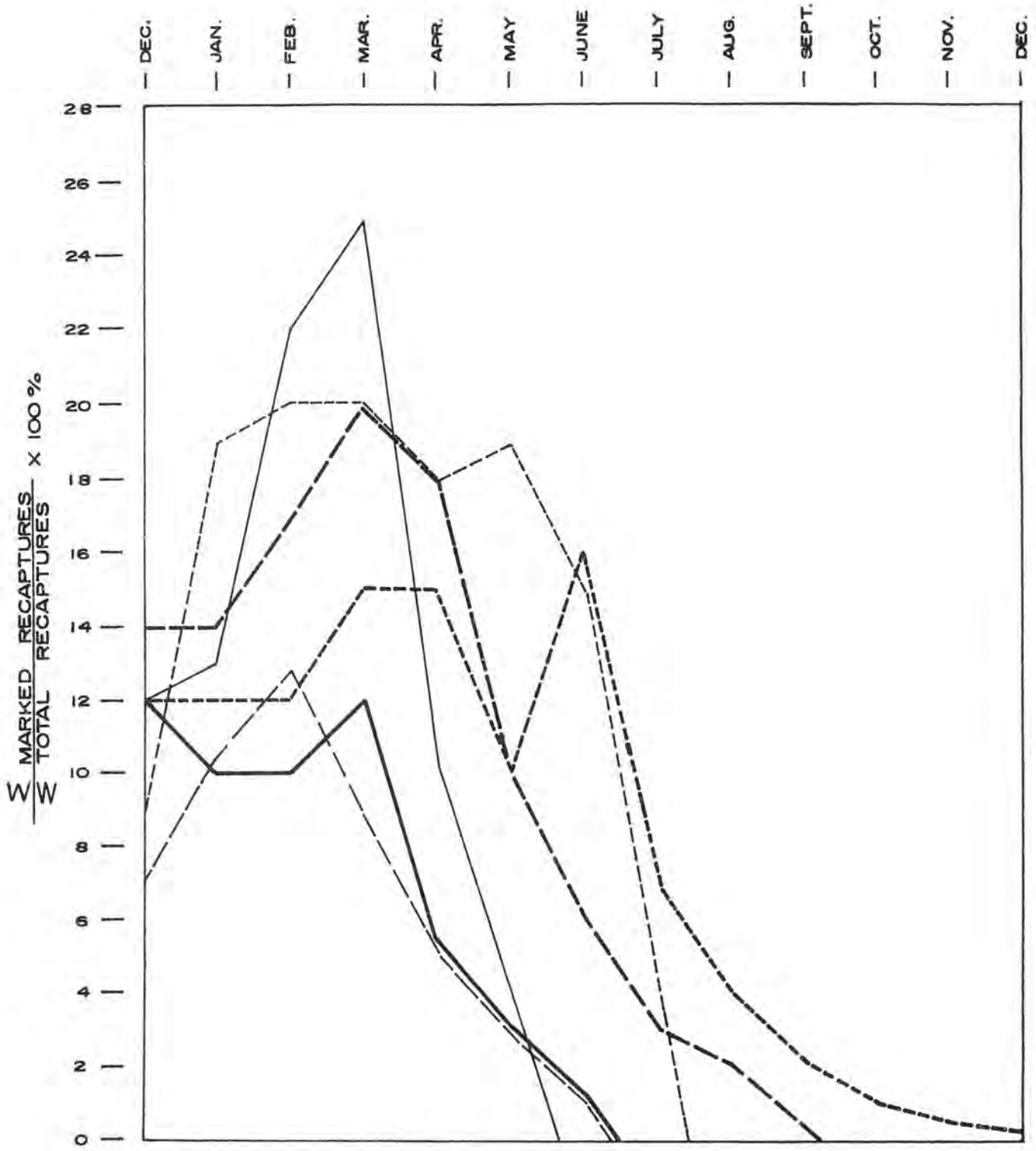


Fig. 2 = Depletion in number of marked Hadenoecus subterraneus. Curves represent data from quadrats B, C, E, G, and H, Cathedral Cave, Kentucky. No marking was done after February 28.



QUADRATS

- B
- - - C
- · - · E
- · · · F
- - - - G
- H

Fig.3
 Percentage of marked Hadenococcus subterraneus recovered compared to total recaptures. Marking ceased in quadrats B, C, E, G and H on February 28. Marking ceased in quadrat F on April 30.

The relative humidity in dark zone of Cathedral Cave remained almost constant at 97%. In the entrance zone, the mean relative humidity varied from 80 to 90% with extremes of 70 and 100%. On evenings that the humidity remained lower than 85% (about 25% of the total evenings in June, July and August) no crickets were observed leaving the entrance zone. Richards (1965) studied the effects of temperature and relative humidity on the nocturnal migration of crickets at Waitomo Cave, New Zealand and Alexander Cave, Naracoorte, South Australia. Since temperatures never dropped below 10°C during the period she observed them, there was no thermal barrier noted, except the highest temperature at which Gymnoplectron waitomoensis would carry out normal activity was about 15°C. Temperatures above this led to the disappearance of the older members of the colony. The relative humidity at the river entrance of Waitomo Cave remained stable at 94 - 97%. At another entrance relative humidity varied from 88 - 100% but the only marked drop in crickets participating in nocturnal migration occurred when temperatures exceeded 15°C. The relative humidity at Alexander Cave was slightly lower, reaching a minimum of 82% but this apparently was not low enough to affect migration of crickets there.

Chopard (1959) believes that European cavernicolous Rhabdiphoridae leave the cave by day and he considers temperature and humidity as responsible for the emergence of these crickets. Richards has speculated that perhaps the species observed in Europe are not true cavernicoles but forest dwelling forms known to live under stones and in hollows of stream banks.

Mortality:

There are no published data pertaining to the mortality rate of cavernicolous Rhabdiphoridae. To obtain an approximation of the crude mortality rate of Hadenocetus subterraneus, two quadrats in each zone of Cathedral Cave were selected for daily observation of decrease in the number of marked adults. Crickets were marked daily in quadrats B and C (entrance zone), E and F (twilight zone) and G and H (dark zone) in December 1960 and January and February of 1961. At the end of the third month 400 individuals had been marked in the six quadrats under study (Fig. 2). During the same period the total number of individuals seen in these quadrats averaged 800. By the end of the third month recaptures of marked specimens were averaging 130 daily. This represents the cumulative total of recaptures in five of the six quadrats. Marking was continued in quadrat F until May to compare decrease in numbers in spring with that of winter. Marking ceased in quadrats B, C, E, G, and H on February 28. Marking continued all year in other quadrats for control purposes and to maintain data for estimation of population.

In five of the six quadrats there was an increase in March in the gross number of recaptured marked individuals (Fig. 2) and in the percentage of marked recaptures as compared to the total recaptures in the whole population (Fig. 3). Thereafter the number of marked individuals declined at a constant rate (Fig. 2). Each month, the number recaptured was approximately 50% that of the preceding month.

During the period of study there was no change in the average number of H. subterraneus recaptured from quadrats B, C, E, F, G and H at the entrance or outside the cave. By August in the case of quadrats B, C, E, G and H no individuals marked in these quadrats were detected anywhere, either inside or outside the cave. In quadrat F, where marking ceased in May, only one marked individual was recovered after December. A male was recaptured on January 23, 1962. (One individual, also a male, marked in quadrat D in January, 1961 was recaptured on December 11 of the same year. This is the oldest capture from Cathedral Cave.)

No molting was noted in adults during the year. Molting of marked individuals would invalidate the statements concerning decrease of population. Hubbell (1936) maintained laboratory populations of several species of Rhabdiphorinae. He noted ecdysis only among the nymphs. Thus, the life span of adult Hadenocetus subterraneus is eleven months at a maximum. The average adult life span is from five to seven months.

Summary:

That cavernicolous Rhabdiphoridae are omnivorous is clearly established. In most caves there is not sufficient food for these crickets, hence there occurs a migration from the cave for foraging purposes. This may not be the prime reason for migration. Richards (1965) has noted crickets apparently resting outside the entrance of caves that contained abundant food. On four occasions I have seen individual crickets exit from caves in Kentucky and Indiana after dark and then cease all locomotive activity for as long as two hours, even though food was present nearby. At the same time, other members of the colony were feeding. When the main body of crickets returned to the cave, the lone individuals that had not fed returned with them.

Cave crickets of all three subfamilies of Rhabdophoridae demonstrate a definite locomotor rhythmicity but vary in time and duration of activity. Chopard (1959) indicates that several genera of Rhabdophorinae *Dolichopoda* and *Troglophilus*, feed outside the cave by day. Richards (1965) has shown that in Australia and New Zealand the cavernicolous Macropanthinae have a bimodal locomotor rhythm with a peak of activity one hour after dusk and again at dawn. Reichle et al. (1965) have shown that North American cavernicolous *Ceuthophilus* reach a peak of locomotor activity at midnight. This is confirmed by my observations on the crickets in Cathedral Cave.

Light intensity, temperature and relative humidity are other factors that influence this migration. Until further data are obtained one can only speculate on the precise mechanism that initiates the locomotive activity rhythm.

Bibliography:

- Bailey, Vernon 1928 Animal life in the Carlsbad Cavern. Williams and Wilkins, Baltimore, 193p.
- Chopard, L. 1940 Ondes des Orthopteres, *Traite Zoologie*, P. P. Grasse, Ed. Masson, Paris, 9:617-622.
- " " 1950 Sur les moeurs d'un Rhabdophora cavernicola. *Ann. Speleologie*, 14(2):181-184.
- Hubbell, Theodore B. 1928 A taxonomic revision of the Genus *Ceuthophilus* (Orthoptera, Gryllacrididae, Rhabdophoridae). Univ. Florida. Publ. Biol. Sci., 2(1):1-551.
- Leroy, Yveline 1957 Gryllidae et Gryllacridae cavernicoles. *Ann. Speleologie* 22(3):659-772.
- Nicholas, Brother G. 1962 Nocturnal migration of *Hadenoeus subterraneus*. *Nat. Speleological Soc. News* 20:102.
- " " 1964 Nocturnal migration of *Hadenoeus subterraneus*. *Bull. Nat. Speleological Soc.* 26:62-63.
- Nicholas, Brother G. and Roger W. Brucker, 1965 Establishment of a quadrat system for quantitative ecological studies in Cathedral Cave, Kentucky. *Bull. Nat. Speleological Soc.* 27(2):97-103.
- Park, Orlando and David Reichle, 1963 Observations on the ecology and behavior of the cave cricket *Hadenoeus subterraneus* (Scudder). *Bull. Ecol. Soc. America* 44(4):126-127.
- " " " " 1964 Observations on the ecology and behavior of the cave cricket *Hadenoeus subterraneus* (Scudder). *Bull. Nat. Speleological Soc.*, 26(1):79.
- Reichle, David 1963 Rhythmic activity in the cricket *Hadenoeus subterraneus*. *Bull. Ecol. Soc. America*, 44(3):98.
- " " John D. Palmer and Orlando Park, 1965 Persistent rhythmic locomotor activity in the cave cricket, *Hadenoeus subterraneus*, and its ecological significance. *Amer. Midl. Nat.*, 74(1):57-66.
- Remy, P. 1931 Observations sur les moeurs de quelques Orthopteres cavernicoles. *Ann. Sci. Nat. Zool.* (10)33:263-272.
- Richards, Aola, 1962 Feeding behavior and enemies of Rhabdophoridae (Orthoptera) from Waitomo Caves, New Zealand. *Trans. Royal Soc. New Zealand, Zoology*, 2(15):121-129.
- " " 1965 The effect of weather on Rhabdophoridae (Orthoptera) in New Zealand, and Australia. *Ann. Speleologie* 20(2):391-400.

Chauves-souris cavernicoles de Tunisie

V. ABELLEN et P. STRINATI (Muséum d'Histoire naturelle, -
Genève / Suisse)

Résumé -

Etude de 6 espèces de chauves-souris observées lors d'un voyage spéléologique en Tunisie en octobre 1967. Une espèce est nouvelle pour le pays : Rhinolophus blasii. Localités nouvelles pour d'autres espèces. Précisions taxonomiques, en particulier sur la forme Rhinolophus euryale tuneti.

Introduction-

Lors d'un voyage spéléologique en Tunisie, en octobre 1967, nous avons eu l'occasion d'observer et de récolter quelques chauves-souris. Bien que plusieurs travaux aient déjà paru sur des chauves-souris capturées dans des grottes de la Tunisie, il nous a semblé utile de publier nos observations, car elles font connaître une nouvelle espèce pour le pays, des localités nouvelles et permettent de préciser quelques points de taxonomie.

Le matériel récolté lors de ce voyage est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Nous remercions Monsieur Michel Fraïnier, de Genève, qui nous a accompagné et aidé dans nos recherches.

Grottes visitées -Grotte des Chauves-souris -

Appelée aussi grotte d'El Haouaria, grotte du djebel Sidi bel Abiod, grotte de l'oued Tabouda.

Djebel Sidi bel Abiod, rive droite de l'oued Tabouda, près de El Haouaria, Cap. Bon.

Carte de la Tunisie au 50.000 e (type 1922). Série P 751, feuille IX Cap Bon. Edition 3-IGNF - Juillet 1957. Quadrillage kilométrique Lambert Nord Tunisie : 600,750 / 418,400 / alt. 130 m.

Date de la visite : 3.10.1967.

Littérature : DELEUIL et LABBE (1955) , KAHMANN (1958).

Grotte du Cheval -

Djebel Zaghouan, près de Zaghouan.

Carte de la Tunisie au 50.000 e (type 1922). Série P 751, feuille XXXV Zaghouan. Edition 3 - IGNF- Juillet 1957. Quadrillage kilométrique Lambert Nord Tunisie : 521,950 / 342,125 / alt. 530 m.

date de la visite : 5.10 1967.

Littérature : ANONYME (1957).

Grotte du Kef-el-Agab -

Kef-el Agab, près de Jendouba (Souk-el-Arba).

Carte de la Tunisie au 50.000 e. Feuille XXXI Ghardimaou. Quadrillage kilométrique Lambert Nord Tunisie : 395,325 / 357,350 / alt. 240 m.

Date de la visite : 7.10.1967.

Littérature : BARDIN (1951, 1953).

Matériel récolté

Rhinolophus ferrumequinum ferrumequinum (Schreber , 1774)

Grotte du Cheval, Zaghouan, 5.10.1967 - 1 mandibule récente- Muséum de Genève 1144.65.

Le rhinolophe grand-fer-à-cheval est déjà signalé à plusieurs reprises en Tunisie . DELEUIL et LABBE (1955) en ont obtenu un spécimen par M. CETEAUD " d'une grotte très profonde du djebel Zaghouan ". Il s'agit très probablement de la grotte du Cheval d'où provient notre reste osseux.

La sous-espèce Rhinolophus ferrumequinum obscurus Cabrera, 1904, longtemps reconnue valable pour la péninsule Ibérique et l'Afrique du nord-ouest, est mise en synonymie de Rh.f.ferrumequinum déjà par MILLER (1912), puis par ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951). Divers auteurs ultérieurs ont cependant continué à la reconnaître comme valable. Une nouvelle mise en synonymie avec la sous-espèce typique vient d'être faite par CAUBERE, MENU et SAINT-GIRONS (1968).

Le très maigre matériel que nous avons recueilli ne nous permet pas de discuter ces points de vue. La mandibule trouvée a une longueur de rangée dentaire (C-M³) de 8,8 mm soit le maximum indiqué par MILLER, alors que la forme obscurus serait plus petite.

Rhinolophus (?) euryale Blasius, 1853

Grotte du Cheval, Zaghouan, 5.10.1967 - 2 radius récents - Muséum de Genève 1144.66.

Le mauvais état de ces pièces ne nous permet pas d'être plus affirmatif.

Note sur *Rhinolophus euryale* en Tunisie.

La présence du rhinolophe euryale en Tunisie est connue depuis 1904, date de la publication du travail d'ANDERSEN et MATSCHIE, qui revisent les formes de l'espèce et décrivent une sous-espèce, *barbarus*, particulière au Maroc et s'étendant à l'est jusqu'en Tunisie (cf. aussi ANDERSEN, 1905). Pour ce dernier pays, ANDERSEN et MATSCHIE citent expressément la "Grotte in der Nähe von Tebourba, westlich von der Stadt Tunis".

GADEAU DE KERVILLE a trouvé aussi *Rh. euryale* (sans préciser la sous-espèce) dans une grotte du djebel Gloub (10 Km ouest de Fernana) (TROUËSSART, 1906, GADEAU DE KERVILLE, 1908).

Sous le nom de *Rh. euryale barbarus*, LAURENT (1937) indique plusieurs localités en Tunisie : Tebourba, Mateur, Gafsa. Dans un travail de parasitologie, KARAMANN (1939) signale aussi *Rh. euryale* en Tunisie ("in Tunis"), sans préciser davantage.

Enfin, DELEUIL et LABBE (1955) ont obtenu quelques spécimens de la grotte d'El Haouaria et d'une autre grotte du djebel Cheid (entre Testour et El Aroussa). Ils ignorent les trouvailles précédentes et voient dans leurs exemplaires les premiers représentants de l'espèce pour la Tunisie et les types d'une sous-espèce nouvelle qu'ils décrivent sous le nom de *Rhinolophus euryale tuneti*.

A vrai dire, il est bien difficile de se faire une opinion précise sur ce que peut être en réalité cette forme *tuneti*. Dans la grotte d'El Haouaria d'où proviennent la plupart de leurs types, il y a en tous cas deux rhinolophes de taille semblable, soit *mehelyi* (cf. KAHMANN, 1958) et *blasii* (cf. ci-dessous). Il n'est pas exclu que la grotte ne renferme pas réellement des euryale. Mais, ni KAHMANN, ni nous-mêmes n'en avons trouvé. Par contre, notre collègue et nous, avons récolté *mehelyi*, non cité par DELEUIL et LABBE.

D'autre part, la description de *tuneti* n'est pas satisfaisante. En admettant que les dimensions craniennes aient été mesurées correctement, ce qui paraît vrai, il est manifeste que les mensurations des parties externes, soit avant-bras et segments des doigts, n'ont pas été faites, elles, d'une façon conventionnelle : ces mesures sont trop petites. Un spécimen d'El Haouaria et celui de Testour présentent des proportions de phalanges de 4^e doigt qui ne peuvent appartenir qu'à *Rh. blasii*. Par contre, les mensurations d'un autre spécimen d'El Haouaria correspondent mieux à *Rh. mehelyi* qu'à euryale, compte tenu de la remarque ci-dessus sur la technique des mensurations. Le rapport de la 1^{ère} phalange sur la 2^{ème} phalange, au 4^e doigt, est de 44 pour ce dernier spécimen d'El Haouaria, ce qui correspond à *mehelyi* et non à euryale (cf. MILLER, 1912, p. 139), ce rapport est de 53 pour les deux autres spécimens mesurés par DELEUIL et LABBE, chiffre qui ne peut appartenir qu'à *blasii*. Quant aux photos du *tuneti*, elles semblent bien figurer un *mehelyi*.

En résumé, la forme *tuneti* paraît décrite sur du matériel composite, appartenant probablement à deux espèces de *Rhinolophus*, soit *mehelyi* et *blasii*, mais pas euryale. S'il s'avérait cependant que les rhinolophes (ou au moins l'un de ceux-ci) examinés par DELEUIL et LABBE fussent réellement des euryale, il faudrait alors les comparer à *Rh. euryale barbarus*, sous-espèce déjà signalée en Tunisie et seule reconnue pour ce pays jusqu'à la description de *tuneti*. En l'absence d'indications désignant avec précision l'holotype, et dans l'impossibilité actuelle de reviser ce matériel (on ne sait où il est déposé et nous ignorons les adresses des auteurs), on ne peut liquider la question. Toutefois, d'ores et déjà, nous ne considérons plus ce nom comme valable pour une forme de rhinolophe.

Rhinolophus mehelyi Matschie, 1901 -

Grotte des Chauves-souris, El Haouaria, 3.10.1967 - 3 ♂♂ en alcool - Muséum de Genève 1144.70, 71, 72.

Nos spécimens sont parfaitement typiques et correspondent aux descriptions et aux mesures publiées, par exemple: STRINATI et AELLEN' (1958), KAHMANN (1958). Ce dernier a soigneusement examiné de nombreux spécimens de Tunisie et en particulier de la grotte d'El Haouaria d'où proviennent nos exemplaires. Les avant-bras de nos 3 spécimens mesurent respectivement 49, 49,5 et 49,5 mm.

La présence du *Rhinolophus mehelyi* en Tunisie n'est signalée que depuis le travail de KAHMANN. Cet auteur l'indique dans des grottes du djebel Achkel (Mateur), du djebel Orbata (Gafsa) et du djebel Sidi bel Abiod (El Haouaria).

A l'époque où nous avons visité cette dernière grotte, le 3.10.1967, il y avait un gros essaim mixte de *Rh. mehelyi*, *Rh. blasii*, *Myotis blythi* et *Miniopterus schreibersi*. Les *mehelyi*, au nombre de plusieurs centaines, constituaient le gros de l'essaim. DELEUIL et LABBE y ont trouvé, le 12.12.1954 3 espèces, soit *Rh. euryale* (voir Note ci-dessus), *Myotis blythi* et *Miniopterus schreibersi*. KAHMANN a également trouvé 3 espèces, le 23.10.1957 : *Rh. mehelyi*, *Myotis (blythi)* et

Miniopterus. La plupart des chauves-souris que nous avons observées se tenaient, éveillées, au fond de la grotte, dans la 3e salle. Quelques-unes (minioptères, murins, étaient dans la 2e salle et d'autres volaient dans toute la grotte. La température dans la 3e salle était de 25°C, soit exactement la même valeur que DELEUIL et LABBE ont relevée le 12.12.1954. KAHMANN y avait mesuré une température de 28°,20 le 23.10.1957.

Rhinolophus blasii blasii Peter 1866-

Grotte des Chauves-souris, El Haouaria, 3.10.1967 - 1 ♂ en alcool - Muséum de Genève 1144.69.

Cette espèce est nouvelle pour le pays. Lorsque l'un de nous signalait pour la première fois avec certitude la présence de Rh. blasii en Afrique du Nord, au Maroc oriental (AELLEN, 1955), nous nous doutions bien que l'espèce devait avoir une répartition plus vaste et se retrouverait dans toute l'Afrique Mineure. En fait, depuis cette trouvaille, l'espèce n'a été signalée qu'en une seule autre station, à Figuig (Maroc sud-oriental). Nous devons ces observations au Maroc à BROSSET (1957, 1960).

Rhinolophus b. blasii : ♂ 1144.69			
avant-bras	46	crâne	
tibia	20,5	longueur totale (C)	19,7
pied (+griffes)	9,5	long. condylobasale (C)	17,2
oreille, longueur	18,5	long. naso-occipitale	16,7
oreille, largeur max.	14	largeur interorbitaire	2,4
feuille nasale, longueur	12,5	largeur zygomatique	9,5
fer à cheval, largeur	7,5	largeur mastoïde	9,3
IIIe doigt, métacarpe	30,5	largeur C-C (externe)	4,8
- 1ère phalange	15	largeur M ³ -M ³ (externe)	6,5
- 2e phalange	27,5	long. C-M ³	7
IVe doigt, métacarpe	33,5	long. P ⁴ -M ³	5
- 1ère phalange	8	long. mandibule	12,6
- 2e phalange	15,5	long. C-M ³	7,1
Ve doigt, métacarpe	34,5	long. P ⁴ -M ³	5,3
- 1ère phalange	11	haut. ensellement interorb.	4,1
- 2e phalange	13	hauteur du rostre	3,2

Notre spécimen correspond parfaitement par ses caractères et ses dimensions à ceux que nous avons examinés du Maroc (AELLEN, 1955). La plupart des mesures importantes entrent dans les limites de variation de cette sous-espèce indiquées par les auteurs.

L'unique exemplaire que nous avons trouvé dans la grotte des Chauves-souris a été récolté en même temps que des Rh. mehelyi, et nous ne nous étions pas doutés de prime abord qu'il pouvait s'agir d'une autre espèce. Il est probable que Rh. blasii est moins abondant dans l'essaim mixte que Rh. mehelyi. Comme nous le mentionnons ci-dessus dans la note relative à Rh. euryale, il est fort probable que le rhinolophe de Blasius avait déjà été capturé dans cette grotte par DELEUIL et LABBE, mais que méconnu il a servi en partie à la description de leur Rh. euryale tuneti.

Myotis blythi oxygnathus (Monticelli, 1885)

Grotte des Chauves-souris, El Haouaria, 3.10.1967 - nombreux spécimens observés et photographiés.

Grotte du Kef-el-Agab, Jendouba, 7.10.1967 - 3 ♂♂, 1 ♀ en alcool - Muséum de Genève 1144.76, 77, 78, 79.

Il semble bien que parmi les grands murins, seule l'espèce blythi dans sa forme oxygnathus existe en Afrique du Nord. Déjà THOMAS, en 1913, émettait une opinion semblable : " It is probable that all specimens from N. Africa hitherto referred to M. myotis.... are really referable to Myotis oxygnathus (Monticelli). " Ces dires se trouvent confirmés par ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951) qui n'admettent pour l'Afrique du Nord que le murin de Monticelli.

La plupart des trouvailles de ces dernières années confirment ce point de vue (cf. par exemple STRINATI, 1953, DELEUIL et LABBE, 1955). Cependant, comme M. myotis habite le sud de l'Espagne, il n'est pas exclu qu'il se retrouve au Maroc, dans le Rif par exemple.

Les caractères de nos spécimens concordent bien avec les descriptions.

<u>Myotis blythi oxygnathus</u>	1144.76	1144.77	1144.78	1144.79
	♂	♂	♂	♀
avant-bras	59	61	54,5	58,5
crâne, longueur condylobasale	-	21,3	-	-
largeur zygomatique	-	14,6	-	-
long. dent. sup. C- M ³	-	9,5	-	-
M ² , largeur au bord antérieur	-	3,0	-	-

La grandeur des molaires est déterminante pour la distinction des deux espèces blythi et myotis. Après de nombreuses mensurations faites sur du matériel provenant de toute l'aire de répartition de ces espèces, nous avons constaté, après d'autres auteurs, que les dimensions des parties externes (avant-bras, segments alaires, oreille, etc.) chevauchent très largement et ne permettent pas une distinction dans la majorité des cas. Les mensurations du crâne fournissent généralement par contre une précision suffisante. Cependant, jusqu'à présent, seule la grandeur des molaires nous a montré des dimensions qui ne chevauchent pas. Nous avons choisi, parce que commode à mesurer avec un pied à coulisse, comme mesure typique la largeur au bord antérieur de M². Chez blythi cette valeur varie entre 2,6 et 3,1 mm, chez myotis entre 3,2 et 3,6 mm.

Myotis blythi oxygnathus est une chauve-souris commune en Afrique du Nord. DELEUIL et LABBE (1955) l'avaient déjà observé dans la grotte d'El Haouaria. Par contre, la grotte du Kef-el-Agab est une localité nouvelle. Le jour de notre visite, un grand nombre de murins, plus ou moins éveillés, se trouvaient dispersés surtout vers le fond de la grotte, en petits essaims par paires ou isolés. Apparemment, aucune autre espèce de chauve-souris ne cohabitait. La température de la grotte, au fond, était de 23° C.

Miniopterus schreibersi schreibersi (Kuhl, 1819)

Grotte des Chauves-souris, El Haouaria, 3.10.1967 - nombreux spécimens observés et photographiés.

Déjà, DELEUIL et LABBE (1955) avaient observé cette chauve-souris dans la grotte d'El Haouaria. KAHNANN (1958) l'a aussi signalée dans la même grotte, et nous n'avons rien à ajouter aux observations de nos prédécesseurs.

Disons seulement que le minioptère semble assez répandu en Tunisie, où il est signalé, sans précisions de localités, depuis au moins un siècle (HARTMANN, 1868). Les travaux de LAURENT (1937) et de DELEUIL et LABBE (1955) apportent de nombreuses localités pour la Tunisie.

BIBLIOGRAPHIE -

- ANONYME - 1957. La grotte du Cheval (Djebel Zaghouan). Ressasseur, Tunis 24 : 4-5
- AELLEN, V. - 1955. Rhinolophus blasii Peters (1866), chauve-souris nouvelle pour l'Afrique du Nord. Mammalia 19:361-366
- ANDERSEN, K - 1905. A list of the Species and Subspecies of the Genus Rhinolophus, with some Notes on their geographical Distribution. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 16 : 648 -662.
- et P. MATSCHIE- 1904 . Uebersicht einiger geographischer Formen der Untergattung Euryalus. Sitz Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 5 : 71 -83.
- BARDIN, P - 1951. Note sur le gisement néolithique de la grotte du Kef el Agab (Djebel Haïrech , Tunisie septentrionale). Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie 4 : 23-24
- - 1953. La grotte du Kef-el-Agab (Tunisie). Gisement néolithique. Libyca 1 : 271-308.
- BROSSET, A - 1957. Observations sur la biologie des chiroptères du Maroc oriental. Bull. Soc. nat. phys. Maroc 35(1955)295-306.
- - 1962. Les Mammifères du Maroc oriental, leur répartition. Leur statut actuel. Bull. Soc. nat. phys. Maroc 40 (1960) : 243-263.
- CAUBERE, B , H. MENU et M.C. SAINT-GIRONS - 1968 . Notes sur les mammifères de France. VII - Dimensions de l'avant-bras de Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774). Mammalia 32 : 97-103.
- DELEUIL, R et A. LABBE - 1955. Contributions à l'étude des chauves-souris de Tunisie. Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie 8: 39-55.
- ELLERMAN, J.R. et T.C.S. MORRISON-SCOTT- 1951 . Checklist of Palaearctic and Indian Mammals ¹⁷⁵⁸ 1946. London : 810p.
- GADEAU DE KERVILLE, H. - 1908 . Voyage zoologique en Khroumirie (Tunisie) mai-juin 1906. Paris : 316 p.
- HARTMANN, R - 1868. Geographische Verbreitung der im nordöstlichen Afrika wildlebenden Säugetiere. Zeitsch. Ges. Erdkunde Berlin 3 : 28-69.
- KAHMANN, H - 1958. Die Fledermaus Rhinolophus mehelyi Matschie, 1901 als Glied der Säugetierfauna in Tunesien. Zool. Anz. 161 : 227-237.
- KARAMAN, Z.V - 1939. II. Beitrag zur Kenntnis der Nycteribien. Ann. Mus. Serb. merid. 1 : 31-44.
- LAURENT, P - 1937. Essai d'une clef dichotomique des cheiroptères de la Barbarie. Mammalia 1 : 133-159.
- MILLER, G.S. - 1912. Catalogue of the Mammals of Western Europe in the collection of the British Museum. London: XVI +1019 p.
- STRICKLAND, P. - 1953. Deuxième note sur les chauves-souris du Maroc. Mammalia 17 : 189-193.
- STRINATI et V. AELLEN - 1958. Confirmation de la présence de Rhinolophus mehelyi Matschie dans le Sud de la France. Mammalia 22: 527-536.
- THOMAS, O. - 1913. Mammals. Expedition to the Central Western Sahara. Novit. zool. 20 à 28-33.
- TROUSSERT, E.L. - 1906. Liste des Mammifères rapportés par M. H. Gadeau de Kerville de Khroumirie (Tunisie occidentale). Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris 12 : 447.

Notes sur l'Ecologie du genre Thiobacillus, en caverne

VICTOR CAUMARTIN (Université de Dijon/France)

Résumé

La recherche des Thiobactéries, dans de nombreuses cavernes de FRANCE, sur des supports contenant des sulfures d'origine minérale ou organique, a montré que ces germes ne peuvent se développer, dans ces conditions, qu'avec une extrême lenteur. Malgré une composition minérale très favorable à leur implantation, ils sont victimes des oxydations physico-chimiques qui altèrent rapidement le principal support de leur métabolisme, à savoir le sulfure de fer. Le peuplement eurivalent de surface, soumis à une rigoureuse sélection, s'est débarrassé ici de ses ensembles sténovaleuts, pour ne garder que les organismes les plus tolérants; ceci n'a rien à voir avec une adaptation.

L'association fer-soufre, sur l'évolution de laquelle nous avons insisté à plusieurs reprises(1), conduit nécessairement vers trois groupes de microorganismes : les oxydants du soufre réduit, les oxydants du fer ferreux et les réducteurs de sulfates, grâce auxquels nous pouvons retrouver les différents états naturels du fer et du soufre. Il importe de préciser si ces microorganismes interviennent dans les conditions des grottes, de s'assurer de leur présence et de discuter de leur répartition. Nous avons à nous occuper ici d'Autotrophes chimiosynthétiques (suivant A. LOFF); ceux-ci jouent dans la nature un rôle particulier. Seuls ont droit à ce nom les organismes qui cultivent en présence de CO₂, H₂O et un composé oxydable tel NH₄, NO₂⁻, H₂, CH₄, Fe⁺⁺, S⁻, S, Mn⁺⁺; l'oxydation est source d'énergie. Nous les avons tous systématiquement recherchés dans bon nombre de cavernes de France; sans apporter de conclusions définitives, nous pensons que ce genre de milieu ne convient qu'à ceux qui utilisent Fe⁺⁺, NH₄⁺, NO₂⁻, S. Nous consacrons cet article aux oxydants du soufre réduit.

Considérations générales sur les Microorganismes qui oxydent les composés du soufre réduit -

Les dépôts organiques, sièges d'hétérotrophie, peuvent apporter des sulfates mais ils sont accidentels. Seule l'oxydation des sulfures minéraux a une signification biospéculologique; elle peut être obtenue par voie biologique; S en s'oxydant dégage l'énergie nécessaire à la réduction et l'assimilation du CO₂ incorporé dans des équilibres carbonatés.

Bien entendu, les organismes photosynthétiques n'ont pas leur place dans les milieux souterrains obscurs. Les sulfobactéries incolores appartenant aux familles des Thiobactériaceae, des Beggiatoaceae, des Achromatiaceae (2), ne sont pas typiquement autotrophes, n'ont jamais été isolées des sols, ni des sédiments mais plutôt des eaux sulfureuses; nous ne les excluons pas définitivement mais nous ne les avons pas découvertes au contact de nos formations plus ou moins pyriteuses.

Seule la présence du genre Thiobacillus (BEIJERINCK - 1904), chimolithotrophe, est ici confirmée; la plupart des espèces ont été présentées comme utilisant S, Sulfites, Thiosulfates, Polithionates, parfois H₂S; ce dernier composé ne convient pas, du moins comme base de recherche, en raison de la facilité avec laquelle il s'oxyde en soufre au voisinage de la neutralité qui correspond aux conditions naturelles. Dans la nature, l'oxydation des sulfures d'origine minérale se fait en deux temps : 1°) temps : H₂S (ou un sulfure ou un thionocarbonate) est décomposé en S et H₂O (ou un hydrate de cation); globalement on aurait, avec H₂S :



Au contact du fer, du carbonate de calcium et des équilibres qu'il entretient, de l'oxygène et des oxydes naturels, cette réaction obéit à des mécanismes physico-chimiques dont l'efficacité n'est pas en défaut.

2°) temps : S est oxydé en sulfate avec un dégagement d'énergie supérieur :



sans tenir compte des intermédiaires.

Dans les grottes, les sources possibles d'énergie sont donc des composés déjà oxydés dont le premier terme est S; la chimio-lithotrophie se situe après le premier temps ce qui cadre fort bien avec l'idée que nous faisons de la physiologie du groupe.

L'oxydation bactérienne va se dérouler en quatre étapes :

$\text{S} \longrightarrow \text{S}_2\text{O}_3^- \longrightarrow \text{S}_4\text{O}_6^- \longrightarrow \text{SO}_4^{2-}$. Chaque espèce montre une aptitude différente à utiliser ces radicaux et le métabolisme intermédiaire, dont toutes les voies ne sont pas glucidées, peut en faire apparaître d'autres; par exemple, Thiobacillus thioparus oxyde les thiosulfates en tétrathionates, puis en trithionates, mais, on ne peut préciser s'il s'agit d'une orientation enzymatique particulière ou de mécanismes physiques inhérents à la composition du milieu. La spécificité réside également dans les sources d'oxygène, les facteurs de croissance.

Mise en évidence du genre Thiobacillus dans les grottes -

Sans présumer des conditions propres au développement et à l'écologie du genre, nous avons tout d'abord procédé à sa recherche

s. géologiques, à partir de milieux ayant fait leurs preuves.

Au laboratoire, nous avons utilisé une solution saline de base, sans carbone organique, et, avec N sous forme ammoniacale. Ce milieu contenant par litre, 1 gramme de $(\text{NH}_4)_2 \text{HPO}_4$ et $\text{K}_2 \text{HPO}_4$, 0,4 gramme de MgCl_2 , 0,5 gramme de NaCl , 0,015 gramme de FeCl_3 , 0,015 gramme de MnCl_2 , 1.000 ml d'eau distillée (3); il est stérilisé à 120° pendant un quart d'heure, après avoir été réparti dans des tubes à essais, à raison de 10 ml par tube. Les composés réduits du soufre sont ajoutés au moment de l'ensemencement (soufre précipité et stérilisé par la chaleur-solution de sulfure stérilisé par passage sur filtre au 1/10 de mu de porosité).

Ce milieu convient exclusivement au développement des oxydants du soufre réduit. Il estensemencé par des dilutions de sédiments, ou des souches recueillies sur lames comme nous l'indiquons à la suite. L'incubation dure 1 mois, à la température de la grotte (limites de variations 10° - 12°). On met ainsi en évidence des bacilles petits, courts, ne se colorant pas par la méthode de Gram et correspondant à la description du *Thiobacillus* classique; ils cultivent en général en milieu acide, il y a donc contradiction, aussi reviendrons nous sur ce point à propos de l'écologie.

Une telle méthode, pour montrer l'action des microorganismes dans la sulfatation, n'est valable que si l'on suit sur témoins l'évolution des sulfates; la composition de chaque tube est rigoureusement définie pour permettre ce contrôle; au moment de l'examen microscopique, les milieux sont également filtrés et SO_4^{--} dosé par turbidimétrie du BaSO_4 , en présence de Tween 20 (4), au besoin après dilution. Les recherches portent sur :

- un tubeensemencé et mis en incubation dans les conditions des grottes, comme nous l'avons défini précédemment,
- un tube mis en incubation dans les mêmes conditions mais nonensemencé,
- un tube préparé juste au moment du dosage, apport de soufre réduit y compris,
- le même,ensemencement y compris.

Ces précautions ne sont pas superflues. Elles permettent, par comparaison de déterminer les quantités de sulfates préexistantes dans les milieux ou apportées par l'ensemencement, ou obtenues par oxydation spontanée, ou formées par voie microbienne. La part revenant aux oxydations spontanées, du fait de la présence d'oxygène dissous et d'oxydants (sels de fer et de manganèse), est appréciable mais la microflore peut intervenir dans le sens de la catalyse, suivant un rapport qui a varié dans nos essais entre 7/1 et 1/1 (établi en fonction du % de transmission).

Sur le terrain, nous avons utilisé des gels de silice. Le milieu saline de base est constitué par un extrait du sédiment étudié préparé avec de l'eau distillée, dans les mêmes conditions que l'extrait de terre en Microbiologie des sols (5)-nous nous dispensons ainsi de fournir les oligo-éléments- et enrichi, par litre, de 0,2 gramme de K_2HPO_4 , 3,25 gramme de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 3,25 gramme de KCl , 3,25 gramme de CaCl_2 ; nous avons essayé de nous rapprocher des meilleurs équilibres sulfates/chlorures et fourni seulement le phosphate qui n'est pas, contrairement à l'Azote, suffisamment diffusible au contact d'une fraction argileuse, pour être mobilisé. La solution est mélangée intimement à un égal volume de silice-sol obtenu par passage sur permérite nous donnons ci-dessous le technique de préparation de ce sol- puis coulée sur lames bien dégraissées, en boîte de Pétri et stérilisé à l'Autoclave, à 120° , pendant un quart d'heure (Nous remarquerons que les concentrations initiales se trouvent diminuées de moitié). Les lames recouvertes de gel solidifié et transparent sont saupoudrées de sulfure de fer stérilisé séparément. Elles sont mises en place sur les stations expérimentales et relevées au bout d'un mois. Dans la recherche de *Thiobacillus*, on est guidé par l'aspect des colonies qui s'accompagnent d'une décomposition du sulfure et d'une oxydation du fer; celles-ci sont examinées et repiquées sur le milieu précédent, pour confirmation. La pose des lames permet de faire rapidement l'inventaire d'une grotte. La technique que nous mentionnons ici permet en outre de récolter d'autres organismes : Moisissures, Actinomycètes, Bactéries, sans présumer du groupe écologique, Amibes, Flagellés, parfois Rhizopodes, pour une étude plus complète. Lorsqu'il est nécessaire de mettre en évidence l'influence de la matière organique, le milieu est enrichi par un bouillon de haricots. Sa composition est en outre susceptible d'être modifiée, suivant la nature des recherches, l'élément de base restant le gel de silice.

Préparation des gels de silice à partir de résines synthétiques -

La méthode a été mise au point par nous, pour étudier les conditions de formation du gypse dans les grottes; elle s'est avérée ensuite fort utile. Elle convient en effet pour la préparation, à partir de silicate de soude technique, de gels de silice, puis de supports et de milieux de culture solides, stériles, homogènes et surtout parfaitement transparents, ce qui est indispensable en Microbiologie et Minéralogie.

Un tube de verre de 3 cm de diamètre et 75 cm de hauteur est fermé, à sa partie inférieure, par un bouchon en c outchouc muni d'un robinet. Il est garni au contact du bouchon de 2 cm de fibre de verre et rempli aux 2/3 de sa hauteur par l'permérite 50. Cette résine, fabriquée par les établissements PHILLIPS et PAIN, est un échangeur de cations exempt de silice et d'alumine; elle peut être régénérée par une solution de chlorure de sodium ou par de l'acide dilué et être utilisée, soit en cycle sodium (pour l'adoucissement des eaux), soit en cycle hydrogène (pour la déminéralisation et la décarbonatation des eaux). Elle est douée d'une grande résistance chimique et peut recevoir des solutions dont la pH varie de 1 à 11.

La permutite est rendue propre à l'usage, au départ, et, régénérée, par 500 ml d'une solution de HCl au 1/10 (1 volume d'acide concentré RP + 9 volumes d'eau déminéralisée); versés à la partie supérieure de la colonne, ils doivent s'écouler goutte à goutte. Il convient de suspendre l'écoulement pendant une demi-heure lorsqu'on a versé la totalité de l'acide, puis, de procéder en trois temps: évacuation lente jusqu'au ras de la permutite-nouvel arrêt d'un quart d'heure - vidange définitive et rinçage, avec de l'eau recueillie sur une colonne échangeuse d'ions, jusqu'à ce que tout le chlorure ait été éliminé, ce que l'on vérifie avec une solution de nitrate d'argent.

Les résines, avant tout usage, doivent être immergées dans l'eau déminéralisée, une heure environ. Après chaque prise, il est indispensable de les rincer et de veiller à ce qu'elles baignent toujours dans l'eau. Lorsque les opérations ne sont pas conduites dans de bonnes conditions, des dépôts de silice se forment et gênent l'écoulement. La colonne est vidée de son eau jusqu'au ras de la permutite puis remplie de silicate dilué dans la proportion de 1 pour 3; on peut traiter, en une fois, jusqu'à 300 ml. On recueille goutte à goutte. Les 50 premiers ml sont réintroduits.

Le silico-sol obtenu est à pH = 3 environ. Il est coulé seul ou en mélange avec des milieux de culture, sur des lames de verre bien dégraissées, en boîtes de Pétri, et, stérilisé comme nous l'avons vu, à 120°, pendant un quart d'heure. Au sortir de l'autoclave, les lames sont recouvertes d'un silico-gel ferme et transparent. Cette technique s'inspire du travail de W.K. SMITH (6) et J. AUGIER (7).

Ecologie du genre Thiobacillus dans les cavernes -

Il s'agit bien entendu des cavernes où l'on rencontre des sulfures et des sulfates.

Notons tout de suite que, sur parois et voûtes ruisselantes, les microorganismes sont éliminés pour des raisons évidentes; ils s'implantent seulement sur les suintements, sur les sédiments, en eaux stagnantes. C'est leur extrême rareté, au niveau des affleurements pyriteux et, là où apparaissent les sulfates dans la nature qui nous a fait douter de leur rôle dans la corrosion interstitielle. La corrosion interstitielle intervient lorsque le carbonate de calcium des roches calcaires est remplacé par du gypse $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; celui-ci cristallise, avec augmentation de volume, dans les interstices, et, les disloque. Cette corrosion est particulière aux formations calcaires qui contiennent de la pyrite, FeS_2 , ou, forment des sulfures par fermentation d'apports organiques; le gypse se forme en dehors de toute action bactérienne.

Les stations de grottes - leur énumération serait fastidieuse - où nous avons nettement mis en évidence le genre Thiobacillus, se ramènent à trois types :

1°) Type - Les laisses de crues (limons de ruisseaux, limons de gours, sédiments entraînés au fond des galeries basses). Les peuplements sont amenés par les eaux; ils proviennent de milieux épigés et retrouvent leur activité lorsque les conditions d'oxygénation le permettent, c'est-à-dire au fur et à mesure que les matériaux s'égouttent. L'analyse met en évidence des nitrates mais ceux-ci ne sont pas permanents.

2°) Type - Plus original, il comprend des placages sur parois, maintenus en place par un plancher stalagmitique et périodiquement suintants et, des recouvrements limonitiques plus ou moins abondants dont l'origine est incertaine car on ne peut dire s'ils correspondent à des remplissages anciens ou à des résidus de sulfatation, comme le laisse supposer la présence de quelques aiguilles de gypse. Ces formations sont toujours en équilibre chimique avec leur support et reçoivent, à très faible débit, des produits de carbonatation en provenance de la roche. Les nitrates sont ici fort rares. Il n'est pas impossible que les souches soient apportées par le réseau de fentes mais de toute façon, elles se maintiennent en place, en raison de la nature favorisante du milieu (humidité-équilibre chimique; elles sont hypogées et d'implantation ancienne.

3°) Type - Il est constitué par la calcite flottante qui recouvre parfois les gours; la formation est essentiellement temporaire. Le milieu recèle souvent des nitrates.

Le premier et le troisième type ont beaucoup de points communs, en particulier la présence de nitrates qui trahit une origine épigée. Le deuxième type est plus original. Tous contiennent des sulfates. Il est bien évident que l'oxydation porte, pour les limons, sur des sulfures provenant d'une réduction étrangère à la grotte, pour les placages, sur des produits de carbonatation de la roche (1).

Remarquons qu'au contact d'un sédiment, les conditions ne sont pas requises pour une cristallisation; on y rencontre fort peu de gypse. L'argile de la grotte de Trabuc (Gard), où abondent petits cristaux et baguettes de gypse, semble bien avoir été soumise à des conditions exceptionnelles.

La mise en suspension dans l'eau de prélèvements effectués à la microsonde et leur analyse, sur une colonne pourvue de filtres calibrés, ne permet de séparer que quelques milliers d'organismes ne prenant pas le Gram (Thiobacillus n'en constitue qu'une partie); c'est bien peu. On peut affirmer que les proliférations obtenues en laboratoire sont liées à des conditions de culture favorisantes qui n'ont rien de commun avec les milieux naturels. Ceci mérite une tentative d'interprétation. K.L. TEMPLE et A.R. COLMER ont établi, à propos de Thiobacillus ferrooxydans (TEMPLE et COLMER 1951), que l'oxydation bactérienne se déroule à un pH qui interdit l'intervention directe de l'oxygène atmosphérique; le fait qu'ils aient pu la supprimer, dans ces conditions, par des agents antibactériens, constitue un argument de poids. D'autre part, B. MARCHLEWITZ, D. HASCHÉ, W. SCHARTZ (8) ont montré que les espèces Thiobacillus thiooxydans (WAKSMAN et JOFFRE - 1922) et Thiobacillus ferrooxydans s'accoutument à des milieux

minéraux renfermant Cu, Zn, et, que leur tolérance vis-à-vis du fer est considérable, si l'aération est suffisante et si on apporte $(NH_4)_2 SO_4$; ils ont alors un optimum de croissance qui se situe à un pH inférieur à 0,4 (En général, les limites de pH compatibles avec la croissance varient entre 2,5 et 8,5 mais *Thiobacillus thioeparus* tolère 1,5, *Thiobacillus thiooxydans* tolère 0 et 0,6 et dans les sols 2,2 et 2,4). Or, les biotopes souterrains sont toujours étroitement tamponnés par les équilibres carbonatés, il en est de même au contact des roches calcaires en toutes situations; les bas pH auxquels ces espèces sont actives, en présence du fer, sont ici introuvables et l'oxydation obéit essentiellement aux lois physico-chimiques. Il faut donc admettre que les bactéries ne catalysent la formation des sulfates que dans une très faible mesure et n'ont pas la possibilité de proliférer.

Cependant, par ailleurs, nous rencontrons des facteurs favorables à la sélection des oxydants du soufre réduit. Leur indifférence vis-à-vis des concentrations en sulfure et en fer qui sont mortelles pour d'autres (WINOGRADSKY) les destine aux milieux pyriteux. Les phosphates et les oligo-éléments des argiles, souvent à des concentrations optimales, sont propices à l'implantation de tout germe tellurique et à son développement. Le phosphore intervient dans le métabolisme des acides nucléiques, des enzymes, etc. et dans le cycle énergétique indispensable à la réduction du carbone (9) (10); K.G. VOGLER et W.W. UNBREIT ont montré, en particulier, par les isotopes, sur le genre *Thiobacillus thiooxydans*, que l'oxydation du soufre engendre des liaisons phosphatées (esters) riches en énergie. Enfin, leur préférence pour l'azote ammoniacal est bien connue, or, les composés ammoniacaux et leurs dérivés constituent une fraction sensible des dépôts souterrains lorsqu'il y a apport organique (Note infrapaginale), et, des suintements. L'utilisation des nitrates, en anaérobiose, comme source d'oxygène et accepteur d'hydrogène, est peu probable, en raison des très faibles teneurs en nitrates rencontrées (ceux-ci sont éliminés et il est nécessaire, pour les déceler, de procéder à de fréquentes analyses), de la présence quasi ubiquiste des dénitrificateurs, de la toxicité des nitrites (11) et de l'influence marquée des composés nitreux et nitriques dans l'oxydation des sulfures.

Ainsi, deux séries de faits s'opposent. Le pH étroitement limité n'est pas favorable, rend inutile l'oxydation biologique et fait en sorte que les organismes se comportent le plus souvent en parasites d'une réaction qu'ils n'ont pas le pouvoir d'activer. Par contre, la nature minéralogique intervient pour sélectionner les espèces résistantes en particulier, les Thiobactéries, sans présumer de l'utilité d'une telle sélection bien qu'elle soit appropriée au milieu. Le peuplement eurivalent de surface, riche et varié, soumis à des conditions particulières, se sépare des ensembles sténovalents beaucoup trop exigeants et trop fragiles; seuls subsistent les organismes les plus largement tolérants; ceci n'a rien à voir avec une adaptation. Cette loi, souvent vérifiée en Microbiologie souterraine mais qu'il faut bien se garder de généraliser, comme nous le verrons à la suite, détermine en partie l'écologie des sédiments souterrains.

Note infrapaginale : Les sédiments de grottes ont, comme partout ailleurs, leur cycle de l'Azote. Là où parvient la matière organique, surtout celle transportée par les courants d'air, se développent les fixateurs aérobies (*Azotobacter*) et anaérobies (*Clostridium*), mais, du fait de la périodicité des apports, en liaison avec le cycle de végétation de surface, la période de fixation est relativement brève. Pendant la minéralisation, interviennent les Ammonificateurs, les Nitrificateurs (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*); les contacts calcaires interdisent toute acidification du milieu et de ce fait activent les décompositions. Souvent, en quelques mois, sur les supports les moins exposés aux pollutions, les traces d'apports et de germes sont éliminées et les prises d'essais sont négatives. Il importe donc d'effectuer les prospections en des endroits choisis, à une époque convenable. Le fait vraiment original, en ce qui concerne l'azote, est le comportement des nitrites alcalino-terreux; ceux-ci sont le siège d'une auto-réduction suivant :



La mise en réserve des composés azotés, au contact des supports calcaires, est pratiquement impossible.

BIBLIOGRAPHIE

- 1-CAUMARTIN, V.- (1968)-Mise au point sur l'écologie des Sidiobactériales dans le milieu souterrain- Bull. Scient. de Bourgogne- T. XXV- En cours d'impression.
- 2-PREVOT, A.-R.- (1961)-Traité de Systématique bactérienne-Dunod - Paris
- 3-POCHON, J.- COPPIER, D.- TCHAN, Y.-T.- (1951)- Rôle des batteries dans certaines altérations des pierres des monuments- Chimie et Industrie- V. 65- n° 4- p. 496-500.
- 4-CHARLOT, G.- (1961)-Les méthodes de la chimie analytique- Masson Paris.
- 5-POCHON, J.- TARDIEUX, P.- (1962)- Techniques d'analyse en Microbiologie des sols- Editions de la Tourelle-Saint-Mandé.
- 6-SMITH, W.-K.- (1951)-Proc. Soc. f. Appl. Bact.- V. 14- p. 139.
- 7-AUGIER, J.- (1954)-Ann. Inst. Pasteur- V. 86- p. 765.
- 8-MARCHELWITZ, B.- HASCHKE, D.- SCHWARTZ, W.-S.- (1961)- Recherches sur le comportement des Thiobactéries vis-à-vis

- des métaux lourds= Journal de Microbiologie général = p. 179-191.
9=VOGLER, K.G.= UNBREIT, W.W.= (1942)-J. Gén. Physiol.- V.26- p. 157.
10=UNBREIT, W.W.= (1954)- J. Bact.- V.67- p.387.
11=BAAJSRUD, K.= BAAJSRUD, K.S.= (1954)- Arch. de Microbiologie- V. 20 p. 34.

Diskussion : C. EK :

J'ai observé dans certaines grottes de Belgique et des Tatra polonaise (là, en collaboration avec Mme. Olesynowa et. a.) des teneurs en C O₂ plus fortes tout contre les parois qu'au milieu des salles. Pensez-vous qu'il puisse s'agir là d'un phénomène d'origine biologique ?

Réponse : V. CAUMARTIN :

Les fermentations sur support calcaire dégagent en effet du C O₂. Les fermentations sont faciles à localiser (présence de papilles calcaires, de calcite fluorescente, d'odeurs particulières). Il est donc possible de mettre en rapport les deux phénomènes (présence de C O₂ et fermentations).

The distribution of hypogean animals in the British Isles

G. T. JEFFERSON (Department of Zoology, University College,
Cardiff / Great Britain)

Summary:

An account is given of the British subterranean fauna with emphasis on the hypogean aquatic crustacea. The distribution of this fauna is discussed in the light of the late Tertiary and Quarternary history of the British Isles.

Introduction:

The hypogean fauna of the British Isles is a restricted one, but there are some aspects of its distribution which raise interesting questions. I propose, therefore, to give a brief account of this fauna concentrating on the hypogean aquatic crustacea about which most is known. This will enable me to discuss the distribution of these animals in the light of current geological ideas about the level of the sea in Pliocene times and the extent of the Pleistocene glaciations in Britain.

The Hypogean Fauna of the British Isles:

The great majority of species of animals recorded from British caves and similar habitats (Hazleton 1955 et seq.) are not confined to the hypogean domain and must be looked upon as either troglonexes or troglobites. Nevertheless some appear to be true troglobites, including several terrestrial insects (Collembola, Coleoptera and Diptera) and arachnids (Araneida and Acarina) (Hazleton and Glennie 1962, Turk 1967). It is not possible to give exact figures for the number of these terrestrial forms represented in the British cavernicolous fauna since the precise status of some is uncertain and others, such as the Collembola, are in groups where the systematics are subject to revision. Even so it is becoming clear that the terrestrial troglobite fauna of Great Britain, although poor by the standards of southern Europe, is rather more varied than has often been supposed.

It is possible to be more definite about the status of aquatic hypogean animals, but even here it is only the Crustacea which can be discussed with any confidence. I referred very briefly to these in the course of a paper presented at the IVth International Congress of Speleology (Jefferson, in press), but it is now possible to expand this and bring the information up to date. Eight species of Crustacea which can reliably be considered troglobitic or phreatobitic have been found in British caves and most of them also occur in wells and other ground-water habitats. These species are: Cypridopsis subterranea J. P. Wolf (Sub-class Ostracoda), Bathynella natans Vejdovsky (sub-class Syncarida), Asellus cavaticus Schiödte (order Isopoda), and five amphipods; Crangonyx subterraneus Bate, Niphargus aquilex Schiödte subsp. aquilex Schellenberg, Niphargus kochianus Bate subsp. kochianus Schellenberg (another subspecies N. kochianus subsp. irlandicus Schellenberg occurs in Ireland), Niphargus fontanus Bate, and Niphargus glenniei Spooner (= Niphargellus glenniei of Continental authors).

The Distribution of Aquatic Troglobite Crustacea in the British Isles:

Cypridopsis subterranea has so far only been found in one cave (Ogof Ffynnon Odu. in Breconshire, South Wales) where it is quite numerous in the film of water running over flow-stone slopes. No doubt it will be found in other caves and so presumably will species belonging to the ostracod genus Candona. The systematics of this genus need revision but some species do occur in underground waters in Britain and may well be troglobites although not yet recorded as such.

Bathynella natans was first discovered in Britain in a Wiltshire stone mine (Lowndes 1932) but within the last decade several more have been found in two Yorkshire caves. However, Chappuis (quoted in Nicholls 1946) considered that the normal habitat of this species is in interstitial ground water and this is probably true in Britain since in recent years it has been found quite abundantly in such habitats in Devonshire and in the Thames Valley (Efford 1959, Spooner 1961).

Asellus cavaticus was first recorded in Britain from a well in Hampshire (Tattersall 1920) but its main areas of distribution are in South Wales and the Mendip Hills in Somerset. In both of these areas it is widely distributed in caves where it occurs on stones in underground streams and, often in considerable numbers, in the film of water flowing over stalagmite slopes. It has occasionally been found in springs but it seems likely that such specimens have been washed out from underground streams and do not normally occur in such habitats.

Asellus cavaticus has been recorded from many caves along the whole length of the limestone which outcrops round the northern rim of the South Wales Coal-field and also from the western end of the southern rim in the Gower Peninsula. It has also appeared in a spring at the eastern edge of the coalfield not far from Pontypool in Monmouthshire. The caves in the Mendips are situated in a more compact area than are those of South Wales, but again Asellus cavaticus seems to be widely distributed in them. It has so far been recorded from about six caves situated in several different parts of the area. The specimens from these Mendip caves are consistently smaller than those from South Wales, the largest being about 4 mm long, which is little more than half the length of the Welsh form. There appear to be minor morphological differences as well and Dr. Edith Sheppard (private communication), who has examined a large number of specimens, is inclined to think that the two forms might represent different subspecies.

Detailed accounts of the distribution of hypogean amphipods in the British Isles have been given by Glennie (1956, 1967) and it is only necessary here to summarize these and make a few additions. Crangonyx subterraneus has been found in only two caves, Ogof Pant Canal in South Wales and Gough's Cave in the Mendips, but there are also records from three other localities in southern England. These are from wells in Hampshire and Wiltshire and from interstitial water in the Thames valley above Reading.

Niphargus aquilex is probably the most widely distributed subterranean amphipod in Britain. A few have been found in caves, but it is essentially an inhabitant of relatively shallow interstitial waters and sometimes occurs on the surface, living under moss in swampy areas. It has been recorded from most counties in southern England and although not common in Wales, it has occurred at widely scattered localities in South Wales and old specimens have been reported from North Wales (Hynes et al. 1960) and recently, Mid Wales (Glennie 1969). Gravel beds alongside rivers in the New Forest area of Hampshire have yielded considerable numbers of this species (Gledhill and Ladle 1969), but it seems to be much less common in the more northerly parts of its range.

Niphargus kochianus kochianus is also widely distributed in southern England, but again is only rarely found in caves, being recorded from one in the Quantock Hills, one in the Mendips and one in Bristol. The records from wells and similar ground water sources are numerous and it seems to occur widely, particularly in chalk and limestone areas south of a line running from the Severn Estuary to Norfolk but not including Devon and Cornwall. Outside this area there are only isolated records, one from a south Lancashire and another very old one, which may have referred to this species, from even further north in County Durham. The Irish subspecies, Niphargus kochianus irlandicus, was first dredged from deep water in a lake, Lough Mack, but it was always suspected that this was really an underground form, and it has since been found in caves in County Clare. There is also an early record from a well near Dublin but it is not clear whether this belongs to the same subspecies.

Niphargus fontanus is the hypogean amphipod most frequently found in British caves and in this habitat it shows much the same distribution as Asellus cavaticus, that is to say the cave areas of South Wales and Mendip and a few adjacent localities. It is also frequently reported from wells in southern England, showing much the same distribution here as does Niphargus kochianus and similarly being absent from the extreme south west. This, it is interesting to note, is precisely the area where the remaining British species, Niphargus glenniei, does occur. This species, which differs in a number of ways from the other British species and is sometimes placed in another genus, Niphargellus, has so far only been found in Devon and nowhere else. It seems to be essentially an interstitial form, but also occurs in caves both in the north and south of the county.

Discussion:

There are three very obvious features of the distribution of hypogean crustacea in Britain which I wish to discuss, viz. 1. the marked difference between the fauna of the south western peninsula, or more particularly Devon, and that of the rest of the country, 2. the marked similarity of the cave faunas of South Wales and Mendip, and 3. the fact that these animals, with few exceptions, are confined to the southern parts of the British Isles. Before doing this, however, some consideration should be given to the different habits of the various species of amphipods and Asellus cavaticus - I do not propose to consider the ostracods, since so little is known about them. Although all the animals we are discussing live in underground water, their habitats are



Fig. 1 Sketch map of the present day British Isles showing probable Pliocene islands and the approximate limits of three Pleistocene glaciations.

clearly not identical; some, such as N. aquilex and N. glenniei will probably tolerate a lower pH than others, and there are differences in the type of underground water in which the various species occur. N. aquilex, N. glenniei, Bathynella and probably Crangonyx are interstitial forms with N. aquilex occurring in particularly superficial and sometimes even surface waters. N. kochianus goes deeper into phreatic waters, but the relatively large N. fontanus is the most rigorously underground form, occurring not only in deep phreatic water but also extensively in caves. Finally the isopod Asellus cavaticus, although occasionally found elsewhere, is predominantly a cavernicolous animal.

The problem of the origin of underground faunas has often been discussed, but it is generally agreed that the species of Niphargus arose from marine ancestors. Ruffo (1956) suggested that this occurred in Tertiary times in a sea situated in what is now southern central Europe and which became progressively more brackish. This provided conditions suitable for migration into underground fresh waters, and from here an outward diffusion occurred, reaching England and Ireland, he suggested, between the Pliocene and Quaternary. This diffusion must presumably have taken place through fresh waters and would require a continuous land connection. Here we are immediately in difficulties because it seems likely that in Pliocene and early Pleistocene times all the lower-lying parts of Britain and indeed Europe, were under the sea. There is very good geological evidence which has been summarized by Holmes (1965) that between those times and now there has been a eustatic fall in sea level of nearly 200 metres. This fall has not, of course, been a steady one, it underwent considerable fluctuations as a result of short-term eustatic and isostatic changes as the glaciations waxed and waned, but the evidence of ancient high-level beaches and terraces in many parts of Europe indicates that at the beginning of the Pleistocene the sea was some 200 metres higher than it is now.

Glennie (1967) has drawn attention to the biological significance of this and has postulated a direct migration of the various species of Niphargus from the sea into underground waters as the sea level fell but this would not be in agreement with the origin suggested by Ruffo. The sea may, of course, have been more dilute in Pliocene times; not more than half of the fall in sea level can be accounted for by water locked up in the present ice caps, but if we assume that in the Pliocene the earth was completely ice free and there is no evidence for this assumption - the salinity of sea water would still have been about 98% of its present value, and this would make little difference to animals. If the species Niphargus in fact reached Britain in the way suggested by Ruffo, it seems likely that they must have arrived before the Pliocene at a time when land connections were in existence. Presumably the same applies to Asellus cavaticus; the Asellidae is an extremely old freshwater family and Birstein (1951) thinks that the sub-genus Proasellus, to which A. cavaticus belongs, is a very ancient inhabitant of Europe. Chapuis (1956) considered Bathynella to have been a freshwater genus for a very long time, and both this and Crangonyx may also have arrived in Britain during the Tertiary.

If a hypogean fauna had already been established, by Pliocene times the high level of the sea must have broken it up into a number of island communities. Devon, parts of Ireland, Wales, Mendip and the chalk downlands of the south and east of England must all have been separate islands or groups of islands with others lying further north (fig. 1). Under these conditions differentiation of the isolated faunas is to be expected. The special hypogean fauna of Devon, with its own species of Niphargus could well have evolved in this way, and similar diversification would have occurred in the other island areas, the evolution of a separate subspecies of N. kochianus in Ireland being a further indication of this. The different hypogean faunas of Devon, Mendip, and perhaps the more southerly chalk downlands, are, I suggest, to be looked upon as relict island faunas which, living underground, were able to survive the various periods of moderately severe periglacial conditions experienced by these areas during the later Pleistocene.

There remains the question of Ireland, Wales, and the Chiltern and East Anglian Hills, but first we must look at the broad picture of the distribution of hypogean crustacea in the British Isles. This is strikingly a southern one and is in keeping with the situation on the European mainland, where animals of this kind do not extend any further north. The absence of subterranean crustacea from the more northerly regions of Europe is usually attributed to the effects of the Pleistocene glaciations. Ruffo (1956), who has frequently been misquoted on this, pointed out that the northern limit of the main area of distribution of Niphargus agrees with the southern limit of the maximum Mindel glaciation. Since he referred to the "succeeding Würm glaciation", he probably meant not the Mindel but the Riss glaciation, which in alpine regions was probably the most extensive. However, this does not matter, since in Northern Europe the Elster glaciation which corresponds to the Mindel was slightly more extensive than the Saale (= alpine Riss). Ruffo conceded that there are places where Niphargus occurs to the north of the limit of maximum glaciation, but says that these are still south of the limit of the Würm (or Weichselian) glaciation and probably represent a return movement by forms living in more superficial waters such as N. aquilex and N. kochianus.

This and similar arguments which have been put forward concerning other hypogean forms are very impressive as far as Europe is concerned. It can be pointed out, however, that this northern limit of distribution also agrees quite well with what was probably a coastline in Pliocene times; it may have been Pliocene seas rather than Pleistocene glaciers which wiped out these animals in regions further north. However, if we accept the plausibility of Ruffo's argument as far as Europe is concerned there are difficulties when we examine the details in Britain. In addition to isolated records of other species further north, N. fontanus and Asellus cavaticus are common in South Wales in areas which were glaciated (see Mitchell 1960) in Mindel, Riss and Würm times (respectively the Lowestoft, Gipping and Llandaff glaciations in Britain). In East Anglia N. fontanus and N. kochianus occur in the chalk in places which were glaciated in Mindel and Riss times, but probably not during the Würm. This particular area is therefore not at variance with Ruffo's views although N. fontanus is hardly a superficial-water form. The situation in Ireland is complicated; most of that country, including the areas where N. kochianus has been found seems to have been under ice during the last three glaciations, but parts of the south-west may have escaped

Apart from Bathynella in Yorkshire, no hypogean crustacea have been recorded from the main limestone areas of North Wales or northern England, and it is difficult to avoid the conclusion that this is due to the effects of former glaciations. If aquatic troglobites were able to survive below the ice cover it looks as though this was only possible in regions like East Anglia, South Wales and perhaps parts of Ireland not too far distant from the edge of the ice sheet. In this event the subterranean faunas of these three areas would represent the surviving elements of relict faunas of the Pliocene islands, those further north having been wiped out. Alternatively, a certain amount of recolonization may have occurred since the retreat of the ice. East Anglia could have been recolonized along the Chiltern Hills from the more southerly chalk downs. Underground movement in these chalk areas might well be facilitated, as suggested by Glennie (1967), by a fluctuating water table.

South Wales could have been recolonized from the Mendips, since in immediately post-glacial times, when the sea-level was low, the upper part of the Bristol Channel was dry land. This would account for the remarkable similarity between the hypogean faunas of the two areas. However, I do not think that we can rule out the possibility of the South Wales fauna having survived beneath the ice, even though in that case more differentiation between the two faunas might have been expected. In Ireland, N. kochianus irlandicus must represent the remains of a fauna which differentiated in isolation; whether it managed to survive beneath the ice or whether recolonization has occurred from ice-free areas in the south west, it is impossible to say.

It is, of course, possible that the absence of aquatic troglobites in the north may be due to some quite different factor. The most obvious one would be temperature, but the evidence suggests that cave waters in northern England are not too cold for hypogean crustacea; some species of Niphargus certainly live at lower temperatures elsewhere.

A final point must be considered concerning one of the basic assumptions of this kind of work. In discussions about the distribution of hypogean faunas it is always assumed that such animals are particularly useful as indicators of relatively recent geological events because their rate of spread and recolonization must be very slow. This seems to be a reasonable assumption and receives some support from the British distribution of two closely related species of Asellus, the underground A. cavaticus and the surface-dwelling A. meridianus. Both must have been affected by the Pleistocene glaciations and A. meridianus in particular could not have survived in glaciated areas. Nevertheless this species is now to be found throughout most of Britain right up to the north of Scotland. A. cavaticus on the other hand, if indeed it is a recolonization, has only taken it the short distance from Mendip to South Wales. It must be pointed out however that we are here dealing with a truly underground form and the situation may be different with animals inhabiting shallow interstitial waters. In these cases, suitable habitats are more widespread and opportunities for surface transport greater, so that such animals might be expected to spread more rapidly than fully subterranean forms. The presence of Bathynella in Yorkshire may be indicative of this, but the best evidence is provided by Niphargus aquilex, the most superficial of the British hypogean crustacea. It has spread widely in southern England and extends into areas far inside the glacial limits, but this is probably of no significance except as an indication of its ability to achieve relatively rapid recolonization.

References:

- Birstein, Y.A. (1951) Fauna of U.S.S.R. Vol. 7 No.5. Crustacea, Freshwater isopods (Asellota). Moscow
- Chappuis, P.A. (1956) Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. Premier Congr. Intern. Spéleologie Paris 1953, 3, 47-53
- Efford, I.E. (1959) Rediscovery of Bathynella chappuisi Delachaux in Britain. Nature 184 558-9
- Gledhill, T. and Ladle, M. (1969) Observations on the life-history of the subterranean amphipod Niphargus aquilex aquilex Schiödte. Crustaceana 16, 51-56
- Glennie, E.A. (1956) A brief account of the hypogean Amphipoda of the British Isles. Premier Congr. Intern. Spéleologie, Paris 1953, 3, 61-63
- Glennie, E.A. (1967) The distribution of the hypogean Amphipoda in Britain. Trans. Cave Research Group G.B. 9, 132-136
- Glennie, E.A. (1968) The discovery of Niphargus aquilex aquilex Schiödte in Radnorshire. Trans. Cave Research Group G.B. 10, 139-140
- Hazelton, M. (1955 et seq.) Biological records of the Cave Research Group of Great Britain. Biol. Suppt. C.R.G., Pts 1-5, Biol. Rec. C.R.G., Pts 6-8, Trans C.R.G., 7, 9, 10
- Hazelton, M and Glennie E.A. (1962) Cave fauna and flora, in Cullingford, C.H.D. (ed.), British Caving, 2nd edn., London
- Holmes, A. (1965) Principles of physical geology, 2nd edn., London (chap. 21)
- Hynes, H.B.N., Macan, T.T. and Williams, W.D. (1960) A key to the British species of Crustacea: Malacostraca occurring in fresh water. Sci. Publ. Freshw. Biol. Ass. No. 19
- Jefferson, G.T. (in press) British cave faunas and the problem of their food supply. IV Congr. Int. Spéleologie, Ljubljana 1965
- Lowndes, A.G. (1932) Occurrences of Bathynella in England. Nature 130, 61-62
- Mitchell, G.F., (1960) The Pleistocene history of the Irish Sea. Advanc. Sci. 17, 313-325
- Nicholls, A.G. (1946) Syncarida in relation to the interstitial habitat. Nature 158. 934-936
- Ruffo, S. (1956) Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi. Premier Congr. Intern. Spéleologie, Paris 1953, 3, 13-37
- Spooner, G.M. (1961) Bathynella and other interstitial Crustacea in southern England. Nature 190 104-106
- Tattersall, W.M. (1930) Asellus cavaticus Schiödte, a blind isopod new to the British fauna. J. Linn Soc. Zool. 37, 79-91
- Turk, F.A. (1967) The non-aranean arachnid orders and the myriapods of British caves and mines. Trans. Cave Research Group G.B. 9, 142-161

Zur Kenntnis von Bythiospeum (Mollusca Gasteropoda Hydrobiini)
im Schweizer und Französischen Jura

RENO BERNASCONI, (Bern / Schweiz)

Résumé:

Le mollusque cavernicole Bythiospeum dans le Jura franco-suisse

On étudie la distribution zoogéographique de Bythiospeum; elle reflète d'une part la distribution paléogéographique des Hydrobia et d'autre part les influences destructrices de la glaciation würmienne sur le genre actuel. On relate la découverte de Bythiospeum charpyi giganteum, une nouvelle forme géographique limitée à la zone karstique entre Montbéliard et St. Hippolyte.

Summary:

The cavernicolous mollusca Bythiospeum in the French-Swiss Jura.

Zoogeographical distribution of Bythiospeum has been studied; it reflects the paleogeographical distribution of Hydrobia and the destructive influence of Würm-ice age on the present genus.

The discovery of Bythiospeum charpyi giganteum, a new geographical form which is limited within the karst region between Montbéliard and St. Hippolyte, is described.

Die Spaltengewässer der Jurakette werden von den kleinen Höhlenschnecken Bythiospeum, in der früheren Systematik Lartetia genannt, bewohnt. Ihre Verbreitung im deutschen Karstgebiet ist besonders durch die Arbeiten von Geyer (1) abgeklärt worden. Eigene Untersuchungen befaßten sich besonders mit den Bythiospeen im Schweizer und Französischen Jura; es wurden bis heute über 150 Höhlen und Resurgenzen untersucht. Die provisorische zoogeographische Verbreitungskarte (2) (3) läßt eine nicht-homogene Bythiospeum-Verteilung erkennen. Unserer Ansicht nach ist das heutige Verbreitungsareal dieser Gattung durch folgende Faktoren bedingt:

1. Bythiospeum stammt von der Meeresschnecke *Hydrobia* des Tertiärs ab. Folglich muß sich das Verbreitungsareal von Bythiospeum mit den Gebieten, welche im Tertiär von paläogenen Meeren bedeckt waren, also Jura und Mittelland, decken.
2. Die Bythiospeen konnten innerhalb der oben erwähnten Gebiete nur dort bestehen, wo sie von den quartären Vergletscherungen verschont bleiben. Es waren dies während der Riss-Vergletscherung: westlicher Teil des Dpt. du Jura, nördlicher Teil des Dpt. du Doubs, die Ajoie, der Basler Jura, der Dinkelberg und der Randen. Nach der Riss-Vergletscherung, der zweitletzten und größten, konnten sich die Bythiospeen in einigen dieser Gebiete wieder ansiedeln. Die letzte sogenannte Würm-Vergletscherung vernichtete abermals und definitiv diese Höhlenschnecke auf ihrem Weg. Dies erfolgte im Jurastreifen zwischen Dôle und Cirque de la Consolation, inklusive Waadtländer Jura und Val de Travers. Geyer nahm an, daß die Bythiospeen die quartären Vergletscherungen gerade weil sie in den unterirdischen Gewässern zurückgezogen lebten, überstanden. Unsere Ergebnisse scheinen hingegen zu beweisen, daß die quartären Vergletscherungen die Bythiospeen vernichteten und somit das heutige Verbreitungsareal bestimmten.

Die Bythiospeen des Französischen und des Schweizerischen Jura gehören zum größten Teil zum Formenkreis von Bythiospeum charpyi Palad. Von dieser Art wurde kürzlich eine neue Form entdeckt, die sich auf insgesamt 7 Fundorte verteilt (4) (5). Die statistische Analyse des gesammelten Materials zeigte, daß die als Bythiospeum charpyi giganteum benannte Form eine geographische Form darstellt; sie läßt sich in einer normalen Gaußschen Verteilung einer Bythiospeum charpyi-Population integrieren.

Es scheint, daß die vollständigste Entwicklung dieser Art auf die Karstzone zwischen Montbéliard und St. Hippolyte beschränkt ist. Um dieses Ausstrahlungszentrum nimmt die Größenentwicklung ab, wobei die giganteum-Form zuerst kleiner wird und schließlich ganz verschwindet.

Literatur:

- (1) Geyer D. (1904-1909) Beiträge zur Vitrellenfauna Württembergs. I-IV. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Würt.
- (2) Bernasconi R. (1967) Les hydrobiini cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. I. Ann. spél. 22(3):524-535
- (3) Bernasconi R. (1967) Die Höhlenschnecke *Bythiospeum* in der Schweiz und angrenzenden Gebieten. Akten 2. schw. Kongr. Spel. Interlaken (im Druck).
- (4) Bernasconi R. (1968) Ueber eine *Bythiospeum*-Riesenform aus Frankreich. Arch. Moll. 98:71-72.
- (5) Bernasconi R. (1969) Beitrag zur Kenntnis von *Bythiospeum charpyi giganteum*. Arch. Moll. (im Druck).

Rythme saisonnier des reproductions de Niphargus(Crust. Amphip. Hypogé)R. GINET (Université Scientifique de Lyon-Service de Biologie
Souterraine, Lyon / France)Résumé 1 -

Pour confirmer les résultats antérieurement obtenus à partir d'une population souterraine de Niphargus-virei (Ginet, Ann. Spéleo., 1960, p. 138-146) et montrant l'existence d'un rythme annuel des pontes de cette espèce, l'évolution du nombre des femelles ovigères de deux stations de N. Longicaudatus a été étudiée chaque mois pendant 4 années consécutives; l'une de ces populations vit dans la grotte de Hautecourt (régime karstique), l'autre dans une galerie de drainage interstitiel à Lyon.

Ces deux colonies montrent, elles aussi, un rythme annuel dans leurs reproductions.

1. - Grotte de Hautecourt (Ain-France).

Les Niphargus sont abondants dans des gours argileux faciles d'accès. De 1965 à 1968, 4800 individus au total ont été contrôlés, dont 845 femelles ovigères (17,6 %). Sur une année moyenne, le pourcentage des pontes montre (fig. 1):

1. un maximum : en février (32,2 %), mars et avril,
2. un minimum en septembre, octobre (6,1 %) et novembre.

L'examen de l'évolution mensuelle pour les 4 années d'observation montre bien la périodicité annuelle des reproductions, qui se renouvelle chaque année avec cependant des irrégularités ou des décalages dans le temps (fig. 2).

L'observation de ce graphique, parallèlement à celui du régime des pluies à la surface et celui des variations du niveau de l'eau dans les gours où vivent les Niphargus, permet d'avancer l'hypothèse, pour expliquer cette périodicité, que les pontes pourraient suivre, après un temps de latence de mois environ, un apport d'eau dans la grotte. Ainsi, ce ne seraient pas l'abondance ou la rareté de l'eau des gours, mais les variations des qualités biochimiques ou nutritives de l'eau qui pourraient être le moteur écologique de la périodicité des reproductions. L'eau de pluie, lessivant le col avant de pénétrer sous la terre, véhiculerait dans la grotte soit des aliments énergétiques (apport quantitatif) soit des oligo-éléments ou vitamines (apport qualitatif) qui influenceraient ainsi la physiologie sexuelle de Niphargus selon une périodicité approximativement parallèle au rythme naturel des saisons.

2. - Galerie de drainage à Lyon (Rhône - France)

Une périodicité semblable à la précédente existe aussi chez les Niphargus de ce biotope (425 individus contrôlés en 4 ans, dont 91 femelles gestantes, moyenne générale: 21,4 %. Le taux des reproductions (Fig. 3) croît rapidement en mars où il culmine (supérieur à 35 %) puis diminue régulièrement jusqu'en fin d'automne (inférieur à 7 %).

Les variations de la température de l'eau ont une amplitude annuelle de 5°C, mais elles ne sont pas synchronisées avec l'évolution des pontes de Niphargus. Le régime phréatique, très régulier au cours des mois, de l'eau de ce biotope, ne permet pas de confirmer ni d'infirmer l'hypothèse d'une action biochimique du milieu sur les pontes des Amphipodes.

Des travaux sont en cours pour préciser plus exactement le déterminisme du rythme annuel des reproductions de ces aquatiques souterrains.

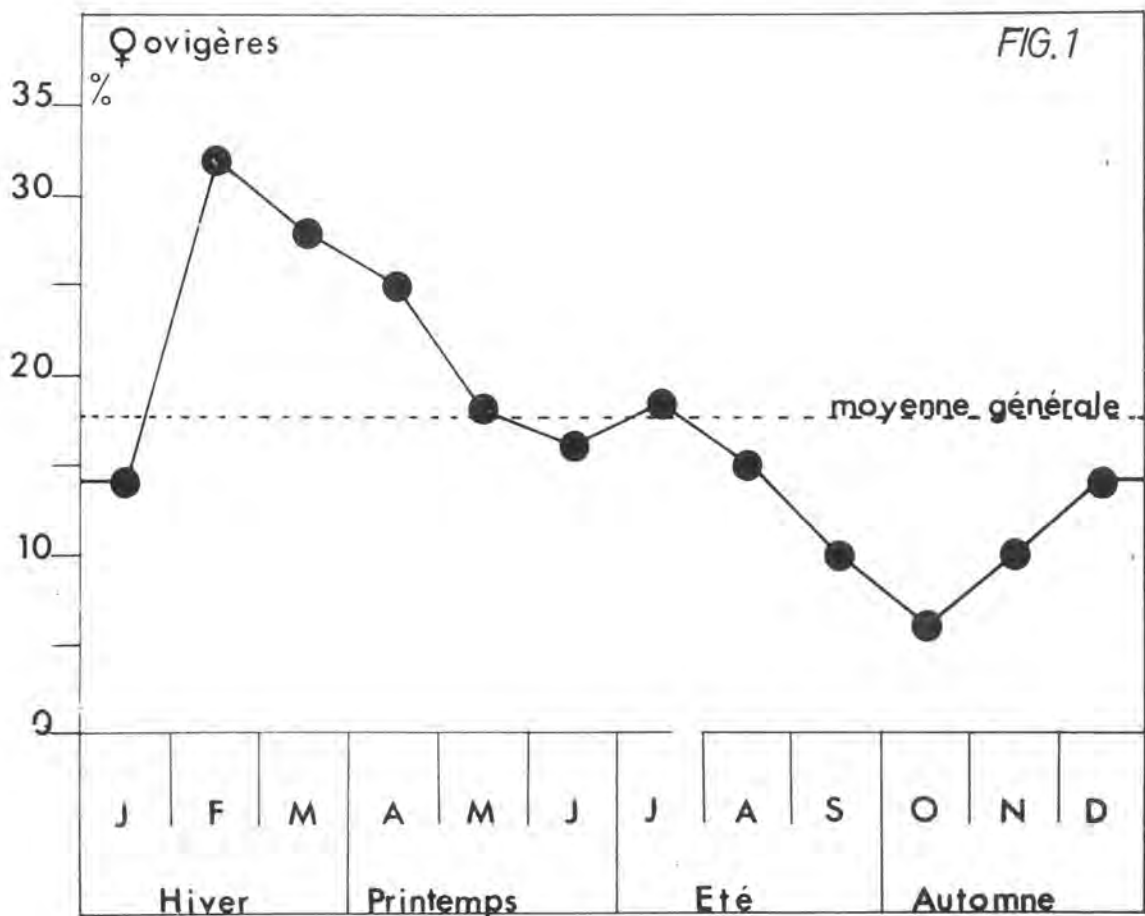
(1)- Cetexte sera publié in extenso dans les "Annales de Spéléologie" (1969).

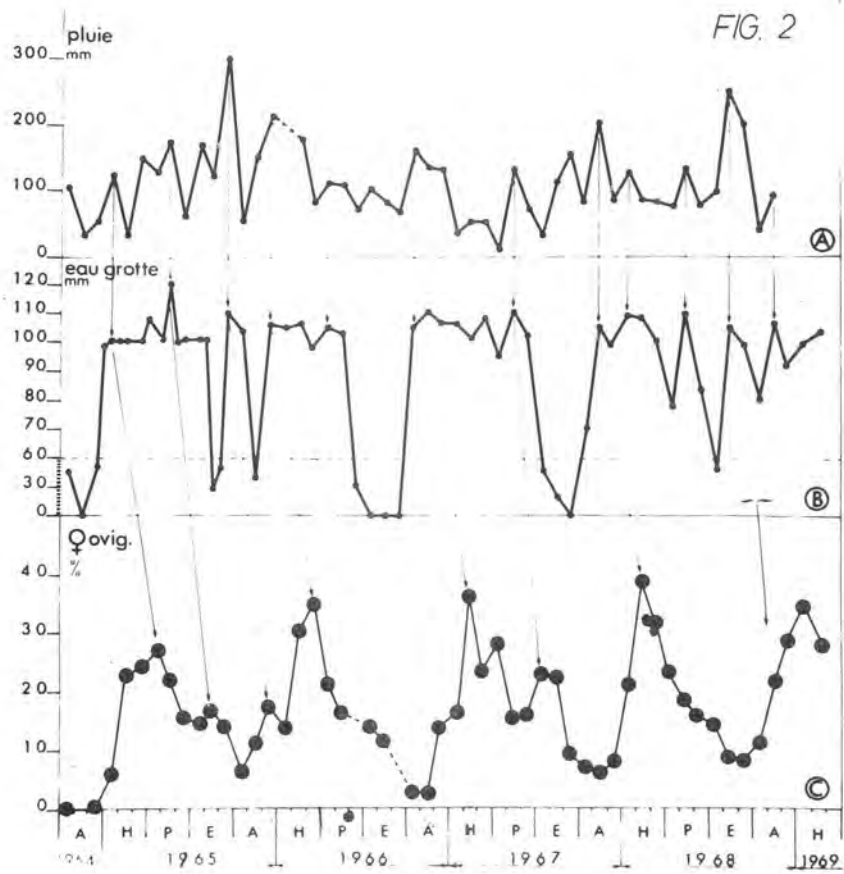
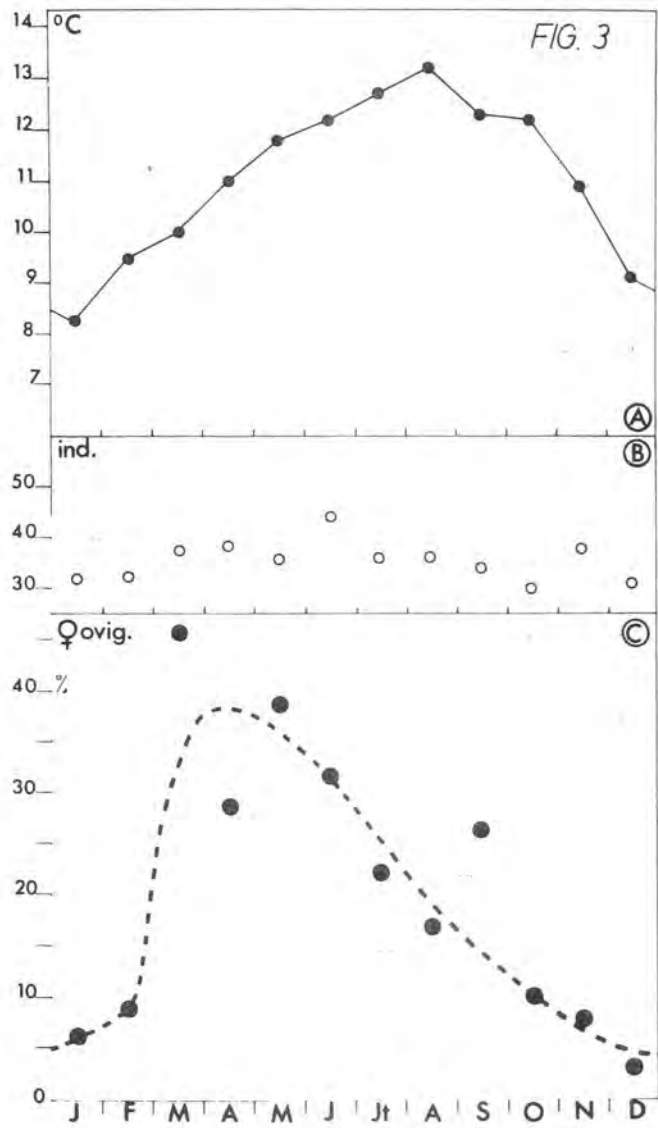


Figure 1 : Rythme annuel des reproductions de *N. longicaudatus* dans la grotte de Hautecourt . Chaque disque est la moyenne mensuelle pour 4 années , du nombre des femelles ovigères pour cent individus contrôlés .

Figure 2 : Evolution mensuelle , de la fin 1964 au début 1969 , du nombre des femelles ovigères pour cent individus contrôlés (C) , en fonction du niveau de l'eau dans les gours (B) et de la quantité mensuelle des pluies à la surface (A) (station de la Météorologie Nationale à Villereversure , à 3 km de la grotte de Hautecourt) . Pour (B) , on notera que l'échelle des hauteurs est réduite entre 0 et 60 mm. ; tirets et flèches obliques : voir texte .

Figure 3 : Rythme annuel des reproductions de *N. longicaudatus* dans la galerie de drainage de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon ; (A) : moyenne mensuelle de la température de l'eau ; (B) : total mensuel des individus contrôlés en 4 ans ; (C) : pourcentage des femelles ovigères (moyenne mensuelle sur 4 ans) .





Premier colloque international sur le genre Niphargus. - R. GINET, (Lyon / France)

Du 14 au 19 avril 1969, un groupe de 17 chercheurs s'intéressant aux problèmes posés par le genre d'Amphipodes hypogés aveugles Niphargus, s'est réuni au Museo Civico di Storia Naturale de Vérone (Italie), pour un colloque international organisé par le Professeur S. Ruffo, avec le concours financier du "Consiglio Nazionale delle Ricerche" italien.

Dans une série de conférences (qui seront publiées dans un fascicule spécial de " Le grotte d'Italia " dédié au colloque), les participants, provenant de 9 pays européens, ont fixé l'état actuel de notre connaissance, et ont discuté les moyens de terminer dans l'avenir le chaos taxonomique qui règne actuellement dans le genre Niphargus, dont on a actuellement près de 300 noms de taxa décrits.

Grâce à une coopération internationale, la rédescription de quelques "vieilles" espèces (puteanus, stygius, longicaudatus, aquilex, tauri, foreli, tatrensis) sera entreprise en se basant sur les types, ou - si ils n'existent plus - sur des topotypes ou néotypes. Après la rédescription de ces espèces, celles des autres formes (sous-espèces ou espèces voisines) suivra.

Un modèle a été recommandé pour uniformiser les descriptions taxonomiques, pour que des détails valables ne soient pas omis. Finalement on a discuté la validité des subdivisions du genre. Parmi les recommandations du colloque il a été proposé de suspendre des descriptions de taxa nouveaux.

Comme siège du prochain colloque, en 1971, on a proposé Prague en Tchécoslovaquie.

< LISTE DES PARTICIPANTS

S. ANDREEV (Sofia), Melle C. CHEVAT (Lyon), D. DANCAU (Bucaresti), Mme J. GIBERT (Lyon), R. GINET (Lyon), G. Karaman (Titograd), Mme G. KRAPP - SCHICKEL (Fribourg), Melle A. Nocentini (Pallanza), S. PINKSTER (Amsterdam), S. RUFFO (Verona), A. SKALSKI (Czestochowa), B. SKET (Ljubljana), J. H. STOCK (Amsterdam), M. STRASKRABA (Praha), E. TIBALDI (Milano), A. VIGNA (Roma).

Données récentes sur les Stenasellidae (Crustacea Asellota Aselloidea)

GUY MAGNIEZ (Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie Animale,
Université de Dijon/France)

Depuis le 4^{ème} Congrès International de Spéléologie, de nombreux travaux ont enrichi notre connaissance du groupe des Stenasellidae :

- 1) Plusieurs formes nouvelles ont été découvertes dans les milieux hypogés (eaux karstiques, interstitielles ou thermales), en des points très éloignés de l'hémisphère Nord (Yougoslavie, Sardaigne, Bulgarie, Afrique occidentale et Somalie, Extrême-Orient, Mexique, etc...). Certaines ne sont pas encore décrites et leur appartenance générique reste inconnue.
- 2) D'importantes prospections ont eu lieu en Espagne et en France, en particulier depuis le Laboratoire Souterrain de Moulis (France). Elles ont permis de mettre en évidence l'espace polytypique Stenasellus virei Dollfus dans de nombreuses stations cavernicoles et interstitielles, accroissant beaucoup l'aire de répartition de cette forme.
- 3) Des remises en ordre systématiques (Magniez 1966, Lanza 1966) ont montré que les Stenasellides ne constituent pas un simple genre cosmopolite (Stenasellus Dollfus car. emend. Racovitza 1924) classé au voisinage des Asellidae vrais, comme il était admis précédemment. Elles prouvent qu'il faut revenir aux justes conceptions de Hansen (1904), Dudich (1924) et Arcangeli (1938) qui y voyaient un groupe d'Asellota très différents des Asellidae s.str.
- 4) Des élevages prolongés de Stenasellus virei montrent le caractère original de la biologie de cette espèce souterraine.

La famille Stenasellidae (Asellota Aselloidea) :

Dudich 1924 (Zool. Anz., 60, 151-155), Arcangeli 1938 (Boll. Zool. Univ. Torino, 46, 17-50), Magniez 1966 (Intern. Journ. Spéol.-Lehre, 2, 173-190), Lanza 1966 (Monit. Zool. Ital., 74, 221-256).

C'est un groupe original de genres d'Asellotes anophtalmes vivant dans les eaux continentales hypogées, fraîches ou thermales, douces ou parfois minéralisées. Pour le moment, presque tous ont été trouvés dans l'hémisphère Nord. La plupart des espèces sont intensément colorées en rose par des pigments sanguins. Toutes les formes examinées ne possèdent que 2 caecums antérieurs alors que les Asellidae (Asellus, Proasellus, Consasellus, Lirceus, etc...) en ont 4.

On divise actuellement le groupe des Asellota en 4 super-familles: Aselloidea, Stenetrioidea, Parastenetrioidea et Paraselloidea. La première comprend donc 2 familles: Les Asellidae Sars et les Stenasellidae Dudich. On peut résumer ainsi la diagnose de ces derniers :

- Pléonites I et II bien développés en longueur et presque aussi larges que les péréonites.
- Antennes portant généralement un exopodite rudimentaire.
- Mandibules à corps très recourbé vers l'intérieur.
- Maxilles avec lobe interne portant une seule rangée de tiges distales.
- Maxillipèdes sans épipodite, avec unostégite normal chez la ♀ ovigère.
- Pérétopides généralement sans dimorphisme sexuel particulier.
- Pléopodes II ♂ à endopodite copulateur typiquement biarticulé, l'article distal conformé en organe copulateur creux ouvert proximale et distalement.
- Pléopodes IV et V à exopodite induré, parfois styliforme, sans aire respiratoire comme celle des Asellidae.

La famille comprend maintenant plusieurs genres :

1- Genre Stenasellus Dollfus 1897, car. emend. Racovitza 1924 (Bull. Soc. Sc. Cluj, 2, 81-92), Magniez 1966, Lanza 1966. Il groupe de nombreuses formes s'ordonnant en 4 ensembles selon la constitution de l'appareil copulateur :

A) Article proximal de l'endopodite du pléopode III[♂] long et grêle;

A¹) Article distal fusiforme à terminaison aigue (groupe virei):

1) Stenasellus virei Dollfus 1897 : découverte en 1896 au Gouffre de Padirac (France) et considérée d'abord comme une relique cavernicole; cette forme possède une vaste répartition (les limites de son aire sont actuellement la Dordogne au Nord, l'Ebre au Sud, la Méditerranée à l'Est et la région de Santander à l'Ouest. Quelques 93 stations, dont 69 grottes, sont connues. Les prospections récentes la mettent en évidence dans les milieux interstitiels les plus divers. Elle paraît coloniser, avec une densité plus ou moins grande, tous les types de milieux liquides hypogés, dans les limites de son aire: eaux libres des grottes actives ou fossiles, nappes éluviales, nappes des vallées alluviales et sous-écoulement des rivières et ruisseaux des Pyrénées centrales (Bou et Rouch 1967, Goubault et Lescher-Moutoué 1968, Magniez 1968). La température des eaux qui l'abritent varie d'environ 6° (grottes à plus de 1200 m. d'altitude) à 14° ou plus (grottes de plaine, sous-écoulement). En relations avec l'extension de son aire et l'isolement relatif de ses divers groupes de populations, 5 ensembles, ayant valeur de sous-espèces, ont été distingués :

a) Stenasellus virei virei Dollfus 1897, forme surtout interstitielle de la Garonne, du Tarn et de Catalogne.

- b) St. virei buchneri (Stammer) 1936 de 11 grottes proches de Santander.
 c) St. virei hussoni Magniez 1968 qui peuple les massifs karstiques des Pyrénées centrales.
 d) St. virei boui Magniez 1968 du sous-écoulement du Salat et de ses divers affluents (Ariège, France).
 e) St virei angellieri Magniez 1968 des nappes phréatiques des Pyrénées-Orientales.

Les populations naturelles de certaines stations riches en individus ont été étudiées. Les peuplements interstitiels ont une composition en classes de taille normale et les immatures y sont présents en quantité importante. Les peuplements confinés dans les eaux des cavités karstiques fossiles sont surtout constitués par des adultes de grande taille. Il se pourrait que cette anomalie de composition des populations cavernicoles confinées soit liée à l'existence d'une concurrence vitale intra-spécifique dans ce type d'habitat en eau libre, concurrence s'exerçant aux dépens des individus de moindre taille.

Des élevages de St virei entretenus pendant plus de 8 ans montrent que la durée de la vie de cette espèce pourrait atteindre 12 à 15 ans, au moins en milieu cavernicole confiné. Les intervalles des adultes sont très longues (9-18 mois) et les mues en 2 temps, caractéristiques des Isopodes, sont elles-mêmes très longues (8-16 jours). Ces observations biologiques, qui se poursuivent actuellement, concordent avec celles faites par Husson (1957, 1959) et Ginet (1960) sur d'autres Isopodes et sur des Amphipodes cavernicoles.

- f) Stenasellus nobrei Braga 1942 : cette forme de grande taille habite les nappes phréatiques des arènes granitiques des environs de Porto.
 2) Stenasellus racovitzae Razzauti 1925 : découverte à la grotte del Danese près de Grosseto, en Toscane (eau à 17°), elle a été retrouvée en Corse par Angelier, Beron, Coineau (grotte de Sabara, près de Corte et nappes de plusieurs rivières) et en milieu interstitiel dans le S-E de la Sardaigne.
 3) Stenasellus asiaticus Birstein et Starostin 1949 : provient d'une source thermale à 20-22° de Turkménie orientale (URSS).
 4) Stenasellus buili Remy 1949 : forme française de forte taille (♂ 14mm, ♀ 16 mm) trouvée d'abord dans un ruisseau souterrain de l'Aude (eau à 13° environ) puis dans des exurgences de l'Hérault.
 5) Stenasellus pardii Lanza 1966 : espèce découverte dans un puits à Ischia Baidoa en Somalie (Afrique Orientale), presque sous l'Equateur. Elle vit dans une eau d'origine karstique à 29° en compagnie du Poisson cavernicole Uegitglanis zammaranoi Gianferrari. La découverte de Lanza a considérablement accru l'aire de répartition du genre.

A^{*)} Article distal isodiamétrique à région distale large et armée de dents (groupe breuili) :

- 6) Stenasellus breuili Racovitza 1924 : était connu seulement par 3 individus (Racovitza 1924 1♂ + 1♀ adultes, Stammer 1936 1♀ adulte) provenant de deux grottes du Pays basque espagnol (eau à 9° et 12°). En 1966, Rouch et moi-même avons capturé 7 adultes à la station-type (Cueva Akelar) et avons pu étudier le milieu de vie de ceux-ci (Magniez 1967).
 7) Stenasellus galhanoae Braga 1962 : vit dans les nappes phréatiques côtières du Portugal méridional (Algarve).

B) Article proximal de l'endopodite du pléopode II^o court et épais :

B^{*)} Article distal fusiforme volumineux et contourné, terminé en pointe (groupe skopljensis) :

- 8) Stenasellus skopljensis Karaman (1936 - (= St.gjorgjevicici skopljensis Karaman 1935) :
 a) St.skopljensis skopljensis Karaman 1936 : capturé par pompage dans les nappes phréatique de Skoplje (Macédoine yougoslave) à 3m de profondeur.
 b) St skopljensis meridionalis Karaman 1954 : trouvé dans des sources à Dojran et à Radovis (S-E de la Macédoine yougoslave près de la frontière grecque).
 c) St.skopljensis croaticus Karaman 1954 : provient d'une source au village de Cernomerec, près de Zagreb, Yougoslavie (eau à 11°8').
 d) St.skopljensis thermalis Meštrov et Lattinger-Penko 1968 : capturé en grand nombre aux exurgences d'une source thermale de Bosnie (Yougoslavie), (eaux à 18-24°).
 e) Stenasellus rumelicus Cvetkov 1967 : forme provenant des environs d'Asenovgrad, près de Plovdiv (bassin de la Maritza en Bulgarie centrale). Elle paraît proche de l'espèce polytypique St.skopljensis. D'après l'hydrographie, on peut prévoir que des formes de ce groupe seront un jour découvertes en Grèce, soit en milieu cavernicole, soit en milieu interstitiel.

B^{*)} Article distal presque isodiamétrique, à extrémité très obtuse avec un vaste orifice terminal (groupe hungaricus) :

- 9) Stenasellus hungaricus (Mehely) 1924 (= Protelsonia hungarica Mehely) :
 a) St.hungaricus hungaricus (Mehely) 1924 : fut récolté dans le ruisseau souterrain de la grotte d'Abaliget, près de Pecs (Hongrie méridionale). Eau à 10°.
 b) St.hungaricus robustus (Mehely) 1927, (= Protelsonia hungarica robusta Mehely) : ruisseau de la grotte Mánfaer, près de Pecs. Considéré comme une sous-espèce de St.gjorgjevicici par Birstein.
 c) St.hungaricus thermalis Meštrov 1960 : capturé aux sources thermales de Podsusod (18°-24°) près de Zagreb, Yougoslavie.

10) Stenasellus gjorgjevici Racovitza 1924 :

a) St. Gjorgjevici Racovitza 1924 : flaques argileuses des grottes Ravanicka Pecina (station-type, eau à 10°) et Ivanicka Pecina en Serbie, à environ 150 km. au Sud de Belgrade, Yougoslavie.

b) Stenasellus bureschi Racovitza (in Buresch 1929, nomen nudum) 1950 : vit dans le ruisseau souterrain de la grotte Temnata Dupka, près du village de Berende Izvor (Bulgarie occidentale).

c) Stenasellus lakatnicensis (in Buresch 1929) Buresch et Gueorguiev 1962 : dans le ruisseau de la grotte Temnata Dupka, près de la gare de Lakatnik (Bulgarie occidentale). Forme proche de la précédente et de St. Gjorgjevici.

11) Stenasellus nuragicus Argano 1968 : eaux des grottes San Pietro et Sa Crovassa (S-W de la Sardaigne). Température 11°.

L'espèce Stenasellus assorgiai Argano 1968 provient d'une autre cavité du même massif karstique. Elle pourrait être apparentée à la précédente.

II- Genre Johannella Monod 1924 (Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 15, 327-336).

Les raisons pour lesquelles il faut placer l'espèce Johannella purpurea dans le groupe des Aselloidea Stenasellidae ont été données précédemment (Magniez 1966). Il faut regretter que de nouvelles prospections n'aient pu être entreprises depuis 1924 pour retrouver cette intéressante espèce des sources thermales (29°) d'El Hamman en Algérie (1 seule connue).

III- Genre Metastenasellus Magniez 1966 (Intern. Journ. Speleol., 2, 173-190):

1) M. congolensis (Chappuis) 1951, (Rev. Zool. Bot. Afr., 44, 348-356), espèce-type.

2) M. leleupi (Chappuis) 1951, (Rev. Zool. Bot. Afr., 44, 342-348).

3) M. dartevilliei (Chappuis) 1952, (Rev. Zool. Bot. Afr., 45, 353-357).

Les deux premières espèces proviennent des eaux de plusieurs grottes du Bas-Congo, légèrement au Sud de l'Equateur. La troisième d'une source proche de Coquilhatville (Congo central). Les températures des eaux hypogées de ces régions sont de 21-23° selon Leleup, ce qui est normal pour ces zones subéquatoriales.

IV- Genre Parastenasellus Magniez 1966 (Intern. Journ. Speleol., 2, 173-190) : Seule espèce Parastenasellus chappuisi (Remy) 1938 (Arch. Zool. exp. Paris, Notes et Revues, 2, 79, 69-74). Forme à vaste répartition habitant les nappes phréatiques de l'Afrique occidentale (Côte d'Ivoire, Guinée portugaise - Braga 1950 Ann. Fac. Sci. Univ. Porto, 42, 9-28). Par plusieurs caractères, elle évoque les Asellota Parastenetrioidea découverts récemment.

V - Genre Magniezia Lanza 1966 (Monit. Zool. Ital., 74, 238-240) :

1) M. africana (Monod) 1945 (Bull. I.F.A.N., 7, 101), espèce-type.

2) M. (?) guineensis (Braga) 1950 (Ann. Fac. Sci. Univ. Porto, 42, 9-28).

En 1966, Lanza a séparé ces formes africaines du genre Stenasellus car. emend. Racovitza 1924, Magniez 1966. Il avait en effet été signalé que Stenasellus africanus Monod possède des caractères anatomiques tels qu'il est impossible de le faire entrer dans une classification logique des Stenasellus s. str. eurasiatiques (Magniez 1966). La première espèce vit dans les nappes phréatiques de Man (Côte d'Ivoire), la seconde dans celle de Gabu (Guinée portugaise) en compagnie de P. chappuisi.

VI- Genre Mexistenasellus Cole et Minckley (Intern. Journ. Speleol., in litt.)

Les deux chercheurs américains viennent de signaler la capture et ont décrit cette nouvelle forme qui appartient sans ambiguïté au groupe des Stenasellidae. Pour elle, ils ont créé, à juste titre, le genre nouveau Mexistenasellus. Ils indiquent que l'espèce unique M. coahuila Cole and Minckley vit dans des eaux thermales dépassant 30° au Mexique septentrional. Cette récente découverte de représentants des Stenasellidae, considérés jusqu'ici comme paléarctiques, dans des régions subtropicales Nord du Nouveau-Monde présente un intérêt biogéographique considérable.

CONCLUSIONS

Le groupe des Stenasellidae, à mesure que sa connaissance progresse tend de plus en plus à se différencier des Asellidae vrais, tant sur le plan morphologique que sur les plans écologique et biogéographique.

Si il a paru tout d'abord ne regrouper que des espèces reliques, confinées dans quelques massifs karstiques de l'Europe méditerranéenne, il a été prouvé que celles-ci colonisent les milieux interstitiels des bassins hydrographiques des mêmes régions.

Le groupe s'est enrichi de nombreuses formes thermophiles, les unes vivant dans des eaux thermales (20 à 30° ou plus) des régions tempérées ou tropicales Nord, les autres dans les nappes phréatiques et eaux karstiques de régions tropicales et équatoriales Nord, dont la température moyenne est également élevée.

C'est donc à juste titre que le Professeur Vandel a pu qualifier Stenasellus virei, comme les autres Stenaselles cavernicoles de l'Europe tempérée, de reliques thermophiles. Il faut ajouter que cette relique s'est fort bien acclimatée dans les eaux fraîches des grottes pyrénéennes et des eaux phréatiques aquitaines où elle est aujourd'hui très bien représentée.

- - - BIBLIOGRAPHIE - - -

N.B. : Les indications bibliographiques antérieures à 1967 seront trouvées sans difficulté dans les articles cités.

ARGANO (R.) - 1968 - Due novi Stenasellus di Sardegna (Crustacea Isopoda Asellota). Fragm. Entomol., Rom. 77, 1, 1-22.

COLE (G.A.) and MINCKLEY (W.L.) - 1969 - Occurrence of the Asellid subfamily Stenasellinae (Crustacea Isopoda) in the western hemisphere, with description of a new genus and species. Intern. Journ. Speleol., Lehre, (sous presse).

- CVETKOV (L.) - 1967 - Au sujet de la faune des Stenasellus de la péninsule balkanique et sur l'origine des Stenasellus. Bull.Inst.Zool.Mus.Sofia, 23, 139-165.
- GOURBAULT (N.) et LESCHER-MOUTOUÉ (F.), 1968 - Etude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nord. Ann.Spéleol. Paris, 23, 4, 735-742.
- MAGNIEZ (G.)- 1968a - Les stations de Stenasellus virei Dollfus 1897 (Crustacé Isopode troglobie). Sous le Plancher, Dijon, VI, 36-48 et 49-58, VII, 1-11, 21-28 et 38-40 avec 7 pl.
- MAGNIEZ (G.)- 1968b- L'espèce polytypique Stenasellus virei Dollfus 1897 (Crustacé Isopode hypogé). Ann.Spéleol. Paris, 23, 2, 363-407.
- MAGNIEZ (G.)- 1969a- Durées de la mue, de l'intermue des adultes et longévité de Stenasellus virei Dollfus (Crustacé Asellote troglobie). Intern.Journ.Spéleol. Lehre, (sous presse).
- MAGNIEZ (G.)- 1969b- Les populations naturelles de Stenasellus virei Dollfus (Crustacé Asellote troglobie). Inter.Journ. Speleol. Lehre, (sous presse).
- MAGNIEZ (G.)- 1969c- Les milieux de vie de Stenasellus virei Dollfus 1897 (Crustacé Asellote troglobie). Intern.Journ.Speleol. Lehre, (sous presse).
- MESTROV (M.) et LATTINGER-PENKO (R.) - 1969 - Stenasellus skopljensis thermalis subsp.nov.(Crustacéa Isopoda), d'une source de Bosnie. Intern.Journ.Speleol. Lehre, (sous presse).
- ROUCH(R.) JUBERTHIE-JUPEAU (L.) et JUBERTHIE(C.)-1968- Essai d'étude du peuplement de la zone noyée d'un karst. Ann.Spéleol. Paris, 23, 4, 717-735.
- VANDEL (A.) - 1968 - Le milieu aquatique souterrain. Bull.Soc.Zool. France, 93, 2, 209-225.

Sur la Biogéographie et l'Écologie des Aselles Hypogées de France (Crustacea, Isopoda, Asellota).

JEAN-PAUL HENRY (Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences, Dijon/France).

La faune française d'Aselles hypogées était restée pendant très longtemps mal connue. En 1949, Chappuis, dans sa liste des Asellides, signale seulement trois formes souterraines pour la France sur 25 espèces hypogées qu'il cite d'Europe. Si l'une, Proasellus cavaticus, (Leydig) répandue dans les eaux souterraines de l'Europe occidentale, pouvait être déjà considérée comme une espèce à vaste répartition géographique, les deux autres, par contre, Proasellus spelaeus (Racovitza) et sa sous-espèce aquae-calidae (Racovitza), connues chacune d'une seule grotte pyrénéenne, ne semblaient présenter qu'un intérêt taxonomique. Au cours des dernières années, à la suite d'actives prospections, la connaissance de cette faune hypogée s'est bien développée et actuellement treize formes françaises sont décrites. En outre, de nouvelles précisions biogéographiques, écologiques et systématiques relatives à ces diverses espèces peuvent être données.

Tous les Aselles hypogées de France, sauf un seul, appartiennent au genre Proasellus Dudich 1925, tel qu'il vient d'être récemment défini (Henry et Magniez 1968, 1969). Ce genre très homogène, localisé dans toute l'Europe ainsi qu'au Moyen-Orient et en Afrique du Nord, est caractérisé en particulier par la morphologie du pléopode 2^o. Cette faune française des Proasellus semble se répartir en trois groupes occupant chacun une aire de répartition géographique bien distincte : dans la moitié Est, cinq formes font partie du groupe "cavaticus"; dans le Sud-Ouest, le Bassin aquitain est colonisé par cinq autres espèces à affinités ibériques indiscutables, enfin, au Sud, dans la région méditerranéenne et la Corse, on trouve deux formes à affinités balkaniques. Nous envisagerons successivement chacun de ces ensembles, puis nous mentionnerons le cas de la dernière espèce hypogée, forme endémique du Poitou.

1. Groupe "cavaticus"

- Proasellus cavaticus cavaticus (Leydig) 1871, moitié orientale.
- Proasellus cavaticus valdensis (Chappuis) 1948, Jura et Alpes.
- Proasellus cavaticus walteri (Chappuis) 1948, bassin du Rhône.
- Proasellus cavaticus puteanus (Henry) 1966, Bourgogne et Beaujolais.
- Proasellus synaselloides (Henry) 1963, Var et Ardèche.

Cet ensemble est actuellement le mieux représenté dans la faune française par le nombre des stations connues. On avait considéré pendant longtemps Proasellus cavaticus comme une espèce monotypique des eaux souterraines des massifs calcaires de l'Est de la France. Or il s'avère maintenant que cavaticus correspond en réalité à un ensemble de formes indépendantes, parfaitement reconnaissables morphologiquement les unes des autres et possédant chacune ses exigences écologiques particulières. P. cavaticus s.str., qui demeure le plus répandu du groupe, peuple les différents biotopes souterrains des régions calcaires (Lorraine, Vosges, Jura, Beaujolais, Alpes, Hérault).

À l'intérieur de ce vaste domaine, les autres formes occupent des aires beaucoup plus délimitées. La sous-espèce valdensis est une forme cavernicole typique qui vit dans de nombreuses grottes du Jura et des Alpes dauphinoises. P. cavaticus puteanus colonise essentiellement les nappes phréatiques en Bourgogne et en Beaujolais. La sous-espèce walteri vient d'être récemment découverte en France, dans le milieu interstitiel du bassin hydrographique du Rhône. Enfin, P. synaselloide, décrite d'une résurgence du Var, peuple aussi le domaine interstitiel et sa présence dans la nappe alluviale d'un affluent de l'Ardèche montre qu'il s'agit d'une espèce beaucoup moins localisée qu'on pouvait le penser. Ces récentes découvertes de walteri et synaselloides montrent l'intérêt biogéographique de ces formes alors qu'elles ne semblaient être que des variétés locales d'intérêt purement systématique. D'ores et déjà, à la lumière de ces premières données, il apparaît comme probable que les formes françaises de cavaticus, avec quelques autres d'Italie et d'Autriche, représentent différents rameaux évolutifs d'une même lignée au sein des Proasellus.

2. Formes à affinités ibériques.

- Proasellus spelaeus spelaeus (Racovitza) 1922, Pays Basque.
- Proasellus spelaeus aquae-calidae (Racovitza) 1922, Pays Basques.
- Proasellus albigensis (Magniez), 1965, nappes alluviales du Tarn.
- Proasellus vandeli (Magniez et Henry) 1969, Pays Basques.
- Proasellus ibericus (Braga) 1946, Pyrénées françaises.

Ces formes n'étaient représentées jusqu'à ces dernières années que par Proasellus spelaeus et sa sous-espèce aquae-calidae, mais la connaissance de cet ensemble a fait des progrès récents grâce à la découverte de nouvelles stations. C'est d'ailleurs surtout l'identification d'espèces nouvelles de la même lignée qui a contribué à la mise en évidence de l'importance biogéographique de ces Aselles à affinités ibériques.

C'est ainsi qu'au Pays Basque, on connaît maintenant à côté des deux

formes citées, un nouvel Aselle anophtalme, Proasellus vandeli, l'étude de leurs biotopes respectifs permet de penser que ces trois formes y occupent les divers milieux hypogés aquatiques que peut comporter une région comprenant à la fois des zones montagneuses et des plaines alluviales, des massifs karstiques et d'autres formes de terrains perméables. A côté de ces espèces anophtalmes, il faut mentionner l'existence dans deux grottes des Pyrénées de Proasellus ibericus, forme épigée de la Péninsule ibérique. La présence de cet Aselle est sans doute exceptionnelle dans notre pays et ces deux stations doivent être isolées depuis longtemps de l'aire principale. Enfin dans les alluvions anciennes du Tarn vit une forme phréatique indépendante, Proasellus albigensis, dont plusieurs populations ont pu être mises en évidence. L'étude morphologique de ces cinq formes du Bassin aquitain permet de mettre en valeur les affinités indiscutables qu'elles présentent entre elles. Bien plus, on peut les rapprocher de toute une série de formes de Proasellus de la Péninsule ibérique : P. lusitanicus (Frade) et P. arthrotilus (Braga) du Portugal, P. cantabricus Henry et Magniez et P. chappuisi Henry et Magniez d'Espagne. On peut probablement évoquer aussi la proche parenté de ces formes européennes avec celles d'Algérie, P. hypogeus (Racovitza), P. gauthieri (Monod), P. thermomyctophilus (Monod) et P. monsferratus (Braga). Cet ensemble pourrait constituer un rameau évolutif au sein du genre Proasellus.

3. Formes à affinités balkaniques.

- Proasellus beroni Henry et Magniez 1968, Corse.
- Proasellus boui Henry et Magniez 1969, bassin du Gardon (Gard)

Proasellus beroni, qui demeure à notre connaissance, le seul Aselle hypogé signalé en Corse, montre des affinités avec Proasellus pavani (Arcangeli) d'Italie orientale et sa sous-espèce orientalis (Sket) de Slovénie. Les trois formes sont probablement des représentants d'une même lignée de Proasellus, installés dans le domaine souterrain depuis fort longtemps. Il faut, en effet, remonter aux périodes antéquatérnaires pour trouver une continuité continentale durable entre la Slovénie, la région du lac de Garde et la Corse. Il est à noter que P. beroni est actuellement connu d'une seule grotte qui ne renferme qu'une population restreinte installée dans des flaques qu'alimentent des suintements permanents. Il est fort vraisemblable qu'il ne s'agit là que d'un peuplement secondaire et que le véritable biotope de l'espèce reste à découvrir.

Proasellus boui présente, à un degré moindre, une certaine parenté avec des formes du bassin du Danube, Proasellus slavus (Remy) et ses sous-espèces. C'est une espèce de très petite taille qui vit dans les nappes phréatiques de la vallée alluviale du Gardon, près d'Alès.

Par leurs affinités, P. beroni et P. boui occupent une place particulière parmi les Proasellus hypogés de France. Leur découverte est un élément intéressant dans l'étude des Asellides des régions méditerranéennes et balkaniques.

4. Conasellus heilyi (Legrand) 1956.

C'est l'espèce la plus originale de la faune française d'Aselles. En effet, son étude morphologique démontre qu'elle ne peut être, ni rattachée au genre Asellus, ni au genre Proasellus, tels qu'ils sont maintenant définis. Par contre, cette forme présente des affinités très nettes avec les espèces nord-américaines du genre Conasellus. Biogéographiquement, Conasellus heilyi se sépare également des Proasellus puisqu'il vit dans les eaux souterraines du Poitou, où il est d'ailleurs très localisé. Mais cette présence dans la partie atlantique de la France témoigne peut-être d'une origine ancestrale commune de cet Aselle européen et des Conasellus nord-américains, comme cela a été avancé par Vandel pour certains Isopodes terrestres.

La faune des Proasellus de France s'est enrichie, au cours de ces dernières années, de plusieurs formes interstitielles intéressantes. Ceci montre que si la liste des espèces épigées ne s'accroît plus, il reste actuellement possible d'en découvrir des représentants hypogés, en particulier des espèces phréatiques. Le milieu interstitiel demeure encore insuffisamment exploré. Nul doute que si des recherches se développent dans ces types de biotopes, elles permettront de donner une idée plus complète et plus exacte de la faune d'Asellides. En effet, l'intérêt de ces prospections ne se limite pas à la mise en évidence d'espèces nouvelles, mais réside aussi dans l'amélioration des connaissances sur la biogéographie et l'écologie des espèces déjà décrites.

----BIBLIOGRAPHIE----

- CHAPPUIS, P.A. (1949) - Les Asellides d'Europe et pays limitrophes. Arch. Zool. exp. gén., Paris, 86, p. 78-94.
- HENRY, J.-P. et MAGNIEZ, G. (1968) - Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. C.R. Acad. Sci. Paris, 267, p. 87-89.
- HENRY, J.-P. et MAGNIEZ, G. (1969) - Contribution à la systématique des Asellides. (En préparation).
- ROUCH, R., JUBERTHIE-JUPEAU L. et JUBERTHIE C. (1968) - Essai d'étude du peuplement de la zone noyée d'un karst. Ann. Spéol., Paris, 23, p. 717-733.

Protozoaires des Biotopes souterrains de Belgique

FRANCOIS DELHEZ (Laboratoire souterrain de Ramioul (Les chercheurs de la Wallonie). Centre Y.M.C.A. de Recherches et d'Entraînement Spéléologique (C.Y.R.E.S.))

et

DIDIER CHARDEZ (Laboratoire de Zoologie générale (Prof. J. Leclercq) Institut agronomique de l'Etat à Gembloux/Belgique).

Abstract

Our purpose is the survey of Zooflagellad, Ciliated and Thecamoebian Protistas living in the belgian underground. We have prospected 13 stations, in which we took 81 samples of substratum each coming from a different biotope. The stations and the biotopes are described. We recognized 38 different kinds, two of them where new varieties.

Le travail que j'ai l'honneur de vous présenter, consiste en un recensement des Protozoaires que nous avons rencontrés dans divers microbiotopes cavernicoles de la Belgique.

La présence de protistes libres dans le domaine souterrain est connue depuis longtemps. Déjà, au cours des années 1860-1862, Ehrenberg signalait des animaux unicellulaires dans les bassins aquifères de certaines grottes. Cet auteur présumait que ces faunules devaient servir de nourriture aux batraciens urodèles, notamment le Protée.

En 1879, Joseph consacre deux notes relatives à la présence d'Infusoires dans des eaux de grotte en Yougoslavie. Depuis, les observations se sont multipliées et nous savons que les eaux souterraines renferment des Protistes qui appartiennent généralement à des formes banales des eaux superficielles ou de l'humus des sols. Ces animaux sont introduit sous terre; directement par les chanteurs, ou par les eaux météoriques qui s'infiltrent dans les bancs calcaires en entraînant des protozoaires arrachés au substrat pédologique.

La petite taille de ces individus leur permet de franchir les réseaux de fissures (failles, diaclases, joints de stratifications) qui caractérisent la texture des massifs karstiques.

Le rôle des Protistes dans les biocoénoses cavernicoles semble considérable. Ils se nourrissent des débris organiques qui sont présents dans les eaux hypogées et les nappes d'argile, ainsi que des éléments de la microflore et ses métabolites qui vivent dans les limons et les argiles souterrains. Les populations protistologiques contribuent ainsi à l'enrichissement des limons en éléments nutritifs vivants ou morts, qui seront mis à profit par les limivores cavernicoles.

On pourrait donc les considérer comme le maillon indispensable dans les chaînes trophiques du domaine souterrain qui se situerait entre les bactéries et les métazoaires de petite taille.

Dans la plupart des cas, ces faunules ne peuvent être tenues pour réellement cavernicoles; cependant certaines formes semblent s'adapter au milieu hypogé et s'y multiplier. La composition et l'écologie des populations protistologiques souterraines étant malgré tout assez mal connues, nous avons entrepris une étude systématique des différents microbiotopes souterrains susceptibles de contenir des Protozoaires, dans 13 grottes de Belgique.

Ce travail préliminaire, nous permettra d'effectuer ultérieurement des études plus poussées, notamment des élevages en laboratoire souterrain.

Contenu faunistique et répartition des espèces

Sur un total de 93 échantillons de substrat nous avons recensés 38 espèces différentes qui se répartissent comme suit :

Zooflagellés : 7

Rhizopodes testacés (c'est-à-dire les Thecamoebiens) : 14

Ciliés : 17

1) La première catégorie de microbiotope que nous avons prospecté, se sont les argiles plastiques racisées à la surface de bancs et à l'abri des inondations et des contaminations directes.

12 Prélèvements, dont 11 étaient stériles. L'unique échantillon positif contenait, Trois espèces de Thecamoebiens. Une seule espèce de Zooflagellés.

Ciliés néant.

2) Argiles fluides prélevées sur les parois.

8 Prélèvements, dont 4 étaient stériles. Sur l'ensemble des 4 échantillons restant, nous avons déterminés.

Thécamoebiens : 2 espèces.

Ciliés : 3 espèces.

Zooflagellés : néant.

3) Argile souillée de guano.

3 Echantillons, dont 1 négatif et 2 positifs.

Thécamoebiens : 3 espèces.

Ciliés : 1 espèce.

Zooflagellés : néant.

4) Alluvion sec formé de sable et de fin gravier. Il s'agit ici de cours d'eau fossiles. Un échantillon fut recueilli dans 3 grottes différentes. Tous trois ne contenaient pas de Protiste. C'est d'ailleurs le seul microbiotope complètement azéique que nous avons rencontrés.

5) Fragments de mondmilch prélevés sur paroi. A notre étonnement, les dépôts mondmilchiens hydratés se sont révélés des microbiotopes très intéressants.

En effet, l'analyse des 4 échantillons fut positive.

Thécamoebiens : 3 espèces.

Ciliés : néant.

Zooflagellés : 4 espèces.

6) Gouttes d'eau recueillies à l'extrémité des stalactites.

Sur 7 échantillons examinés un seul était stérile, cependant, les 6 positifs ne contenaient que des Zooflagellés totalisant 4 espèces.

7) Eau limoneuse prélevée sur le fen des cours d'eau endogènes et des lacs.

5 échantillons négatifs et 5 positifs.

Thécamoebiens : 5 espèces,

Dont deux espèces sont des formes nouvelles, qui actuellement, ne sont connues que du milieu souterrain. Les diagnostics seront publiés aux Annales de Spéléologie.

Ciliés : 1 espèce.

Zooflagellés : 2 espèces.

8) Eau limoneuse recueillie dans des rivières souterraines d'origine exogène.

Il était intéressant de pouvoir comparer les faunes des cours d'eau à circulation interne et celles des rivières qui pénètrent sous terre par un chapeir et qui, généralement, ne sont pas filtrées. Comme il fallait s'y attendre, les populations protistologiques y sont beaucoup plus riches et des espèces jamais rencontrées dans les autres biotopes souterrains y figurent en nombre. Les 7 échantillons examinés étaient positifs.

Thécamoebiens : 2 espèces.

Ciliés : 7 espèces.

Zooflagellés : 3 espèces.

9) Eau stagnante prélevée dans les gours et les flaques.

Sur 24 échantillons examinés, seul 7 étaient stériles. Pour l'ensemble des 17 échantillons restants, les trois groupes sont représentés.

Thécamoebiens : 2 espèces.

Ciliés : 6 espèces.

Zooflagellés 3 4 espèces.

10) Les très vieux bolsages.

Trois échantillons furent choisis sur des débris végétaux ligneux dont l'état de décomposition avancé dénotait un séjour prolongé dans les cavités. Les deux fragments de bois sec étaient négatifs. Le troisième, spongieux et très humide contenait.

Thécamoebiens : 5 espèces.

Ciliés : néant.

Zooflagellés 0 1 espèce.

11) En dernier lieu, nous avons examiné de l'eau retenue par les mousses vertes, qui croissent dans la halo lumineuse des lampes de la grotte touristique de Remouchamps. Nous y avons trouvé.

Thécamoebiens : 1 espèce.

Ciliés : néant.

Zooflagellés : 1 espèce.

Classification systématique des espèces rencontrées

Sub-Phylum SARCOMASTIGOPHORA

Super-Classe MASTIGOPHORA

Classe ZOOMASTIGOPHOREA

Ordre KINETOPLASTIDA

Sub-ordre BODONINA

Famille BODONIDAE

Bodo celer Klebs

Bodo fusiformis Stecker

Bodo variabilis Stecker

Bodo edax Klebs

Famille OICOMONADIDAE

Oicomonas thermes Kent

Oicomonas mutabilis Kent

Famille MONADIDAE

Monas elongata Stecker

Super-Classe SARCODINA

Classe RHIZOPODEA

Sub-Classe LOBOSIA

Ordre TESTACEALOBOSA

Famille DIFFLUGIIDAE

Diffugia curvicaulis v. *trogledita* var. nov.

Famille CENTROPYXIDAE

Centropyxis minuta Deflandre

Centropyxis aereophila Deflandre

Centropyxis aereophila v. *sphagnicola* Deflandre

Centropyxis aereophila v. *minuta* Chardez

Centropyxis cassis Wallich

Famille PLAGIOPYXIDAE

Plagiopyxis callida Penard

Sub-Classe FILOSA

Ordre TESTACEAFILOSA

Famille EUGLYPHIDAE

Euglypha Toëvis Perty

Trinema lineare Penard

Tracheleuglypha acella Bonnet et Thomas

Tracheleuglypha acella v. *elongata* var. nov. Delhez et Chardez

Famille CYPHODERIDAE

Cyphoderia ampulla (Ehrenberg) Leidy

Sub-Classe GRANULORETICULOSA

Ordre TESTACEARETICULOSA

Famille

Phryganella acrepedia (Hertwig et Lesser) Hopkinsen

Phryganella acrepedia v. *Penardi* Declaire

Sub-Phylum CILIOPHORA

- Classe CILIATA
 Sous-Classe HOLOTRICHIA
 Ordre GYMNOSTOMATIDA
 Sous-Ordre RHABDOPOJORINA
 Famille ENCHELYIDAE
Lacrymaria cirrifera Penard
 Famille AMPHILEPTIDAE
Lionetus fasciolata (Ehrenberg)
 Ordre TRICHOSTOMATIDA
 Famille COLPODIDAE
Colpoda steini Maupas
Colpoda maupasi Enriques
Colpoda cucullus O.F.M.
 Ordre HYMENOSTOMATIDA
 Sous-Ordre TETRAHYMENINA
 Famille URONEMATIDAE
Uronema elegans Ehrenberg
 Famille TETRAHYMENIDAE
Saprophilus oviformis Kahl
 Sous-Ordre PENICULA
 Famille FRONTONIIDAE
Glaucoma pyriformis Schewiakoff
Glaucoma stesa Schewiakoff
Glaucoma scintillans Ehrenberg
 Famille CINETOCHILIDAE
Cinetochilum impatiens Penard
 Sous-Ordre PLEURONEMATINA
 Famille PLEURONEMATIDAE
Cyclidium versatilis Penard
Cyclidium elongatum Schewiakoff
Cyclidium gemmuliferum Penard
 Sous-Classe SPIROTRICHA
 Ordre OLIGOTRICHIDA
 Famille HALTERIDAE
Halteria grandinella O.F.M. Dujardin
 Ordre HYPOTRICHIDA
 Famille PLEUOTRICHIDAE
Gonostomum affine (Stein) Kahl
Opistotricha terrestris Horvath

Ces premiers résultats sont encourageants. Ils nous permettent d'affirmer l'existence de faunules protistologiques dans divers biotopes souterrains.

Sur l'ensemble du territoire belge, d'après D. Chandez, environ 200 espèces de protistes sont connus dans les milieux épigés. Une trentaine se retrouvent régulièrement dans les cavités, aux endroits relativement bien protégés des pollutions extérieures. Cela laisse supposer que ces animaux vivent et se reproduisent dans ces milieux. Certains sont ubiquistes et peu exigeants. D'autres présentent un certain degré d'adaptation.

Parmi les substrats solides et minéraux, ce sont les sédiments argileux fermes qui sont les plus pauvres en Protozoaires.

Par contre, les dépôts mendilchiens se sont révélés extrêmement intéressants, certains échantillons renfermaient jusqu'à 5 espèces différentes.

Pratiquement tous les biotopes aquatiques contiennent des protistes. A noter que les deux formes nouvelles proviennent de cours d'eau à circulation interne.

Diffugia curvicolis troglodyta fut trouvé à plusieurs reprises à la grotte St. Anne à Tilly dans un vaste gouf limoneux alimenté en permanence par un filet d'eau qui sourd d'une fente rocheuse.

Tracheleuglypha acella elongata provient d'un ruisseau souterrain qui parcourt une galerie artificielle creusée dans le schiste houiller.

Nous concluons provisoirement en ajoutant que la majorité des espèces considérées sont bactériophages ou se nourrissent par Pinocytose.

Les caractères les plus remarquables sont : la taille réduite, le polymorphisme et l'absence d'ornementation chez les Thécambiens, ce dernier trait étant propre aux Thécambiens endogés.

Des élevages de populations pures en laboratoire souterrain permettront des observations suivies sur la biologie et l'écologie des Protozoaires souterrains.

Elles nous montreront quelles sont les espèces totalement adaptées à ce type de biotope particulier.

Recherches sur l'Ecologie du Bathysciinae Troglobionte Pholeuon
proserpinae glaciale, Jeannel

GHEORGHE RACOVIȚĂ (Institut de Spéléologie de Cluj/Roumanie)

Résumé

L'étude écologique de Pholeuon proserpinae glaciale met en évidence l'influence que la température peut avoir sur la répartition et l'activité de cette espèce, ainsi que les principales caractéristiques de sa dynamique annuelle.

La bathysciinae Pholeuon proserpinae glaciale Jeann. est une sous-espèce endémique pour le plateau karstique de Scărișoara (Carpathes Occidentales - Roumanie). Elle a été décrite par René JEANNEL en 1923, de la grotte Ghețarul de la Scărișoara mais elle a été signalée aussi dans les autres grottes avoisinantes à savoir la grotte de Pojarul Poliiței, Huda de la Poliița, Hoancele Căldărilor et Ghețarul de sub Zgurăști (R. JEANNEL, 1923, V. DECU, 1962-1963).

La présence de ce coléoptère dans la grotte Ghețarul de la Scărișoara, grotte qui abrite un bloc de glace sous-fossile d'environ 75.000 mc et qui comprend des salles dont la température ne s'élève qu'à peine à +1,0°C, a mené à la conclusion que le Pholeuon peut être considéré comme un exemple typique pour le caractère relatif de la sténothermie des animaux cavernicoles (R. JEANNEL, 1943). Cette opinion a pu être justifiée jusqu'en 1947, quand ont été découvertes les parties profondes de la grotte, non glacières et qui représentent l'habitat caractéristique de Pholeuon proserpinae glaciale. A partir de cette date, on sait que la glacière de Scărișoara est constituée par deux zones assez bien délimitées: une première zone glacée, qui est la plus proche de la surface et dont la température moyenne varie au cours de l'année entre +1,0 et -7,0°C et une deuxième zone, dépourvue de glace, où la température est plus ou moins constante et comprise entre +2,0 et +5,0°C (fig.1). L'existence de cette deuxième zone, profonde et relativement chaude, est due certainement au gradient géothermique, qui s'oppose à l'action refroidissante du bloc de glace.

On a pu établir (G. RACOVIȚĂ, 1965) que les Pholeuon ne vivent que dans les salles dont la température reste toujours positive et on ne les rencontre que tout à fait exceptionnellement dans les parties glacées. Il est facile de constater que tout appât installé dans un endroit où la température est inférieure à 0°C n'attire aucun Pholeuon, tandis que les insectes pullulent autour des appâts placés dans les zones chaudes de la grotte. D'autre part, les appâts placés dans le secteur de transition entre la zone glacée et la zone chaude, c'est-à-dire dans un point où la température est négative en hiver et positive en été, sont visités par les coléoptères seulement après l'augmentation de la température au-dessus de 0°C et abandonnés dès que la glace commence à se former.

En ajoutant à ces données le fait que la température optimale de Pholeuon proserpinae glaciale a été établie par voie expérimentale (M. SERBAN, R. DĂHR, 1968) à 4,3 - 4,8°C, on arrive bien à la conclusion qu'on ne peut pas considérer le Pholeuon comme une espèce capable de vivre à de très basses températures.

Mais il en résulte un autre fait, dont l'importance est considérable. Dans la grotte glacière de Scărișoara, la répartition de Pholeuon est limitée justement par la présence de la glace. On a donc la possibilité de suivre le comportement naturel de cet insecte au seuil inférieur de la température, et les résultats obtenus prouvent bien que ce problème n'est pas à négliger.

Le principal but des recherches qui ont été poursuivies sur la population troglobie de Pholeuon proserpinae glaciale dans la grotte de Scărișoara pendant les cinq dernières années (1963-1968), a été celui d'établir l'existence ou l'inexistence d'une périodicité à caractère saisonnier dans l'activité de ce coléoptère. Pour cela, deux stations permanentes ont été installées dans la grotte. Il s'agit de deux boîtes Petri, dont le fond a été garni de quelques croûtes stalagmitiques et dans lesquelles on a placé des appâts. Ces stations ont été visitées mensuellement, en effectuant chaque fois le comptage des coléoptères attirés par la nourriture.

Les nombres d'individus ainsi obtenus peuvent être considérés comme des échantillons statistiques représentatifs pour la population entière de la grotte. En effet, ils sont soumis aux mêmes fluctuations qui se manifestent au niveau de celle-ci, d'autant plus que tous les exemplaires trouvés ont été laissés en liberté après chaque comptage.

La première de ces stations a été installée dans la partie chaude de la grotte, dans la Galerie Coman; la seconde a été placée dans la Petite Réserve, dans un endroit où la température varie au cours de l'année autour de 0°C (fig.1). Pendant la dernière année d'observations, 50p.100 des individus trouvés mensuellement ont été amenés au laboratoire, pour pouvoir effectuer le plus correctement possible l'analyse des sexes et des âges.

Les résultats obtenus montrent, en premier lieu, une variation périodique du nombre d'insectes dans chacune des deux stations (fig.2 et 4). Mais les différences entre celles-ci sont remarquables.

A la station II, il y a une relation visible entre la présence des Pholeuons et la température (fig.4 et 5). Comme nous l'avons déjà dit, les coléoptères apparaissent seulement après l'augmentation de la température au-dessus de 0°C, plus précisément

après que celle-ci dépasse $0,4^{\circ}\text{C}$, et disparaissent aussitôt que la température s'abaisse au-dessous de cette valeur. Il est tout de même évident que la relation entre la température et le nombre d'insectes n'est pas absolue, de sorte qu'on ne peut pas parler d'une corrélation, dans le sens statistique du terme. En effet, les Pholeuons commencent à se rassembler autour de l'appât dès que la température est positive et ils s'en éloignent progressivement quand elle s'abaisse. Pour cette raison, on arrive à trouver exceptionnellement des coléoptères à $0,0^{\circ}\text{C}$ et de n'en pas trouver à $0,6^{\circ}\text{C}$, valeur de température correspondant au nombre le plus grand d'insectes. Généralement, les nombres enregistrés augmentent à partir du mois d'avril, pour atteindre un maximum au mois de juillet et s'abaissent ensuite jusqu'à la fin de l'année, quoique la température reste plus longtemps constante (fig.5). On va revenir plus tard sur la signification de cette dernière discordance. Mais il faut encore ajouter que l'activité des animaux est moindre chaque fois qu'on les trouve à des températures plus basses que la moyenne ($0,6^{\circ}\text{C}$).

À la station I, au contraire, on ne peut constater aucune relation entre la température (qui reste plus ou moins constante autour de $4,0^{\circ}\text{C}$) et le nombre d'individus. Celui-ci est soumis tout de même à une variation à caractère nettement saisonnier, qui se traduit par un abaissement progressif pendant les mois d'automne, suivi immédiatement par une brusque augmentation. Les différences entre les minimax et les maximax peuvent dépasser 300 individus (fig.2 et 3).

Cette variation saisonnière pourrait être liée à l'existence d'un cycle de reproduction, qui doit avoir au moins un caractère écologique. La modification du nombre d'individus, signe d'un changement dans l'activité de la population troglobie, correspondrait donc à un maximum saisonnier de la reproduction, tel que R. JEANNEL (1943) l'a déjà imaginé. En effet, la diminution du nombre d'individus en octobre-décembre peut être le signe de la retraite des insectes dans le réseau de fentes, où a lieu la reproduction, et correspond à la période humide, tandis que l'augmentation de ce nombre marque le retour des insectes dans l'espace large de la grotte.

Outre la variation du nombre global d'individus, plusieurs autres faits s'ajoutent à cette interprétation.

En premier lieu, le pourcentage des jeunes, qui varie habituellement entre 10 et 25%, change d'une manière significative ($\chi^2 = 37,5$, $P < 0,1$ pour D.L. = 6) pendant les mois d'octobre-décembre, quand il arrive à 59%. Il ne s'agit pas d'une augmentation du nombre d'individus immatures, mais bien d'une réduction du nombre d'individus matures, retirés pour la reproduction.

D'autre part, la proportion des sexes ne change pas significativement au cours de l'année ($\chi^2 = 9,98$, $10^{\circ} < P < 30$ pour D.L. = 7), mais reste en moyenne à 76% de femelles et de 14% de mâles, ce qui signifie que les variations du nombre global d'individus ne sont pas le résultat d'un comportement différent des deux sexes.

Enfin, on ne peut pas admettre que les oscillations du nombre d'insectes enregistrées à la station I soient dues aux variations de la température dans l'ensemble de la grotte. On sait aujourd'hui exactement que la zone glaciaire souterraine subit une extension pendant l'hiver et une réduction pendant l'été, mouvement qui détermine une variation inverse de l'aire de répartition du Pholeuon. On pourra donc supposer qu'il se produit une concentration de la population dans les zones chaudes de la grotte pendant l'hiver et une raréfaction de celle-ci pendant l'été, phénomène qui se traduira par des modifications adéquates dans le nombre d'individus enregistrés périodiquement à une station quelconque. Mais ces oscillations de la zone glacée sont extrêmement faibles par rapport à la zone chaude et, en tout cas, elles sont loin d'avoir une fluctuation saisonnière comparable à celle des coléoptères (Gh. RACOVITĂ (1967)).

En ce sens, le fait qu'à la station II on constate, comme nous l'avons vu, une réduction du nombre d'exemplaires vers l'automne quoique la température reste constante (fig.5), apparaît comme très significatif. En effet, dès que la température cesse d'être un facteur déterminant, le comportement des insectes montre une tendance parfaitement comparable à ce qu'il se passe à la station I, où l'influence de la température est nulle. Comme suite, on doit attirer spécialement l'attention sur le fait que le comportement des cavernicoles n'est pas le même en n'importe quel point d'une grotte. À la station II, par exemple, la dynamique habituelle des coléoptères est fortement perturbée par l'influence de la température, dont les fluctuations dépassent les limites d'activité de l'espèce.

Deux autres éléments concernant la courbe des variations de la population enregistrées à la première station doivent être mentionnés.

Outre les modifications saisonnières, cette courbe présente un caractère en "dents de scie" (fig.2), dont on ne peut pas préciser la signification exacte. Mais il faut retenir le fait que de telles courbes sont spécifiques aussi pour la dynamique d'autres populations troglobies; on les constate chez certaines espèces d'Aphaenops (M. CABIDOCHÉ, 1966), chez Niphargus o. virei (R. GINET, 1960), chez Acanthocyclops kieferi (C. PLEȘA, 1967), donc chez des formes cavernicoles extrêmement diverses. Elles ne représentent pas un cas unique et paraissent indiquer une variation indépendante de toute action orientée d'un facteur quelconque.

D'autre part, la tendance de longue durée, calculée d'après M. STEINBACH (1961) pour les données obtenues à la première station (fig.2), montre que la population se trouve en progression constante, à cause de la présence permanente de la nourriture. Mais cette augmentation cesse nettement après le prélèvement de 50 p.100 des échantillons, ce qui démontre que la récolte systématique d'animaux d'une grotte est très dangereuse; elle peut être tout de même entreprise lorsqu'on est sûr de la présence d'un "fond faunistique" suffisamment élevé.

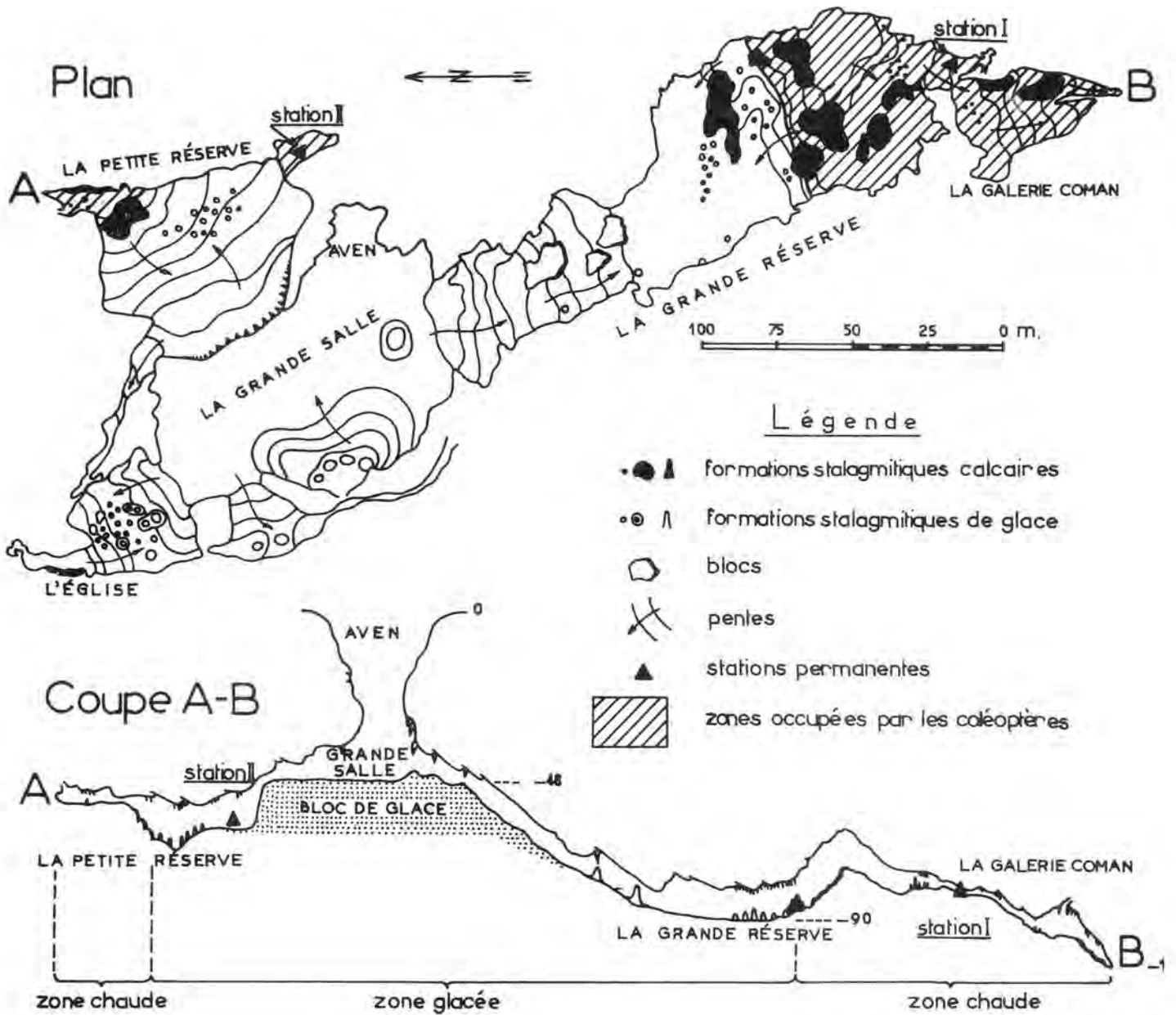


Fig.1 Plan et coupe de la grotte Ghetarul de la Scărișoara, avec l'aire de répartition de Pholeuon proserpinae glaciale et l'emplacement des stations souterraines.

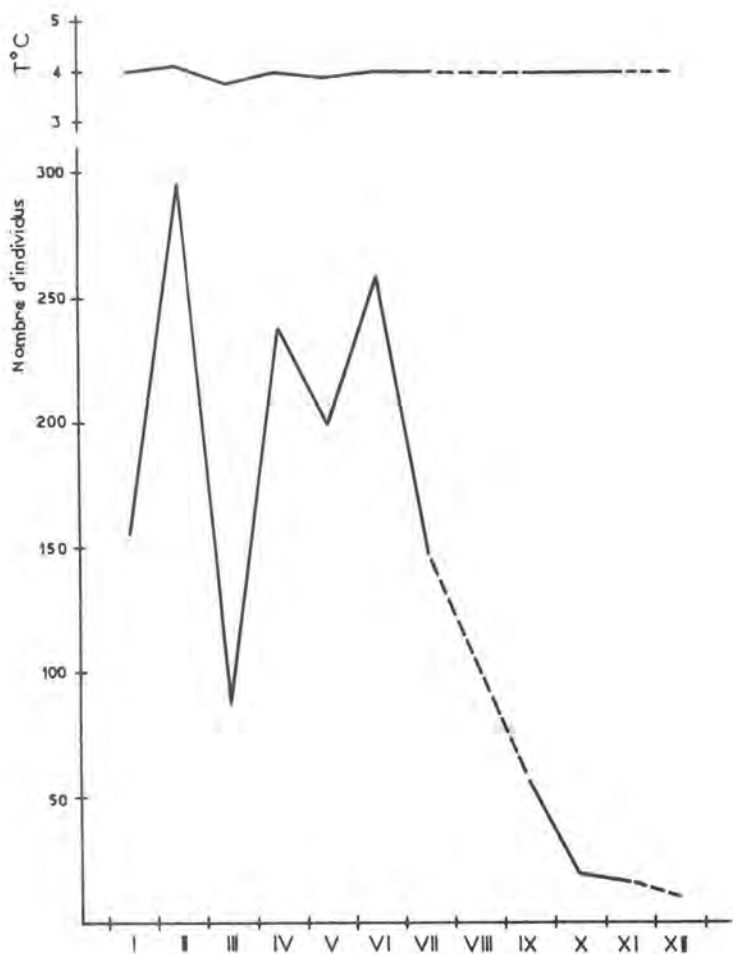
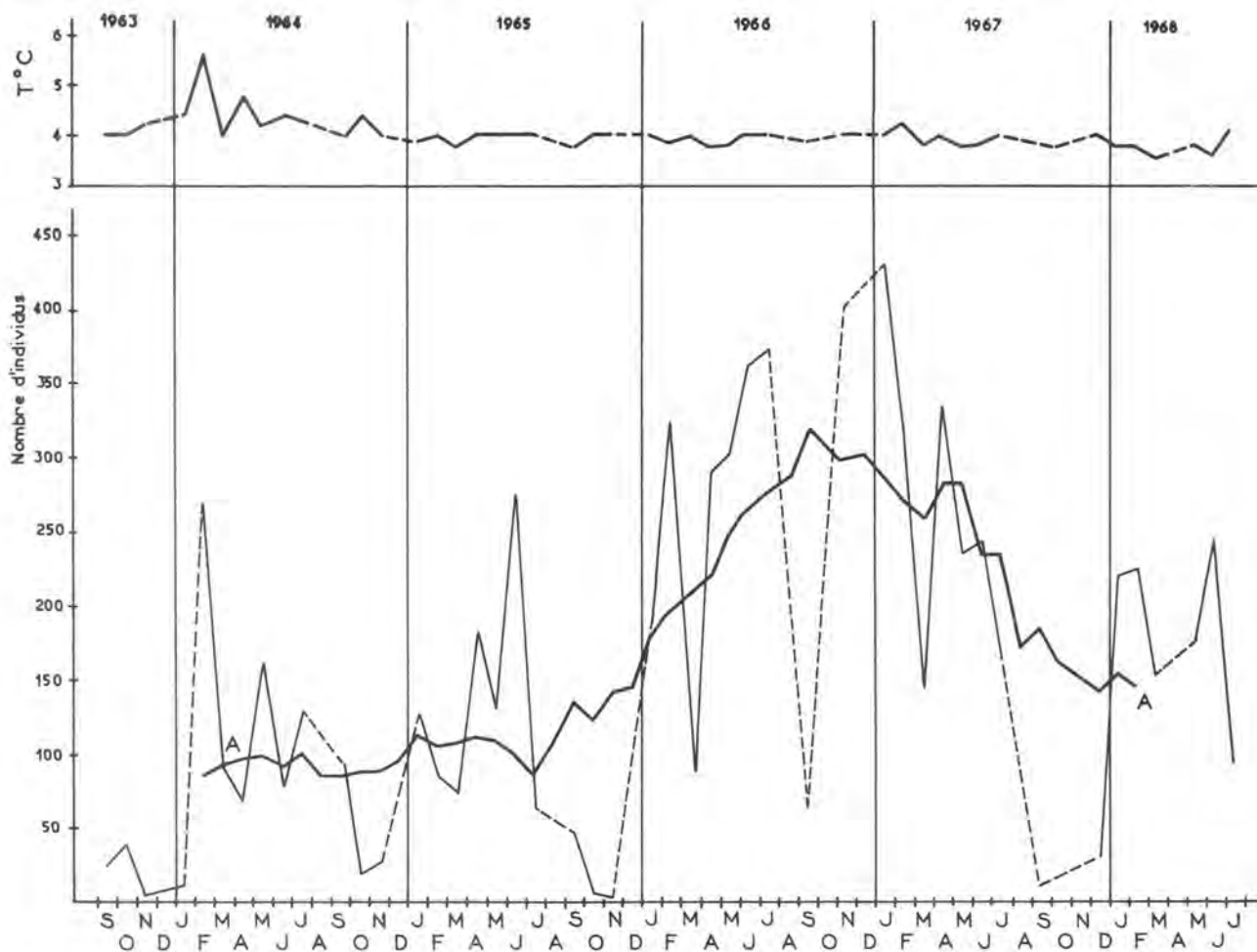


Fig.2 Variation de la population de *Ph.p.glaciale* (en bas) et de la température (en haut) à la station I; A = tendance de longue durée.

Fig.3 Variation moyenne annuelle de la population et de la température à la station I.

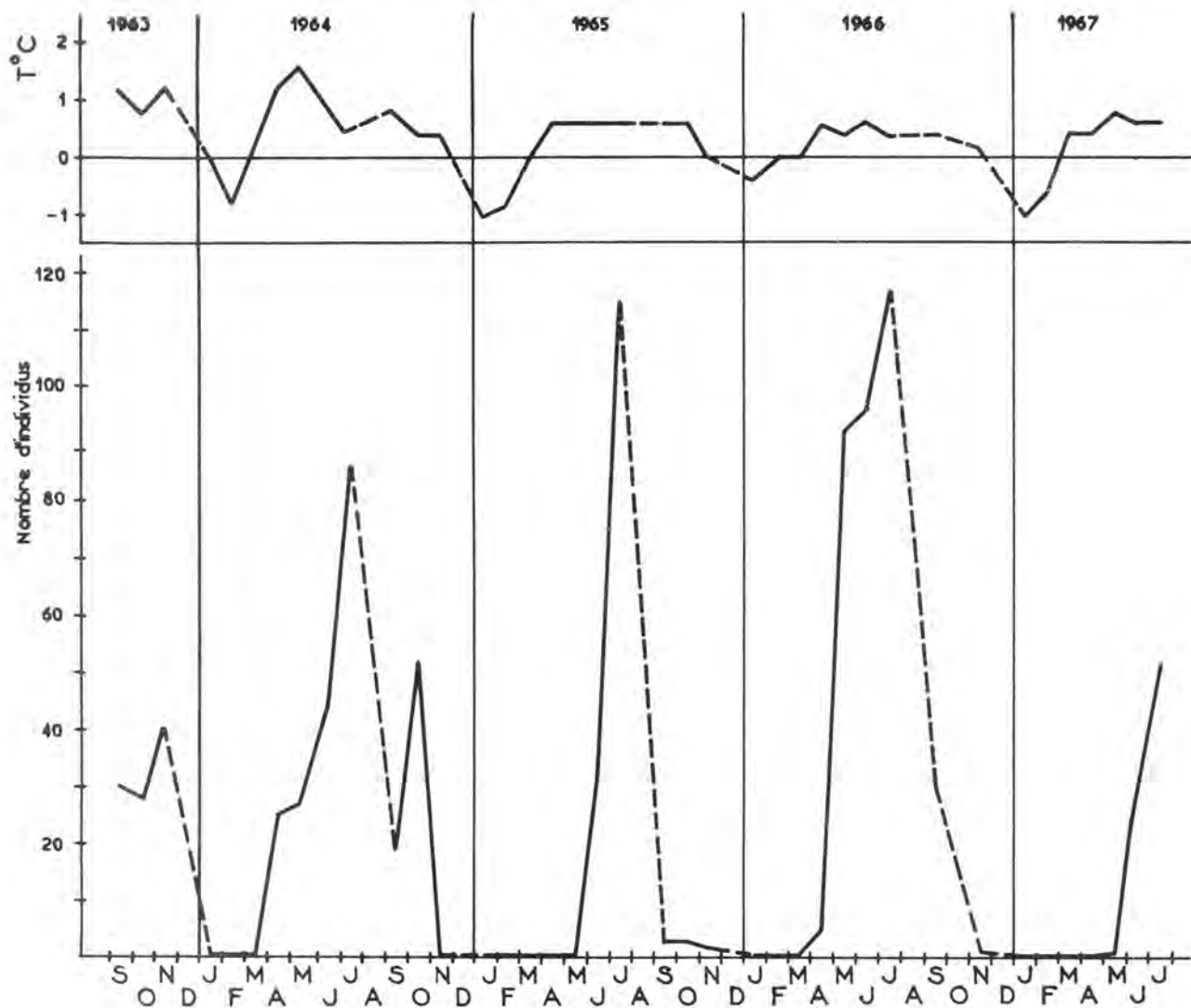
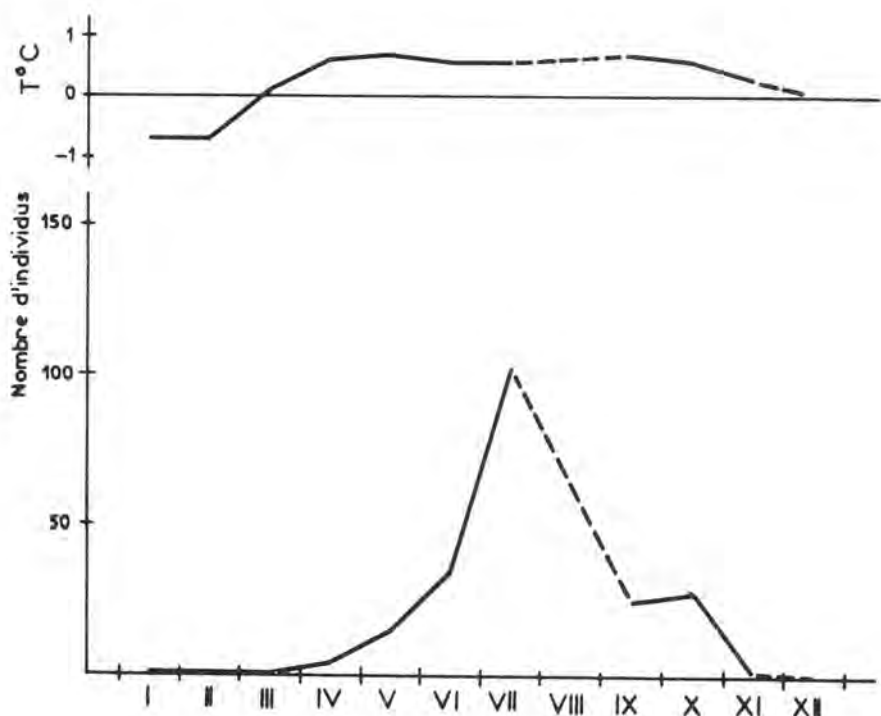


Fig.4 Variation de la population de *Ph.p.glaciale* (en bas) et de la température (en haut) à la station II.

Fig.5 Variation moyenne annuelle de la population et de la température à la station II.



L'estimation de ce "fond" est assez facile quand on fait des observations périodiques sur la faune d'une grotte. Le nombre d'individus constaté habituellement après une certaine période de temps constitue un bon indice. Il peut être complété en effectuant des expériences de marquage sur les insectes rassemblés autour d'un appât. Principalement, comme M. CABIDOCHÉ (1966) l'a aussi constaté, le nombre d'insectes marqués qu'on retrouve après une telle expérience est extrêmement faible. Ainsi, les résultats obtenus à la station I, après trois expériences de marquage sont les suivants : de 100 individus marqués en juillet 1965, on n'a retrouvé que 2 en septembre, 2 en février 1966, 1 en mars, 1 en avril, 2 en mai, 1 en juin et 1 en juillet 1967; de 150 individus marqués en février 1966, on a retrouvé 2 en mars, 3 en avril, 4 en mai, 4 en juin, 2 en juillet, 1 en novembre et 1 en janvier 1967; enfin, de 100 individus marqués en juin 1967, on n'a retrouvé que 8 après seulement 24 heures et 1 en juillet. On a pu même observer quelques Pholeuons marqués sur un appât placé provisoirement à environ 50 m de la station, événement dont la probabilité, compte tenu des résultats enregistrés à cette station, est extrêmement faible.

En conséquence, les échanges entre la micropopulation réalisée par les stations permanentes et la population de la grotte sont très importants, ce qui augmente la valeur statistique des échantillons ainsi obtenus.

Les nouvelles données que nous venons de présenter sur le Pholeuon proserpinae glaciale de la grotte Ghețarul de la Scărișoara s'ajoutent donc à celles, malheureusement encore très pauvres, concernant l'écologie de la faune souterraine et, surtout, la reproduction de celle-ci. Le fait que ce bathysciinae présente une variation saisonnière dans sa reproduction nous apparaît clairement. Par manque d'observations effectuées sur des insectes élevés au laboratoire ou dans la grotte, on ne peut pas préciser si cette variation est la suite de l'existence d'une période de reproduction, ou seulement d'un maximum saisonnier (A. VANDEL, 1964). Mais la façon dont ce problème doit être envisagé n'est pas tellement compliquée. En effet, on connaît bien que le caractère hétéroger de la faune cavernicole se manifeste, entre autre, par une série entière d'étapes d'adaptation à la vie cavernicole; on le voit dans l'atrophie de l'appareil visuel, dans la contraction du cycle évolutif des coléoptères, etc. On pourra donc supposer que de telles étapes existent aussi en ce qui concerne le caractère périodique de la reproduction. Il est donc inutile de chercher à démontrer à tout prix que la faune cavernicole a perdu ou non sa périodicité reproductive, car il peut y avoir des espèces qui ont gardé une période de reproduction, d'autres qui ne présentent qu'un ou plusieurs maximums et, enfin, d'autres qui ont perdu toute trace de périodicité dans leur activité. Un nombre plus grand d'observations et de recherches sur ce sujet vont sûrement résoudre le problème.

BIBLIOGRAPHIE

- CABIDOCHÉ M. -1963-Observation sur une population troglobie (Gouffre Lépineux ou de la Pierre-Saint-Martin). Spelunca (4^e série), Mémoires, nr. 3, p. 165-169
- CABIDOCHÉ M. -1966-Contributions à la connaissance de l'écologie des Trechiniens cavernicoles pyrénéens. Thèse de Doctorat à l'Université de Toulouse
- DECU V. -1962-1963- Originea și răspîndirea coleopterelelor troglobii Bathysciinae (Catopidae) și Trechinae (Trechidae) din peșterile României în concepția lui Jeannel. Lucr. Inst. de Speol. "E. Racovița", t. I-II.
- DELEURANCE S. -1958- Biologie et morphologie larvaire d'Isereus serullazi F., Isereus colasi Bon. et Cytodromus dapsolis Des. Ab. C. R. Acad. Sc., t. 246, p. 3286-3287.
- DELEURANCE S. -1958- La contraction du cycle évolutif des Coléoptères Bathysciinae et Trechinae au milieu souterrain. C. R. Acad. Sc., t. 247, p. 752-753
- DELEURANCE S. -1959- Contribution à l'étude des Coléoptères troglobies. Ann. de Spéol., t. 14, Nr. 1-2, p. 101-110
- DELEURANCE S. -1963- Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. Ann. des Sc. Nat. Zool. 12^{ème} série, t. V, fasc. 1, p. 1-172
- DELEURANCE S. -1964- L'absence du cycle saisonnier de reproduction chez les Insectes Coléoptères troglobies (Bathysciinae et Trechinae). C. R. Acad. Sc., t. 258, p. 5995-5997
- GINET R. -1960- Ecologie, éthologie et biologie de Niphargus (Amphipodes Gammaridés hypogés), Ann. de Spéol., t. XV, fasc. 1 et 2
- JEANNEL R. -1923- Etude préliminaire des Coléoptères aveugles du Bihor. Bull. Soc. Sc. Cluj, t. 1, fasc. 3
- JEANNEL R. -1943- Les fossiles vivantes des cavernes. Avenir de la Science, N. S. 1, Ed. Gallimard, Paris
- PLESA C. -1967- Recherches sur la périodicité de reproduction chez les cavernicoles. Spelunca Mémoires, nr. 5, p. 295-299
- RACOVITA E. G. -1907- Essai sur les problèmes biospéologiques. Arch. Zool. Exp. Gén., 4^e série, t. 6, pp. 371-488
- RACOVITA E. G. -1927- Observations sur la glacière naturelle dite "Ghețarul de la Scărișoara". Bull. Soc. Sc. Cluj, t. III
- RACOVITA E. G. -1965- Date privind ecologia coleopterului troglobiant Pholeuon proserpinae glaciale Jeannel din Ghețarul de la Scărișoara. Lucr. Inst. Speol. "E. Racovița", t. IV, p. 133-139
- RACOVITA E. G. -1967- Nouvelles contributions à l'étude du topoclimat de la grotte "Ghețarul de la Scărișoara", Ann. de Spéol., t. XXII fasc. 4, p. 757-786
- STEINBACH M. -1961- Prelucrarea statistica în medicină și biologie. Ed. Acad. R. P. R., București
- S ERBAN M. COMAN D- GIVULEȘCO R. -1948- Découvertes récentes et observations sur la glacière naturelle dite "Ghețarul de la Scărișoara". Bull. Soc. Sc. Cluj, t. X
- VANDEL A. -1964- Biospéologie. La biologie des Animaux Cavernicoles Ed. Gauthier-Villars, Paris

La biospeleología en España. Resumen histórico

F. ESPAÑOL y O. ESCOLÀ (Museo de Zoología de Barcelona / España)

Resumé.

L'exploration biologique des grottes de l'Espagne, commencée il y a plus d'un siècle, s'est continuée jusqu'à nos jours et suppose une importante contribution à la connaissance des cavernicoles méditerranéens; malheureusement ces recherches restent peu connues. Voici une des raisons pour lesquelles on a estimé utile de jeter un regard en arrière et de suivre le développement de la biospéologie espagnole que l'on a divisé en trois périodes. Dans chacune de ces périodes on s'occupe des auteurs qui ont travaillé sur les divers groupes d'animaux cavernicoles ainsi que des principales étapes d'exploration. Il faut rendre hommage aux nombreux spéléologues qui ont fait possibles les importantes découvertes des dernières années et qui permettront la publication dans l'avenir du catalogue de la faune cavernicole de l'Espagne.

Introducción.

Aunque en menor escala que otros países europeos España ha contribuido, lo mismo en la labor de exploración que en la del estudio del material recogido, en el notable desarrollo adquirido por la Biospeleología en lo que va de siglo. Pero por tratarse de una labor callada y con escasa proyección internacional, tales actividades siguen poco conocidas en los medios científicos de allende nuestras fronteras. Por ello creemos útil aprovechar la oportunidad que nos brinda el presente Congreso para hablar de la Biospeleología española, sin olvidar a cuantos colegas extranjeros han trabajado y siguen trabajando en el estudio faunístico del karst español.

No pretendemos con esta nota analizar el desarrollo de la Biospeleología de manera crítica, sino simplemente elaborar una relación de base, convencidos del interés que ha de tener un posterior estudio de este desarrollo.

La base de este trabajo ha sido la construcción de un primer fichero de las publicaciones nacionales y extranjeras sobre biospeleología española. En él hemos reunido hasta ahora 430 fichas, que creemos representan una relación muy completa de todo lo publicado. El estudio de este fichero nos ha movido a dividir la evolución de la biospeleología en nuestro país en tres periodos cuyos límites pueden fijarse de manera lógica en la creación de Biospeologica en 1907, y en el final de la guerra civil en 1939. Las publicaciones, como era lógico esperar, se reparten de manera progresiva a lo largo de los tres periodos: hemos recopilado 55 trabajos en el primero, 150 en el segundo y 225 en el tercero, mientras que la duración de cada uno de ellos es de 46, 33 y 30 años respectivamente. En cuanto a la aportación española en cada uno de los citados periodos, puede decirse que en el primero se centró en la labor de Uhagón y Escalera, en el segundo en la de Bolívar, Zaniquiny y Bonet, y en el tercero en la de Balcells y Español.

Primer período . (1861-1907)

Comprendido entre la aparición de las primeras aportaciones y la creación de Biospeologica.

Los primeros datos por nosotros conocidos sobre fauna cavernícola ibérica se remontan a mediados del siglo pasado y concretamente a 1861 en el que L.B. Schaufuss dio la descripción de dos nuevos géneros de sílfidos cavernícolas del norte de España (Quaestus y Quaesticulus). Sucesivas aportaciones de diferentes investigadores extranjeros entre los que destacan E. Simon (Arácnidos), Dollfus (Crustáceos), Fanzago y Verhoeff (Miriapodos), Abeille de Perrin, Piochard de la Brûlerie, Vuillefroy, Dieck, Kiesenwetter, Schaufuss, Kraatz, Crotche y Scharp (Coleópteros) suministraron los primeros datos sobre la fauna cavernícola española.

Entre los españoles Uhagón (1861 a 1893) y M.M. de la Escalera (1898 a 1899) dieron a conocer diferentes representantes de Coleópteros cavernícolas (Catopidae). Por su parte, Pérez Arcas describió el Speocharis cisnerosi, de la famosa cueva del Reguerillo (Madrid). En cuanto a los restantes grupos de artrópodos cavernícolas, siguieron olvidados por nuestros naturalistas y sólo I. Bolívar en sus estudios ortopterológicos se ocupó incidentalmente de nuestra fauna hipogea, describiendo en 1880 el género Dolichopoda y su especie-tipo (D. linderi) frecuente en algunas cavidades de Cataluña. Al margen de nuestra fauna publicó entre otras una nota sobre artrópodos cavernícolas de la Isla de Luzón. Posteriormente, Cazorro y Ruiz, en 1888, publicó dentro de un trabajo más extenso la relación de localidades conocidas de Dolichopoda linderi en Cataluña.

La totalidad de los trabajos publicados en este período consisten en simples descripciones aisladas de formas nuevas, como corresponde a la época y a las primeras etapas de cualquier disciplina. Únicamente un trabajo de Escalera en 1899: "Examen del grupo Bathysciacae de España" representa un intento de síntesis de un grupo de cavernícolas, al que sigue un comentario ecológico general.

Segundo período . (1907-1939)

Desde la creación de Biospeologica hasta el final de la guerra civil española.

Del resumen histórico del primer período se desprende una acusada falta de vinculación entre los investigadores que se interesaron por la fauna cavernícola. Era indispensable sentar unas bases y objetivos generales para poner orden en este campo. Y esto conseguía con la creación en Francia de Biospeologica, vasta empresa para elaborar un proyecto de "Historia natural del dominio subterráneo". Fue precisamente en 1905, en la campaña oceanográfica del Roland a la Baleares cuando E.G. Racovitza descubrió en las Cuevas del Drac un Typhlocirolana que le movió a interesarse por la fauna subterránea. En 1907, fruto de la colaboración iniciada entre Racovitza y Jeannel, aparecía el primer fascículo de Biospeologica. Esta notable empresa aseguró la coordinación entre los especialistas que ya se interesaban por la vida hipogea y despertó el interés de otros.

Entre los numerosos especialistas que Biospeologica consiguió reunir a su alrededor la mayoría estudiaron material cavernícola de la Península Ibérica si bien es cierto que muy pocos efectuaron campañas personalmente en España. Veinte especialistas publicaron datos sobre fauna española en Biospeologica, en este segundo período. Gracias a estas publicaciones completadas con las de otros autores más o menos relacionados con la obra de Racovitza y Jeannel, se inició el estudio metódico de nuestra fauna cavernícola.

Entre los autores extranjeros citaremos los trabajos de Lagarde (hongos) que cita unas Isardia sobre cadáveres de Bathysciinae, J. Maheu (flora) que efectuó algunas campañas en Cataluña y Baleares, A. Borelli (Escorpiones) que describe el macho del Belisarius xambeui, los trabajos de M. Beier y Ellingsen sobre Pseudoscorpiones, Mello Leitao sobre Opiliones de Cataluña, Peyerimhoff que, independientemente de Biospeologica - incluso algo antes - describe dos Koenenia troglobios de Mallorca y Cataluña, Ege (Arácnidos), E. Simon que continúa en Biospeologica su labor sobre Arácnidos iniciada en el período anterior, W.T. Calman, Fage y Monod y Harms, que estudiaron el Munidopsis polymorpha y la fauna de Crustáceos del Jameo del Agua en las Islas Canarias, Chappuis (Copépodos) grupo aún hoy muy poco conocido en España. E.G. Racovitza publica importantes trabajos sobre Isópodos que le permiten obtener conclusiones generales. Brölemann, Ribaut y Verhoeff describen numerosas formas de Miriápodos cavernícolas, Chopard, entre 1915 y 1932, se ocupa de los Ortópteros y describe la segunda especie de Dolichopoda del NE de España (D. bolivari) Bezzi se ocupa de un grupo olvidado por completo en las cavernas hasta entonces: los Dípteros, junto con Falcoz, que estudia algunos Pupíparos parásitos de Quirópteros.

Otros grupos son estudiados en este período por autores extranjeros, pero el que con mucho interesa a mayor número de especialistas es el de los Coleópteros. En efecto, entre los 150 trabajos referentes a estudios especiales sobre fauna cavernícola que hemos catalogado en este período, 92 corresponden a Coleópteros. Entre los autores extranjeros hallamos datos de Breit, Cels, Gaudin, etc., pero el mayor volumen de trabajos corresponde en mucha a Jeannel, que impulsa el conocimiento de los Bathysciinae y Carábidos cavernícolas hasta un nivel sin comparación con el período anterior.

Con el estímulo de las investigaciones de Racovitza-Jeannel y colaboradores, varios zoológicos españoles se sumaron al equipo de Biospeologica. Así en 1911 apareció un primer trabajo de Cándido Bolívar sobre fauna cavernícola de los Montes Cantábricos, al que siguieron otros trabajos del mismo autor referentes a quernatos y especialmente a Coleópteros; en 1917 Zariquiy Alvarez se incorporó a las citadas actividades, dando a conocer en varias de sus publicaciones diferentes Bathysciinae catalanes, si bien el estudio de gran parte del material por él recogido fue confiado al Prof. Jeannel y otros destacados especialistas. Pronto la labor de Zariquiy fue secundada por un pequeño grupo de aficionados catalanes que le acompañaron en el curso de sus exploraciones o le facilitaron material a base de un ingenioso sistema de cebos ideado por dicho Dr. Zariquiy. Años después, en 1925, aparecieron las publicaciones de J.F. Navás sobre Quernatos cavernícolas en las que se describieron diferentes novedades; por su parte Navás, en las mismas fechas publicó una sinopsis de los Quernatos ibéricos. En 1928 se incorporó a tales actividades el Dr. Bonet al que se deben los primeros estudios coronados después por su tesis sobre los "Colémbolos cavernícolas de España". Finalmente Español, que desde 1923 se había incorporado al equipo Zariquiy inició bajo la guía de este el estudio en 1932 de los Coleópteros. Cabe asimismo señalar la obra de Cabrera que puso al día los datos sobre Quirópteros.

En cuanto a la labor de campo fue iniciada en este período por Jeannel y Racovitza que en 1905 efectuaron su primera campaña biospeológica, precisamente en España. La primera cavidad visitada fue la Cueva de las Devotas (Lafortunada) donde recogieron el Speonomus bolivari, descrito en 1898 por Escalera. A ésta siguieron otras numerosas campañas de larga duración a Valencia, País vasco, Montes Cantábricos, Cataluña, Aragón, etc.. Siguió la encomiable colaboración del abate Brouil que sin negar sus esfuerzos y aprovechando sus frecuentes visitas a nuestro país con fines arqueológicos, logró descubrir muchos e interesantes cavernícolas que fueron cedidos a las colecciones de Biospeologica. Por otra parte, ya desde primeros de siglo el geólogo catalán M. Faura y Sans, interesado en los estudios espeleológicos, exploró numerosas cavidades y efectuó recolecciones muy interesantes (Speonomus delarouzei catalanicus, Perriniella faurai, Speonomus faurai,) fruto de sus campañas de 1910, cuyo material fue estudiado por Jeannel. Faura inició su interés por los cavernícolas en 1908, al descubrir el Troglacharinus farreni de Garraf, que fue estudiado por Reitter. Norbert Font i Sagué, en cambio, introductor de la espeleología en Cataluña, no se interesó por la fauna hipogea, si bien es cierto que murió en 1910, precisamente cuando hubiera podido reconocer el interés de esta faceta. No obstante Jeannel le dedicó el Speophilus fontii del Boumart. Años después C. Bolívar inició una

serie de fructíferas campañas de exploración en su mayor parte en el Norte de España, algunas de ellas en colaboración con el Prof. Jeannel, con el que en 1929 realizó la conocida campaña en Estados Unidos. En estas fechas se unieron a dicha labor Moritz y especialmente Bonet. También Zariquiey se prodigó en la búsqueda de la fauna cavernícola, sea por recolección directa, sea mediante el envío de cebos a distintos puntos del karst español logrando reunir una importantísima colección de Bathyselinae que figura entre las más completas en aquel entonces existentes; con él colaboraron activamente diferentes espeleólogos catalanes, tales como Guimjuan, Colominas, Vilaseca, Villalta, Porta, Codina, etc., y especialmente Español que amplió el cuadro de colaboradores del Dr. Zariquiey incorporando en él el grupo de espeleólogos del C.M. Barcelonés y otros varios.

Naturalmente algunos entomólogos extranjeros efectuaron visitas a cavidades subterráneas ibéricas, aunque en mucha menor proporción, a menudo acompañados por los biospeleólogos españoles, como Silvestri en Montserrat, Hustache en la Sierra del Montsec, etc.. Finalmente otros zoólogos, geólogos o arqueólogos colaboraron en la recolección de material cavernícola, como lo atestiguan las numerosas especies dedicadas a sus descubridores respectivos.

Tercer Periodo. (1939 hasta la actualidad).

Como frontera entre las dos etapas finales se ha escogido el año de 1939 que marca el final de la guerra civil y significa un momento crítico de la biospeleología española motivado por una parte por la expatriación de los Doctores Cándido Bolívar y Federico Bonet, y por otra por la dedicación del Dr. Zariquiey al estudio de los Decápodos ibéricos con el casi total abandono de la labor biospeleológica. La guerra motivó también un periodo de inactividad que media entre 1936 y 1940.

En 1940 aparecieron las publicaciones del VI Congreso Internacional de Entomología, celebrado en 1935 en Madrid, en las que figuraban notas de Zariquiey y Español. A partir de esta fecha, primero Zariquiey y Español, a los que sucesivamente se sumaron Morales Agacino, que efectuó una puesta al día de los dos Dolichopoda catalanes, Margalef y Ortiz, que se ocupan de los Crustáceos de las aguas subterráneas (Anfípodos en particular), Rambla a la que debemos el estudio de los Opiliones cavernícolas del Analar, Balcells y colaboradores que emprendieron el estudio de los Quirópteros y sus parásitos y que iniciaron las primeras campañas de anillamiento para el estudio de las migraciones. A. Vilarrubia, Mateu, Lagar, Nègre, Cobos, y Escolà que se unieron a Zariquiey y Español en su labor sobre coleópteros, en fin Selga y Altamira que han dedicado algunas de sus publicaciones al estudio de los Colémbolos y Moluscos cavernícolas españoles. Aparte los citados, otros investigadores se interesan actualmente en estos estudios como es el caso de Galán en San Sebastián, Senent, Auroux, Gonzalez, Quintana, Recuero y otros en Barcelona, cuya labor está centralizada en el Museo de Zoología de Barcelona, en el que se conserva gran parte del material recogido.

Al igual que en el periodo precedente no ha faltado en este la colaboración de zoólogos extranjeros, que se han interesado por distintos grupos: Crustáceos (Vandel, Birstein, Lung, Braga, Barros Machado, Rémy, Henry y Magniez, etc..) Escorpiones (Vachon, Auber), Quornateos (Beier), Pelfígrados (Condé), Arácnidos (Dresco), Opiliones (Roewer, Dresco, Juberthie), Miriápodos (Ribaut, Demunga, Matic, Mauries, Goux), Colémbolos (Gisin, Thibaut), Dípteros (Condé y Pagès), Ortópteros (Husson, Leroy, Saltet), Coleópteros (Jeannel, Coiffait, Henrot, Jeanne, Cabidoche, Laneyrie, Gaudin, etc..) Dípteros (Bunghole), Tricópteros (Schmid) y Quirópteros (Tupinier), sin contar las obras de carácter general en las que se hace referencia a la fauna cavernícola de la Península Ibérica y enumeraciones de cavidades, que se deben a Jeannel, Vandel, Strinzi, Carruti, Lortal, Derouet, Dresco, Coiffait, etc..

En cuanto a las campañas de recolección continuaron en este periodo las de Zariquiey-Español en Cataluña y País vasco, Llopis-Español que recorrieron los Catalaneses (Llopis para la elaboración de su tesis doctoral) y Villalta-Español, por ejemplo una extensa campaña en los alrededores de Villanova de Meià (Lérida) en las que había que repartir el tiempo entre la paleontología y la biospeleología. Tuvo considerable importancia una campaña efectuada por Margalef, Thomas, Mateu y Español en la Sierra de Analar, junto con miembros de la Sociedad Aranzadi y Principe de Viana, con uno de los cuales, Elósegui, continuó posteriormente Español el recorrido del País Vasco-Navarro.

A partir de 1948 la labor espeleológica del C.M. Barcelonés cristaliza con la creación del GES, que si bien en los primeros tiempos se mantuvo al margen de la biospeleología, tuvo importantes colaboradores del Museo de Zoología en su "segunda generación" de espeleólogos (Andrés, Anglada, Muntán y Armengou). Hacia 1952 el Dr. Balcells inició un vasto plan de estudio de los quirópteros cavernícolas ibéricos en colaboración con miembros del ERE del C.E. de Catalunya y el GES (Gracia, Escoda, Ramos, Roselló, etc..) que se continuaron hasta 1962 y en los que destacaron el estudio de las colonias de quirópteros gregarios del Avenc del Daví, Av. del Castellet de Dalt, Minas de Can Palomeres, y de las condiciones ecológicas de estas cavidades. En el Avenc del Daví por ejemplo, fueron utilizados por primera vez termistores para controlar las temperaturas de las salas del fondo con lecturas desde la superficie. A éstas se unen las campañas de recolección de Muntada, Mateu, Nègre Lagar, M. González, Palau, principalmente en Cataluña, Torres-Gala en el levante y Cobos en Almería, etc., a menudo en colaboración con Español. Así se efectuaron exploraciones en la Sierra de Cazorla, Baleares, Levante, Maestrazgo, Serroña de Ronda, Montes Cantábricos, etc..

A partir de 1960 se inicia una nueva fase en la que numerosos grupos espeleológicos se vinculan al Museo de Zoología de

Barcelona y efectúan una considerable labor de recolección biospeleológica. Sanent y Escolà, el ERE, a los que se unieron poco después Subils, Pintó, Ubach, del EDECA del Centro Aragonés de Barcelona y EDES de Manresa. Estos grupos iniciaron en 1962 una extensa campaña conjunta en el Prepirineo catalán que condujo a la extensión considerable de varias formas cavernícolas y al descubrimiento de otras nuevas, entre ellas el primer Gastrechus ibérico. I. González, Auroux, Sas y Meseguer realizaron una extensa serie de campañas que produjeron notabilísimos resultados en el Montsiá, Montsec, Boumort, alrededores de Barcelona, Castellón, etc., siendo de destacar el descubrimiento del Anillochlamys urgellesi y del Microtyphlus aurouxi. Nebot, Figaró y un grupo del G.E. Pedraforca colaboraron estrechamente con el Museo y en una serie de campañas a Castellón de la Plana descubrieron el sorprendente Ildobates; Ribera, Viñas, Seijas y otros, en sus continuas investigaciones en la Cerdanya dieron a conocer el primer representante del género Troglophyes en España, así como un nuevo Gastrechus; J. Castell y un grupo dedicado especialmente a la topografía subterránea consiguió también notables resultados J.M. Victoria y la SIE del C.E. Aguila que han efectuado recolecciones en sus extensos recorridos por el karst español; G. Galán, de Aranzadi al que debemos el descubrimiento del primer Hydraphaenops guipuzcoano junto con el de un Spaëcharidiu muy aislado de sus congéneres vascos. Todo ello por no citar más que los resultados obtenidos en uno de los grupos mejor conocidos de España.

Diremos finalmente que desde 1966 en que un grupo del ERE realizó una expedición en el Gran Atlas (Marruecos) y descubrió el notable Subilisa sanenti (Col. Trochidae) otras dos expediciones se han sucedido en Marruecos y cada una ha aportado formas nuevas de Coleópteros troglóbios: un nuevo Apteranillus (Col. Staphilinidae) en la campaña de Ribera, Viñas, Pérez y Canals en agosto de 1968 y otro nuevo estafilínido próximo a Domene en la de Auroux, Sas y Meseguer, del C.G.B., en diciembre de 1968.

Actualmente la mayor parte de los grupos espeleológicos colaboran con el Museo de Zoología de Barcelona, cuyo Laboratorio de Biospeleología, al cuidado de Escolà, inició en 1965 la organización de colecciones integrales de material cavernícola destinadas a elaborar un inventario de la fauna ibérica. Entre estos grupos espeleológicos cabe destacar las valiosísimas colaboraciones de la Sociedad de Ciencias Naturales Aranzadi, de San Sebastián (C. Galán); el Grupo Espeleológico Vizcaíno (E. Nolte) Museo Arqueológico de Santander (Gomarín); G.E. Edelweis de Burgos (P. Plana), que han contribuido notablemente al conocimiento de la fauna cavernícola del Norte de España, y el G. de Espeleología de Alcoy, de Alicante (R. Jordá y R. Plá) que ha emprendido la exploración detallada de la zona sur del Levante español; últimamente se han incorporado a esta labor otros grupos como es el caso del de Córdoba y otros.

Por lo que respecta a las exploraciones efectuadas por zoológicos extranjeros, han continuado naturalmente en este período siendo de destacar las de Coiffait, Strinati, la serie de campañas en los Montes Cantábricos efectuadas por Dresso, y Derouet junto con Nègre, y las expediciones del Spéléo Club de Dijon y miembros del Laboratorio subterráneo de Noulis a Santander (Vandel, Lortal, Rouch, Magniez, etc.). Asimismo Español y Mateu acompañaron en múltiples ocasiones a biospeleólogos franceses interesados en el estudio de la fauna cavernícola española (Vandel, Coiffait, Candé, Calés, Jeanne, Pécoud, Ochs, Genest, etc.).

Gracias a esta extensa labor de recolección y estudio y a la actividad de diferentes biospeleólogos barceloneses, interesados en fomentar entre la juventud el interés por la biología subterránea a base de asesoramiento técnico, cursos de iniciación, conferencias, etc., la investigación biospeleológica se continúa con ritmo acelerado en la actualidad, puesta de manifiesto por ejemplo por las importantes colecciones reunidas en el Museo de Zoología de Barcelona, que guarda entre otros interesantes materiales una de las mejores colecciones de Bathysciinae existentes, series típicas de los numerosos Coleópteros troglóbios descubiertos especialmente en el curso de los últimos años, junto con una considerable cantidad de cavernícolas de otros grupos en parte estudiados. El resto espera a los especialistas.

On some distributional characteristics of Araneae found in
the caves of north-eastern Serbia - The Iron Gates Region

BOŽIDAR P.M. ČURČIĆ (Belgrade (/ Yugoslavia)

The structure variety of the Balkan cave araneofauna is being manifested by the presence of the elements indicating of the resemblance of a part of this fauna to those elements of the cave araneofauna occurring in Italy and the Iberian Peninsula (Kratochvil 1934; Schenköl 1938; Dresco 1963, Dresco et Dresdo-Derouet 1960; Hubert 1964-5); besides, according to the existing data (Kratochvil 1934; Denis et Dresco 1957; et al.), certain conclusions concerning some similarities of the Balkan cave araneofauna to that of the circum-Mediterranean region, may be drawn as well. Furthermore, some elements of the Balkan cave araneofauna show a wider geographical distribution covering Middle Europe (Kolosváry 1928; Dresco 1961). After all, a special attention has to be paid to the Balkan endemic spiders, a great number of which belong to the Yugoslav cave endemics (Absolon 1912; Absolon et Kratochvil 1934; Kratochvil 1934).

At this stage, more precise data on the differences between the araneofauna occurring in caves of the Adriatic Karst and that in caves of eastern Yugoslavia, cannot be presented, one of the main reasons being more extensive studies of the former; thus, the corresponding data are numerous (Keyserling 1862; v. Möllendorff 1873; Gasperini 1900; Nosek 1903, 1905; Kulczynski 1906; Absolon 1912; Absolon et Kratochvil 1932, 1934; Kratochvil 1932, 1934; et al.). The cave araneofauna of the eastern, central and southern parts of Yugoslavia however, is still insufficiently studied, the evidence being rather poor (Bresjanceva 1907; Drenski 1929; Stojičević 1929; Kratochvil 1934). Yet, in spite of the lacking evidence, it is Yugoslavia and France out of all European countries where the greatest number of cave spider species have been found; this number reaches to 71 species in each country (Kratochvil 1934). Some of the species show either wider distribution in other European regions or occur only in Yugoslavia, some of the latter being exceptionally sporadic and restricted to small territories; for instance, *Roeweriella balcanica* Krat. and *Typhlorhode subterranea* Abs. et Krat. have been found only in few caves in central Herzegovina (Kratochvil 1934).

In order to become better acquainted with the araneofauna and later with biogeographical syntheses which might be of particular importance in solving its origin and causes of particular types of distribution with regard to the different geological past of western and eastern parts of Yugoslavia, here will be presented some results of the investigations on the cave spiders that have been found in the narrow belt of the middle Danube flow, i.e. in the Iron Gates region, regarding this region in the sense of Cvijić (1926). The results being of preliminary character, have been obtained by elaborating the collection of spiders that have been captured in the caves and hollows of both narrower and wider zones of the right Danube bank of the Iron Gates region, during October and November of 1967, and July of 1968.

According to the previous data (Cvijić 1895, 1926; Petrović et Bugarski 1968), there was found a great number of caves (Serbian: pećina; German: Höhle) and hollows (Serbian: potkapina; German: Höhlung) in the eastern Serbia; it might be interesting, however, that there has not been reported the equivalent territory in Europe, excepting the Adriatic Karst and the limestone plateau in the Causses, France, with as many caves as there have been found in the eastern Serbia (Cvijić 1895).

Position of Investigated Caves in the Iron Gates Region:

The caves in eastern Serbia, where the material has been collected, are characterized by horizontal channels although there occur cavities, as for instance those of the Miročka Povrs (the Miroč Plateau), which represent a combination of horizontal and vertical channels.

In order to facilitate the survey, the caves described in this paper have been grouped according to their position in the Iron Gates region, the region having been differentiated by Cvijić (1926; Fig. 1 and Tab. 1).

Thus, the caves Ridanska Pećina and Livadička Pećina, (I) are situated in the first gorge, extending from Golubac as far as Ljupkova (the Gornja Klisura). The caves of the next group (II): Bele Vode, Ojkova Pećina, Trumanova Pećina and Grobiška Pećina are found close to the Danube bed and belong to the third gorge of the Iron Gates region extending from the Donji Milanovac basin as far as the Oršava basin (Rum. Orșova), i.e. the Kazan, namely the Veliki Kazan, representing the intersect in the Štrabac and Veliki Čukar limestones (Cvijić 1926). The hollow Učina Potkapina (III), is situated on a higher limestone cliff in the Veliki Kazan

Group four, (IV), includes the caves Pečina Šupljajka and Pečina Gradisnica which belong to the Miroč Plateau, one part of which is situated in the very hinterland of the Kazan gorge. After all, the cave Velika Pešter, (V), is situated at the bottom of the Golo Brdo, in the contact zone of the Kazan, i.e. the Mali Kazan, and the Oršava (Orsova basin; this part of the Kazan gorge represents the intersect in the limestones of the Mali Štrbac and Mali Čukar, (Cvijić 1926).

Some Ecology Characteristics of Cave Environments, Qualitative Structure and Distribution of Araneofauna in them:

The investigated subterranean cavities of the Iron Gates region are mainly (50 %) characterized by shallow channels up to 40 m long, cave channels of 150-300 m long being somewhat less frequent (40 %); in just one case the channels occur longer than 300 m (10 %). The number of cave corridors (channels) also varies from one on.

Geomorphological and other characteristics of cave mouths and channels affect the differentiation of principal agents in caves, as, for instance, light, temperature, etc. In the investigated caves we have found the temperature amplitude extending from + 5,5 to + 13°C at various depths, and the lowest temperature has always occurred at cave bottoms; the obtained data imply that shallower caves and hollows are warmer in comparison with deeper parts of long cave channels. (Tb. 1).

As the qualitative structure and the distribution of araneofauna are greatly affected by different life conditions of cave environments, we have tried to make a sort of comparison of some faunistic complexes of the cave araneofauna (by means of the table review) in the caves of different age, channel depth, thermic gradient, intensity of light, etc.

In ten caves of the Iron Gates region we have found 10 genera and 17 species, as classified into 6 families: Argiopidae, Agelenidae, Dictynidae, Nesticidae, Pisauridae and Pholcidae; the most frequent families are Argiopidae (occurring in all investigated caves) and Agelenidae (in 70 %), Nesticidae (20 %) and the remaining families (10 %) being found in 1 or 2 caves.

Out of the ten reported genera, we have found Meta (100 %) and Tegenaria (70%) most frequent Nesticus and Coelotes being far less often (20 %); the other genera including Araneus, Amaurobius, Cybaeus, Cicurina, Pholcus and Pisaura have been reported from just one cave (10 %).

The most frequent species are Meta merianae (occurring in 7 caves; 70 %) Meta menardi (60 %) Tegenaria ferruginea, T. silvestris and Meta segmentata (30 %), while the other ones, including Coelotes inermis, Meta mengei, Nesticus cellulanus and Tegenaria derhami have been found in 2 caves (20 %). On the other Amaurobius ferox, Coelotes atropos, Araneus diadematus, Cicurina cicur, Pholcus popilionoides, Pisaura listeri and Cybaeus angustiarum have been found rather infrequently, 10 %).

We have found a number of genera (70 %) and species (58,8 %) occurring only in the cave mouths and partially, illuminated entrance parts, and a lesser number of genera (50 %) and species (29,4 %) appearing in deep and dark parts of the cave channels; it might be interesting that some genera (20 %) and species 11,8 % have been found in both the entrance and deeper parts of caves.

The faunistic complexes consisting of 2 or 3 genera are common to the great number of investigated caves (70 %); for instance, a 3 genera complex (Meta, Nesticus and Tegenaria) has been recorded in 2 caves (20 %), most of 2 genera complexes (Coelotes and Tegenaria; Nesticus and Tegenaria; Nesticus and Meta) being of the same frequency, and only one being of greater frequency (Meta and Tegenaria; 70 %). The other genera have been found as sporadic and accompanying the widely distributed genera; no particular regularity could be proved in this case.

Regarding the age structure distribution, we have found most specimens collected during the autumn of 1967 and summer of 1968 to be either of adult and subadult stage (70,6 %) or juvenile stage (29,4 % out of 17 species), the latter being less frequent; in some cases, females with egg sacks have been recorded, too.

The investigated caves of the Iron Gates region belong to different altitudes, 1-323 m above the Danube level. For the purpose of getting acquainted with the relation of distribution and structure variety to the altitude position of caves, the caves have been grouped according to the approximate altitude of the cave mouths above the Danube level; thus, the caves Velika Pešter (1 m above the Danube level), Bele Vode (6 m) and Trumanova Pečina (7 m) belong to the group, the mouths of which are situated 0-10 m above the Danube level. The other group consisting of the caves Ojkova Pečina (45 m), Ridanska Pečina (54 m).

Grobiska Pečina (57 m) and Livadička Pečina (59 m) is situated 40-60 m above the Danube level, while the caves Pečina.

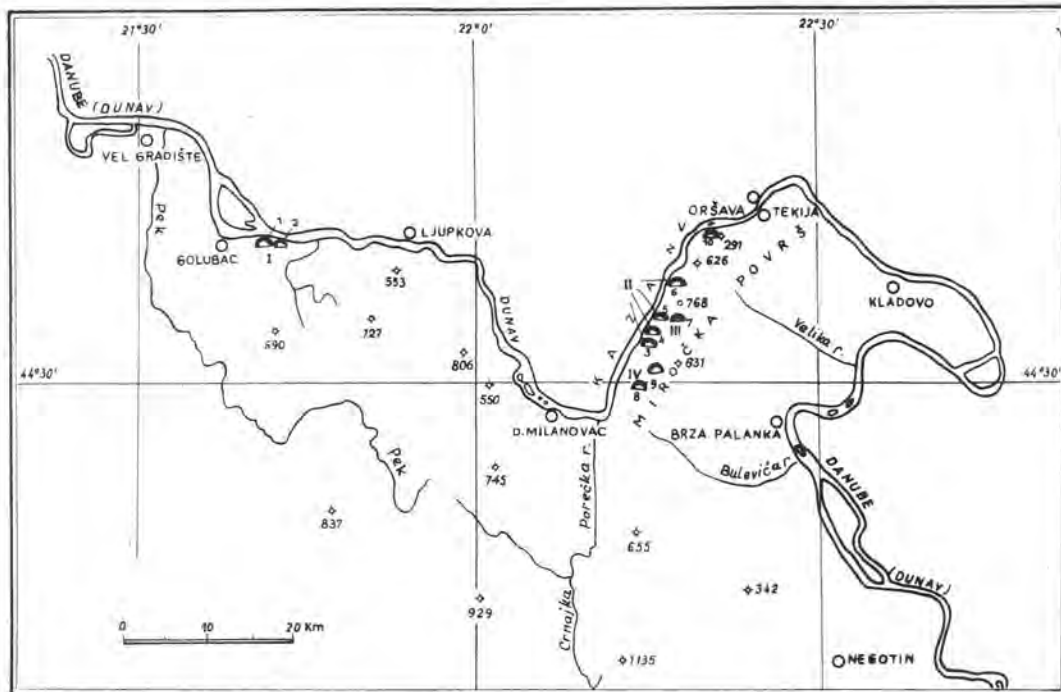


Fig. 1

Position of caves in the Yugoslav part of the Iron Gates region

- I - Cave group in the Gornja Klisura (1,2);
 - II, III - Cave group in the Kazan gorge (3,4,5,6) and on its edge (7);
 - IV - Cave group at the edge of the Miroč Plateau (8,9);
 - V - Cave at the Kazan gorge exit (10).
- Full explanation in the text.

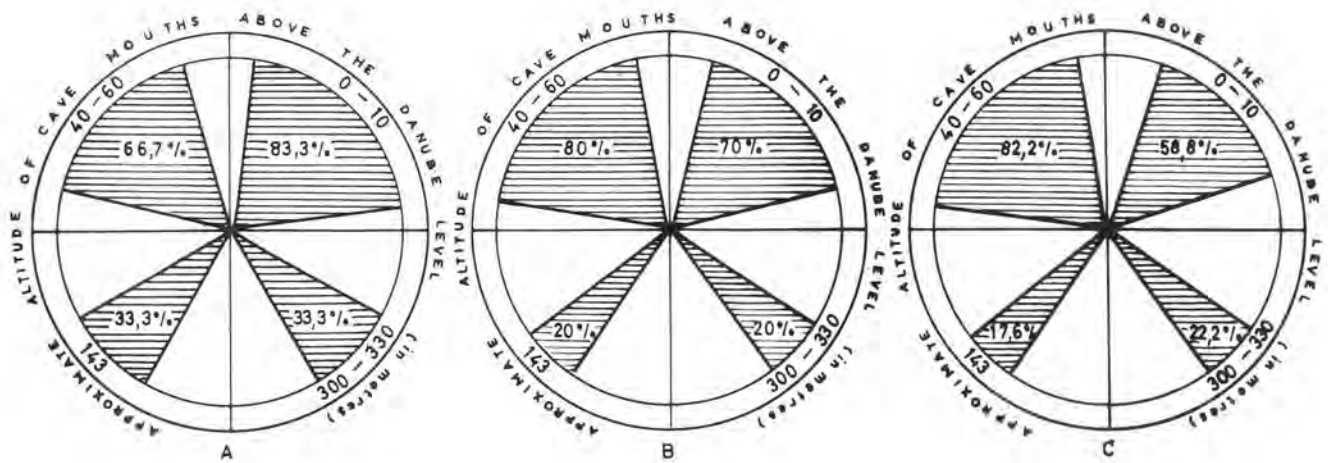


Fig. 2

Gorge	Cave groups in the Iron Gates region*	Cave Name	Length in m	Species	Locality depth in m	°C (depth)	One Chan.	More Chan.
GORGE GOLUBAC-LJUPKOVA	I Gornja Klisura	Ridanska Pečina	37	Araneus diadematus Cl. Amaurobius ferox (Walck.) Coelotes atropos (Walck.) Coelotes inermis (L.K.) Meta menardi (Latr.) Meta Merianae (Scop.) Meta mengei (Black.) Tegenaria ferruginea (Pan.)	15-37	12 ⁰ (30m)		*
		Livadička Pečina	40	Meta menardi (Latr.) Meta merianae (Scop.) Meta segmentata (Cl.) Nesticus cellulanus (Cl.) Tegenaria campestris (C.K.) Tegenaria silvestris (L.K.)	7-40	9 ⁰ (38m)	*	
GORGE	II Veliki Kazan near the Danube bed	Bele Vode		Cicurina cicur (Fabr.) Coelotes inermis (L.K.) Meta merianae (Scop.) Pholcus opilionoides (Schr.) Pisaura listeri (Scop.) Tegenaria derhami (Scop.) Tegenaria sp.	20-40	11 ⁰ (30m)		*
		Ojkova Pečina	150	Cybaeus angustiarum L.K. Meta merianae (Scop.) Tegenaria derhami (Scop.) Tegenaria silvestris (L.K.)	30-80	10 ⁰ (80m)	*	
		Trumanova Pečina	18	Meta merianae (Scop.) Meta sp.	1-18	-	*	
		Grobiška Pečina	280	Meta menardi (Latr.)	20-250	10 ⁰ (200m)	*	
KAZAN	III Veliki Kazan higher limestone cliff	Učina Potkapina	11	Meta menardi (Latr.) Meta segmentata (Cl.) Tegenaria silvestris (L.K.)	1-11	13 ⁰ (11m)	*	
	IV Miroć plateau	Supljajka	360	Meta menardi (Latr.) Meta merianae (Scop.)	7-70	9 ⁰ (65m)	*	
		Gradisnica	280	Meta segmentata (Cl.) Tegenaria ferruginea (Pan.)	50-150	10 ⁰ (150m)		*
	V Mali Kazan-Orsova bas.	Velika Pešter	150	Meta menardi (Latr.) Meta merianae (Scop.) Meta mengei (Black.) Nesticus cellulanus (Cl.) Tegenaria ferruginea (Pan.)	10-100	12 ⁰ (45 m) 5.5 ⁰ (150m)		*

* Caves grouped according to the position in the gorges of the Iron Gates region (C v I j i ě 1926).

Šupljajka and Pećina Gradišnica (303 m and 323 m) belong to the cave group, the mouths of which have been recorded 300-330 m above the Danube level.

A comparative analysis of the distribution of different families, genera and species in the groups of caves has been proceeded, to (Fig. 2).

The richest qualitative structure of different spider families (A), genera (B) and species (C) has been recorded in the two groups of caves, the mouths of which are situated close to the Danube bed and with an approximate altitude of up to 60 m above the Danube level. It is obvious, however, that shallow hollows (143 m) and the caves situated in the Miroc Plateau (300-330 m), the latter being significantly deep and their mouths having the highest altitude if related to the Danube level, show a comparatively poor qualitative structure of genera and species (Fig. 2).

To all appearances the caves situated nearer to the Danube level are probably older than those of the Miroc Plateau, at least some of them are; from that point of view, the richness of their araneofauna colony is more understandable. It is quite possible that other factors can also affect the differences in the qualitative structure of the araneofauna in the caves with both lower and higher positions of the mouths.

Analysis of Elements of Cave Spider Fauna in the Iron Gates Region:

The cave-dwelling spiders of the Iron Gates region, as mentioned above, belong to 10 genera and 17 species (6 families). A great number of species are reported for the first time is new to the cave araneofauna of eastern Serbia (82,3 %); on that occasion, we have made a short analysis of the faunistic elements as classified into families.

Fam. ARGIOPIDAE

In the investigated caves of the Iron Gates region, the familia Argiopidae has been represented with 2 genera (Araneus and Meta) and 5 species. The genus Meta is quite common in the caves of southern Europe (Dresco 1959; Hubert 1964) as well as in caves of western Yugoslavia (Kratochvil 1934); there is no evidence- however, concerning findings of Arageus in caves.

Meta has been recorded in all caves of the Iron Gates region and found in both the entrance and deeper parts of cave channels, the genus Araneus being exclusively found in the entrance part of the cave.

Araneus diadematus Clerck - According to Stojičević (1929), A. diadematus had been recorded as an element of the terrestrial (in the sense of "living on land", not in caves) spider fauna of Serbia; there lacks any evidence concerning its findings in caves.

Our specimens have been captured on the walls of poorly illuminated entrance of the Ridanska Pećina cave (Tab. 1).

Meta menardi (Latreille) - Several authors (Dresco 1959; 1961; Dresco et Dresco-Derouet 1960; Hubert 1964) have reported this species from French, Italian and Swiss caves; there has appeared an interesting conclusion of Hubert (1964) that in some French caves M. menardi has been substituted by M. bourneti E.S.

M. menardi has been colonized in quite a number of the caves of western and eastern parts of Yugoslavia, being rather seldom in southern parts; it has been found in 34 Yugoslav caves (Kratochvil 1934). Our specimens have been found at the entrance and in dark, deeper parts of the investigated caves (Tab. 1); females with egg sacks have been recorded in the Ućina Potkapina and Velika Pešter.

Meta mengei (Blackwall) - Dresco (1959) has reported some findings of M. mengei in French caves; in Serbia this species has so far been known as a terrestrial element, the evidence of its non appearance in caves.

Specimens from our collection have been found on the walls of dark, deeper parts of the Ridanska Pećina and Velika Pešter caves (Tab. 1).

Meta merianae (Scopoli) - This species is widely distributed in the caves of southern and central Europe (Dresco 1959, 1961, 1962, 1963; Dresco et Dresco-Derouet 1960; Hubert 1964).

According to Kratochvil (1934), M. merianae has been reported from a number of caves in western Yugoslavia; Stojičević (1929) has found this species in some caves of eastern Serbia. Our specimens, however, have been captured in dark cave channels (Tab. 1); females with egg sacks have been found in the Livadička Pećina and Ridansky Pećina caves, too.

Meta segmentata (Clerck) - A number of cave localities of M. segmentata have been reported from France recently (Hubert 1964). No evidence has been available so far, since this paper, concerning M. segmentata as a cave dwelling spider.

Specimens of the Iron Gates region have been found on the walls of the entrance, partially illuminated parts of the Livadička Pečina and Učina Potkapina cavities (Tab. 1).

Meta ? sp., juv. - 15 metres off the mouth of the Trumanova Pečina cave there has been found a juvenile female specimen of this genus, being in this paper considered as one of the known species; its taxonomical position will be discussed afterwards.

Fam. AGELENIDAE

The family Agelenidae is represented with 4 genera (Cicurina, Coelotes, Cybaeus and Tegenaria) and 8 species in the investigated caves of the Iron Gates. Some genera (Tegenaria) are common in caves of southern and south-western Europe (Dresco 1957, 1959, 1962; Kratochvil 1934). The genera Cicurina and Tegenaria have been reported from Yugoslav caves, too (Kratochvil 1934).

We have found Cicurina, Coelotes and Cybaeus in the entrance parts only, while Tegenaria has been noticed in both entrance and deeper parts of cave channels.

Cicurina cicur (Fabricius) - The way of life and wide distribution in Europe have enabled this species to appear in some subterranean cavities of southern Europe (Dresco 1959; Hubert 1964).

Kratochvil (1934) has announced the finding of C. cicur in some Herzegovinian caves; no similar data have been available for Serbia. Our specimens were captured on the poorly illuminated channel wall of the Bele Vode cave (Tab. 1)

Coelotes atropos (Walckenaer) - No data concerning findings of C. atropos in Yugoslavia have been available so far; Stojičević (1929) had cited C. atropos in his list of terrestrial spiders of Serbia. In the course of our investigations, we found this species on the ground of the entrance part of the Ridanska Pečina cave (Tab. 1).

Coelotes inermis (L. Koch) - According to Wiehle (1931), this species had been recorded all over Europe; it prefers niches under logs, stones or moss.

Up to now, there is no evidence concerning the cave distribution of this species in Yugoslavia. Our specimens were found under the fallen stone pile in dark channel parts of the Ridanska Pečina and Bele Vode caves (Tab. 1).

Cybaeus angustiarum L. Koch - Dresco et Hubert (1968) found this species in some French caves; Stojičević (1929) had cited C. angustiarum as the terrestrial species, not as the species that might occur in caves. There lacks, however, any evidence concerning the occurrence of C. angustiarum in Serbian caves. Our specimens were captured on the channel wall of the Djkova Pečina cave, 20 m off the cave mouth (Tab. 1).

Tegenaria campestris - C. Koch - Up to now, there is no evidence of findings of T. campestris in Yugoslav caves.

Specimens from our collection were found in the upper, partially illuminated channel of the Bele Vode cave (Tab. 1).

Tegenaria derhami (Scopoli) - Dresco (1957, 1959, 1962) had found T. derhami in a great number of French caves.

This species has not been found in Yugoslav caves so far; we have noticed that it has been present both in the entrance and deeper parts of the Bele Vode and Djkova Pečina caves (Tab. 1).

Tegenaria ferruginea (Panzer) - Stojičević (1929) had cited the finding of T. ferruginea in terrestrial environments of Serbia; the same author had not left any data concerning the distribution of this species in caves.

Our specimens were captured mainly at the entrance parts of the Velika Pešter and Ridanska Pečina caves (Tab. 1), which are partially illuminated.

Teegenaria silvestris (L. Koch) - T. silvestris is comparatively abundant in Slovenian caves; in the caves of southern Yugoslavia it has been substituted by T. conveniens Kulcz. (Kratochvíl 1934). Our specimens, excluding the ones from the Učina Potkapina, have been found in dark, deeper parts of cave channels (Tab. 1).

Teegenaria ? sp. juv. - A juvenile specimen of the genus Teegenaria has been found in the cave Bele Vode; in this paper it has been considered as one of the known species.

Fam. DICTYNIDAE

In the caves of the Iron Gates region we have found one genus belonging to this familia (Amaurobius); the genus Amaurobius has been reported from the caves of southern and south-western Europe (Dresco 1963; Hubert 1964-5). According to the previous data (Kratochvíl 1934) there has been reported just one species of the genus Amaurobius that appeared in Yugoslav caves, namely in caves of the Adriatic Karst (Amaurobius drenskei Krat.).

Amaurobius ferox (Walckenaer) - The appearance of this species in caves of southern and south-western Europe (Dresco 1963; Hubert 1964, 1964-5) has been enabled by its wide distribution as well as by its way of life.

There is no evidence concerning the findings of A. ferox in Yugoslav caves. Specimens from our collection have been found in the Ridanska Pečina cave (Tab. 1).

Fam. NESTICIDAE

The family Nesticidae is represented with a single species of the genus Nesticus. This genus is widespread in the caves of southern and central Europe (Dresco 1966); it has also been reported from the subterranean cavities of Yugoslavia (Dresco 1966; Kratochvíl 1934).

We have found Nesticus in deeper, dark parts of subterranean channels in the caves of the Iron Gates.

Nesticus cellulanus (Clerck) - N. cellulanus has been recorded in quite a number of European caves (Dresco 1966); it has also been found in the caves of western Yugoslavia and even in some caves of eastern Serbia (Stojičević 1929; Kratochvíl 1934).

During our investigations, it has been captured in deeper, dark cave channels (Tab. 1); females with egg sacks have been recorded in the Ridanska Pečina and Velika Pešter caves.

Fam. PISAURIDAE

The family Pisauridae has been represented by the genus Pisaura with one species. As far as we know, there is no evidence of findings of any genera belonging to the Pisauridae in the Yugoslav caves.

Pisaura listeri Scopoli - No data on the occurrence of this species in Yugoslav caves have been available so far.

Our specimens from the Iron Gates region were captured in the upper, partially illuminated channel of the cave Bele Vode (Tab. 1).

Fam. PHOLCIDAE

In the investigated caves of the Iron Gates region, we found only one genus that belongs to the family Pholcidae (Pholcus). According to Kratochvíl (1934) there are two genera of this family that occur in Yugoslav caves: Holocnemus and Pholcus.

Pholcus opilionoides (Schrank) - Kratochvíl (1934) had cited the finding of P. opilionoides in some Herzegovinian caves. There is no evidence, however, about any findings of this species in Serbian caves.

Our specimens were found in the lower, dark corridor of the Bele Vode cave, 25 m off the cave mouth (Tab. 1).

Summary and Conclusions:

There has been investigated the cave living araneofauna in some caves of the right Danube bank in the

Iron Gates region; the investigated caves are situated in the surroundings of the Danube bed, on different altitudes, 1-323 m above the Danube level. For the purpose of easier survey, the caves have been grouped according to their position in corresponding gorges of this region (Cvijić 1926; Tab. 1 and Fig. 1); there have been included the data on cave groups, cave names, channel length, locality depth, temperature of air and number of channels, too (Tab. 1).

The amplitude of temperature variance extends from + 5.5 to + 13^oC, reaching highest points at the cave mouths and being considerably less in deeper parts. We have also found that the temperature has significantly varied in shallow caves and hollows, being rather constant in deeper parts.

In ten investigated caves we have found 10 genera and 17 species classified into 6 families. The distribution of this comparatively rich araneofauna of caves might be characterized as follows: we have found the families Argiopidae (occurring in all investigated caves) and Agelenidae (70%) as most frequent, while the Nesticidae (20%), Dictynidae, Pisauridae and Pholcidae (10%) have been rather rare. The genera: Meta (occurring in all investigated caves) and Tegenaria (in 70%) are the most frequent, the other ones being far less frequent; among species, Meta merianae (70%), M. menardi (60%), Tegenaria ferruginea I, silvestris and Meta segmentata (30%) have been found often, the remaining species occurring in 1 or 2 caves (10-20%): Araneus diadematus, Amaurobius ferox, Pholcus opilionoides, Pisaura listeri, Cybaeus angustiarum, Coelotes atropos and Cicurina cicur.

The faunistic complex consisting of three genera (Meta, Nesticus and Tegenaria) has been found in 2 caves (20%), the most of 2 genera-complexes being of the same frequency (Coelotes and Tegenaria; Nesticus and Tegenaria; Nesticus and Meta; 20%) and only one being significantly frequent (Meta and Tegenaria; 70%).

Regarding the age-structure, we have found that the material has comprised both adult and subadult stages (70.6% out of 17 reported species), juvenile specimens being somewhat less numerous (29.4%).

According to the qualitative structure the richest colony of the cave araneofauna has been recorded in caves, the mouths of which are situated up to 60 m above the Danube level, while the araneofauna of the Miroč Plateau caves (the mouths of which are situated on the highest altitude if related to the Danube level - 300 m above) has been considered as significantly poor (Fig. 2). One of the main causes of the differences in the qualitative structure of the cave araneofauna from the caves with lower and higher mouth position might have been the time factor, thus the younger caves (those of the Miroč Plateau) are characterized by rather poor araneofauna. It is quite possible that other agents might also affect the speed of the colonization of the araneofauna (temperature, moisture, competition, etc.).

In most cases, the structure variety of the araneofauna in the Iron Gates caves is usually inversely proportional to the cave depth, which means that the araneofauna is usually more varied in shallow caves and v.v. The great number of elements that have been reported from the investigated caves have been known as the terrestrial (= living on land) forms in Yugoslavia and in other European countries (Stojičević 1929; Kratochvíl 1934); some species, however, have previously been reported from the cave localities of the Adriatic Karst region as well as from some caves of southern and south-western Europe (Kratochvíl 1934; Dresco 1959, 1960, 1961, 1963).

The total faunistic complex (10 genera and 17 species) of the araneofauna that has been found in the investigated caves of the Iron Gates region, represents the cave elements new to the Yugoslav side of this region. A number of the genera (20%) and species (17.6%) have already been found in caves of eastern Serbia (Stojičević 1929; Kratochvíl 1934), while the remaining genera (80%) and species (82.4%) of the investigated cave araneofauna in the Iron Gates region, at the same time represent the elements new to the cave spiders of eastern Serbia.

The problem of colonization and differentiation of the cave dwelling araneofauna becomes even more interesting in consideration of the geological past of the Iron Gates region and will, therefore, be the object of future investigations.

Acknowledgements:

The author is indebted to Professor Dr. Milika Pljakić (Institute of Zoology, Faculty of Natural Sciences and Mathematics, University of Belgrade) who has helped him not only to think but also to write more clearly by many heartfelt discussions; special gratitude is due to the Institute of Zoology for the hospitality of their laboratory.

It is a pleasure to thank Dr. J. Petrović (Institute of Geography, University of Novi Sad) for sending his useful paper on the caves of the Iron Gates region.

Finally, the author wishes to acknowledge with thanks the help of MM. Dr. Edouard Dresco and Dr. Michel Hubert of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, who both have sent a great number of their interesting and useful papers on the cave-dwelling spiders.

References:

- Absolon, K. (1912) Dva nové druhy Arachnidů z jeskyň bosensko-hercegovských a jiné zprávy o arachnofauně balkánské. Časopis Moravského Zemědělského Muzea, 13 : 1. Brno.
- Absolon, K et Kratochvíl, J. (1932). Zur Kenntnis der Höhlen bewohnenden Araneae der illyrischen Karstgebiete. Mitteilungen über Höhlen- und Karstforschung, 3.
- Absolon, K, et Kratochvíl, J. (1934) Ein neuer Vertreter der Gruppe Rhodiae (Typhlonhoda subterranea = n.sp.) aus den balkanischen Höhlen. Studien aus dem Gebiete der alpinen Karstforschung, 1, Brno.
- Bresjančeva, J. (1907) Prilog za poznavanje srpske aranejske faune. Beograd.
- Cvijić, J. (1895) Pečine i podzemna hidrografija u istočnoj Srbiji, Glas SKAN, 46 : 16. Beograd.
- Cvijić, J. (1926) Geomorfologija, II, Beograd.
- Denis, J. et Dresco, E. (1957) Araignées cavernicoles du Maroc. Notes Biospéologie, 12: 49-52. Moulis (Ariège).
- Drenski, P. (1929) Spinnen (Araneae) aus Mittel- und Süd-West-Mazedonien. Spisanie na BAN 39. Sofia.
- Drenski, P. (1931) Höhlen-Spinnen aus Bulgarien, Spisanie na BAN 44. Sofia.
- Dresco, E. (1957) Description d'une espèce nouvelle de Tegenaria et remarques sur Tegenaria saeva Black, et atraca C. Koch. Vie et Milieu, 8(2):211-220, Paris.
- Dresco, E. (1959) Araignées et Opilions capturées dans quelques cavités souterraines de L'Ouest et du Sud-Ouest de la France. Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle 2e ser. 31(1):88-94, Paris.
- Dresco, E. (1961) Araignées cavernicoles de Suisse (1re note). Annales de Spéologie, 16 (4): 377-379, Moulis, (Ariège).
- Dresco, E (1962) Araignées capturées en France dans des grottes ou des cavités souterraines. Ann. de Spéleo., 17(1):177-193, Moulis (Ariège).
- Dresco, E. (1963) Araignées cavernicoles d'Italie (1re note). Ann. de Spéleo., 18 (1): 13-30, Moulis (Ariège).
- Dresco, E. (1966) Etude de quelques espèces d'Araignées du genre Nesticus (Nesticidae). Ann. de Spéleo., 21(3): 795-813, Moulis (Ariège).
- Dresco, E. et Dresco-Derouet, L. (1960) Araignées et Opilions des cavités souterraines de Varzo (Piémont, Italie). Ann. de Spéleo., 15 (1): 107-115, Moulis (Ariège).
- Dresco, E. et Hubert, M. (1968) Araneae Speluncarum Galliae. Ann. de Spéleo., 23(2): 483-500. Moulis (Ariège).
- Gasperini, K. (1900) Prilog k dalmatinskoj fauni Myriapoda, Isopoda i Arachnida, Split.
- Hubert, M. (1964) Localités nouvelles ou peu connues de quelques Araignées cavernicoles françaises. Bull. du Mus. Hist. Nat., 2e ser., 36(1):86-96, Paris.

- Hubert, M. (1964-5) Remarques sur quelques espèces d'Araignées du genre Amaurobius C. Koch 1837 et description d'une espèce nouvelle. Bull. du Mus. Hist. Nat., 2e ser., 36(6):784-796, Paris.
- Jeannel, R. et Stankovič, S. (1924) Contribution à la connaissance des grottes de Serbie et de leur faune. Glas SKAN 113-50 (1):91-107, Beograd.
- Keyserling, E. (1862) Beschreibung einer neuen Spinne aus den Höhlen von Lasina, Verh. zool.-botan. Gesellsch., 12:539, Wien.
- Kolosváry, G. v. (1928) Die Spinnenfauna der ungarischen Höhlen. Mitteil. Über Höhlen- und Karstforsch. 4, Berlin.
- Kratochvíl, J. (1932) Sur quelques Araignées de Slavonie centrale. Bull. de Inst. Nat. Agron., C, 26, Brno.
- Kratochvíl, J. (1922) Liste générale des Araignées cavernicoles en Yougoslavie. Prirod. Razpr., 2: 165-226, Ljubljana.
- Kulczyński, V. (1904) Araneorum species novae tres in Dalmatia a Dre Cor. Chyzer lectae. Ann. Mus. Nat. Hung., 4, Budapest.
- Möllendorff, O. (1877) Beiträge zur Fauna Bosniens. Gorlitz.
- Nosek, A. (1907) Arachnoidea Montenigrina, Vest. Král. Čes. Spol. Nauk. Praha.
- Nosek, A. (1905) Die Arachniden der herzegowinischer Höhlen. Verh. zool.-botan. Gesellsch. 55, Wien.
- Petrovič, J. et Bugarski, D. (1968) Les grottes et les fossés dans le défilé des Portes de Fer et sur le plateau de Mirić, Zbornik priro. n. Mat. Srp., 34: 77-104, Novi Sad
- Schenkel, E. (1938) Spinnentiere von der iberischen Halbinsel. Ark. Zool., A. 30(24):1-29, Stockholm.
- Stojičević, D. (1929) Les Araignées de Serbie. Mus. Hist. Nat., 19, Beograd.
- Wiehle, H. (1931) Araneidae in Tierwelt Deutschlands 23, 1-136, G. Fischer, Jena
- Wiehle, H. (1953) Orthognatha - Cribellatae - Haplogynae - Entelegynae in Tierwelt Deutschlands 42 1-150, G. Fischer, Jena.

" Sur les photorécepteurs rétiniens de *Proteus anguinus*
Laurenti, Urodèle souterrain aux yeux rudimentaires " Note
préliminaire.

JACQUES P. DURAND (Laboratoire souterrain du C.N.R.S.
Moulis, Ariège.

Laboratoire de microscopie électronique appliquée à la biologie.
Paris/France)

- 1- Organisation de la cellule visuelle normale.
- 2- La cellule visuelle du Protée.
 - a) Etude optique.
 - b) Etude ultrastructurale.

1- Organisation de la cellule visuelle normale.

A la surface de la rétine se rencontrent les cellules visuelles. Il est commun d'y distinguer des cônes et des bâtonnets, parfois aussi comme chez le *Necturus* des cônes doubles (BROWN, GIBBONS et WALD 1963). En microscopie optique, connues depuis longtemps, plusieurs régions sont visibles: la zone nucléaire qui fait partie de la couche granuleuse dont les corps cellulaires sont en général disposés sur deux rangs chez les Urodèles, le paraboloïde vésiculeux peu réfringent au-dessus de la limitante externe; puis l'ellipsoïde qui est davantage réfringent et enfin l'article externe qui est l'appareil photorécepteur.

La microscopie électronique apporte des renseignements plus précis. De nombreux auteurs dont SJÖSTRAND (1961), DE ROBERTIS et LASANSKY (1960, 1961), FERNÁNDEZ-MORÁN (1961), N. CARASSO (1958, 1959) s'accordent sur un certain nombre de points :

Le segment interne de la cellule visuelle renferme la plupart des organites classiques. En particulier autour du noyau, dans le cytoplasme, existe un appareil de Golgi. Au-dessus de la membrane limitante externe constituée par le "cadre unissant" des extrémités des cellules gliales de Muller, le paraboloïde ou myoïde est constitué par une zone de cytoplasme comprenant l'ergastoplasme et des dépôts de glycogène (YAMADA 1960). L'ellipsoïde ou partie distale du segment interne est caractérisé par un grand nombre de mitochondries et des neuroprotofibrilles. Pour N. CARASSO, chez le Pleurodèle, les mitochondries des cônes sont plus volumineuses que celles des bâtonnets et se rassemblent souvent autour d'une enclave lipidique, chez d'autres animaux, elles peuvent être plus petites (MISSOTEN 1964).

Les organes de connexion entre segment interne et externe naissent le plus souvent à partir de l'un des centrioles du centrosome. Ce centriole (corps basal) donne un flagelle (procès ciliaire) qui passe dans le segment externe par un pédoncule. La membrane cellulaire peut ainsi remonter de façon plus ou moins intime le long du segment externe par des prolongements cytoplasmiques ou dendrites qui sont issus du sommet du segment interne. D'après BROWN, GIBBONS et WALD ce seraient les procès des neurones conducteurs des excitations.

Segment externe ou expansion externe des cellules visuelles.

L'article externe des cellules photoréceptrices est formé par un empilement régulier de disques à double membrane ("double membrane disc" de SJÖSTRAND 1948-1953) orientés perpendiculairement à l'axe de la cellule. Ces disques sont limités par la membrane cellulaire qui les entoure et qui rejoint le segment interne par l'intermédiaire du pédoncule excentré qui renferme "les fibres ciliaires".

En ce qui concerne la morphogenèse du segment externe, les opinions étant partagées, nous ne résumerons que les principales. En microscopie optique existent de nombreux travaux dont ceux de LEVI (1901, 1911) qui voit chez les jeunes larves de *Salamandra perspicillata*, une zone deutoplasmique en forme de capuchon qui s'allonge et devient conique. A l'apex du capuchon se différencient des granules réfringents qui se disposeront ensuite en disques transversaux. L'origine centrosomique de l'article externe des cônes et bâtonnets est connue depuis LÉBOUCQ (1909). Parmi les travaux récents, pour DE ROBERTIS (1956), le segment externe s'édifierait à partir d'un "matériel morphogénétique (vésicules et tubules) contenu dans le flagelle". N. CARASSO pensait que dans les cellules visuelles jeunes, à partir du centriole distal, la membrane plasmique se soulève et forme un diverticule où s'engagent les fibrilles flagellaires. La membrane s'accroît rapidement et présente de nombreux replis renfermant des vésicules et des tubules qui contribuent à la formation des disques ou saccules aplatis. SJÖSTRAND suggère par contre que les disques sont des invaginations de la membrane plasmique. Pour TOKUYASU et YUMADA (1959, 1960) l'invagination aurait lieu, à l'extrémité du segment externe, ce qui permettrait son élargissement vers la base. DE ROBERTIS (1960), DE ROBERTIS et LASANSKY admettent alors que les vésicules et tubules dériveraient de la membrane plasmique, mais cette invagination se ferait à partir des surfaces latérales. Pour EAKIN et WESTFALL (1961), il y aurait invagination à partir du sommet et des côtés en tubules, puis réorientation de ces derniers. NILSSON (1964) admet que les disques des bâtonnets et des cônes sont formés par invagination de la membrane plasmique, mais dans les bâtonnets de la grande majorité des disques est séparée de la membrane. Enfin pour MISSOTEN les invaginations se feraient à partir de la membrane plasmique apicale, et la régularisation de l'empilement de disques à partir de la base.

2- La cellule visuelle du Protée

Le rappel précédent ne prend toute son importance que lors de l'étude des photorécepteurs du Protée. En effet, il est nécessaire de connaître la construction de la cellule visuelle type pour comprendre la structure de celle-ci chez le Protée. A première vue, chez cet animal, elle paraît complètement dégénérée, pourtant il est possible d'y retrouver les éléments essentiels du photorécepteur.

a) Etude optique

Couche des noyaux des cellules visuelles. Chez le Protée les corps cellulaires des cellules visuelles sont disposés sur deux rangs. Leur épaisseur est de 20 μ à huit jours, 28 à 30 μ à deux mois, 24 μ à un an. Les noyaux sont plus arrondis que ceux des autres couches de la rétine. Ils sont aussi moins strictement alignés sur la limitante externe que dans le cas général et semblent parfois disposés sans ordre. Dans la rétine ciliaire et latéralement dans la couche des corps cellulaires, nous constatons chez les larves l'existence de figures de mitose, peu nombreuses, mais régulièrement rencontrées dans les coupes.

La membrane limitante externe de la rétine sur laquelle en général s'alignent les cônes et les bâtonnets a été vue chez l'adulte (HAWES 1946). Chez les larves, elle est peu visible et par endroits, lorsque les cellules visuelles sont faiblement alignées, on ne peut y voir arriver les prolongements des cellules gliales de MULLER.

Segment externe des cellules visuelles. Chez le Protée, les parties externes des cellules visuelles au cours de la vie larvaire sont sensiblement identiques à celles de l'adulte décrites par SCHLAMPP 1892, KAMMERER 1912 et HAWES. Elles sont peu nombreuses, moins que les noyaux des cellules visuelles. Elles sont le plus souvent réduites à une expansion cytoplasmique en demi-cercle ou globuleuse, quelquefois plus ou moins conique au-dessus du corps cellulaire. Cette zone supranucléaire qui ne prend ni l'éosine, ni l'hématoxyline ferrique, présente les mêmes caractères que la vésicule claire du paraboloïde peu colorable, seule la condensation superficielle du cytoplasme est colorable par le picro-indigo-carmin ou l'hématoxyline ferrique. La portion supérieure de l'expansion cytoplasmique étant plus sombre, ceci lui donne l'aspect des mottes deutoplasmiques des premiers stades de la différenciation des cellules visuelles décrites par LEVI, surtout quand chez certaines larves, un minuscule capuchon, ébauche de l'article externe, la surmonte. Nous retrouverons les mêmes éléments lors de l'apparition des cellules visuelles chez le Pleurodèle. Mais généralement nous ne voyons à la surface des cellules visuelles de la larve de Protée que des grains de pigment provenant de l'épithélium pigmenté de la rétine.

HAWES qui distingue bâtonnets et cônes pense que le développement est arrêté après le stade où les bâtonnets et les cônes sont arrivés à posséder leur structure distinctive. En accord avec SCHLAMPP et KAMMERER, qui ne les distinguent pas chez l'adulte, nous avouons ne pouvoir séparer les bâtonnets des cônes chez la larve. Il est seulement possible d'attribuer aux premiers les noyaux à disposition interne et aux cônes les noyaux à disposition plus superficielle. Après cette étude en microscopie optique nous ne savons avec certitude si les cellules visuelles du Protée résultent de la dégénérescence d'éléments différenciés, ou si elles demeurent à un niveau de différenciation comparable aux premiers stades de leur développement ou bien encore si elles ne se développent pas. Aussi avons-nous entrepris leur étude ultrastructurale.

b) Etude ultrastructurale

La microscopie électronique permet d'apporter une solution à l'ancienne polémique portant sur la structure des cellules visuelles involuées ou non et surtout une vérification des observations optiques sur la présence d'articles externes à ces cellules visuelles, elle permet également la comparaison avec l'ultrastructure des cellules visuelles d'un autre Proteidae, le Necturus (BROWN, GIBBONS et WALD).

Pour permettre cette comparaison, les yeux de Protée, ont été fixés suivant le protocole utilisé par les auteurs précédents, qui s'inspirèrent eux mêmes de PALADE (1952) et CAULFIELD (1957). Après anesthésie au MSS 222, les yeux ont été prélevés directement chez l'adulte; ils ont été fixés 1 h à 1 h 30 à la température de la pièce dans l'acide osmique à 1% et 2%, tamponné à PH = 7,4 environ dans la solution de PALADE : acétate de véronal contenant 4,5 g de saccharose et 0,022 g de chlorure de calcium pour 100 cc. Après fixation, déshydratation et inclusion dans l'Epon, les coupes ont été exécutées au microtome Reichert avec des couteaux de verre et contrastées à l'acétate d'uranyle saturé dans l'alcool 50° et au citrate de plomb suivant REYNOLD (1963).

La description qui suit intéresse les cellules visuelles en position centrale dans la rétine, car latéralement vers la rétine ciliaire elle n'est plus exactement la même. Les formations myéloïdes et les segments externes des cellules visuelles ne sont plus rencontrés. Au dessus des corps cellulaires, les mitochondries caractéristiques de l'ellipsoïde, sont remplacées par quelques mitochondries à matrice plus claire et aux crêtes trabéculaires marquées.

Article interne des cellules visuelles. Dans le cytoplasme, au dessus du noyau, une zone assez étroite correspond au paraboloïde (myoïde) et apparaît moins marquée que celle de l'ellipsoïde. On trouve à ce niveau des zones importantes (4 à 7 μ environ), denses aux électrons, limitées par une membrane double et groupées le plus souvent par deux ou par quatre. Elles présentent parfois une allure striée mais en général très finement granuleuse. Chez Rana pipiens, Rana temporaria et le Discoglossus au même endroit dans le cytoplasme du myoïde NGUYEN H. ANH (1969) décrit une formation de tubules clairs et sombres donnant au cytoplasme un aspect quadrillé. Il n'y a pas ici identité morphologique, de plus, ces formations seraient en continuité avec le réticulum endoplasmique, alors que chez le Protée par leur situation, leurs membranes doubles, le matériel granuleux dense (50 à 100 Å) qu'elles renferment et aussi par l'observation assez rares de crêtes trabéculaires, les zones en question présentent un aspect voisin de celui des mitochondries de l'ellipsoïde immédiatement adjacentes. On observe de nombreuses vésicules du réticulum endoplasmique et particules ribosomiques, ainsi que quelques neuroprotofibrilles.

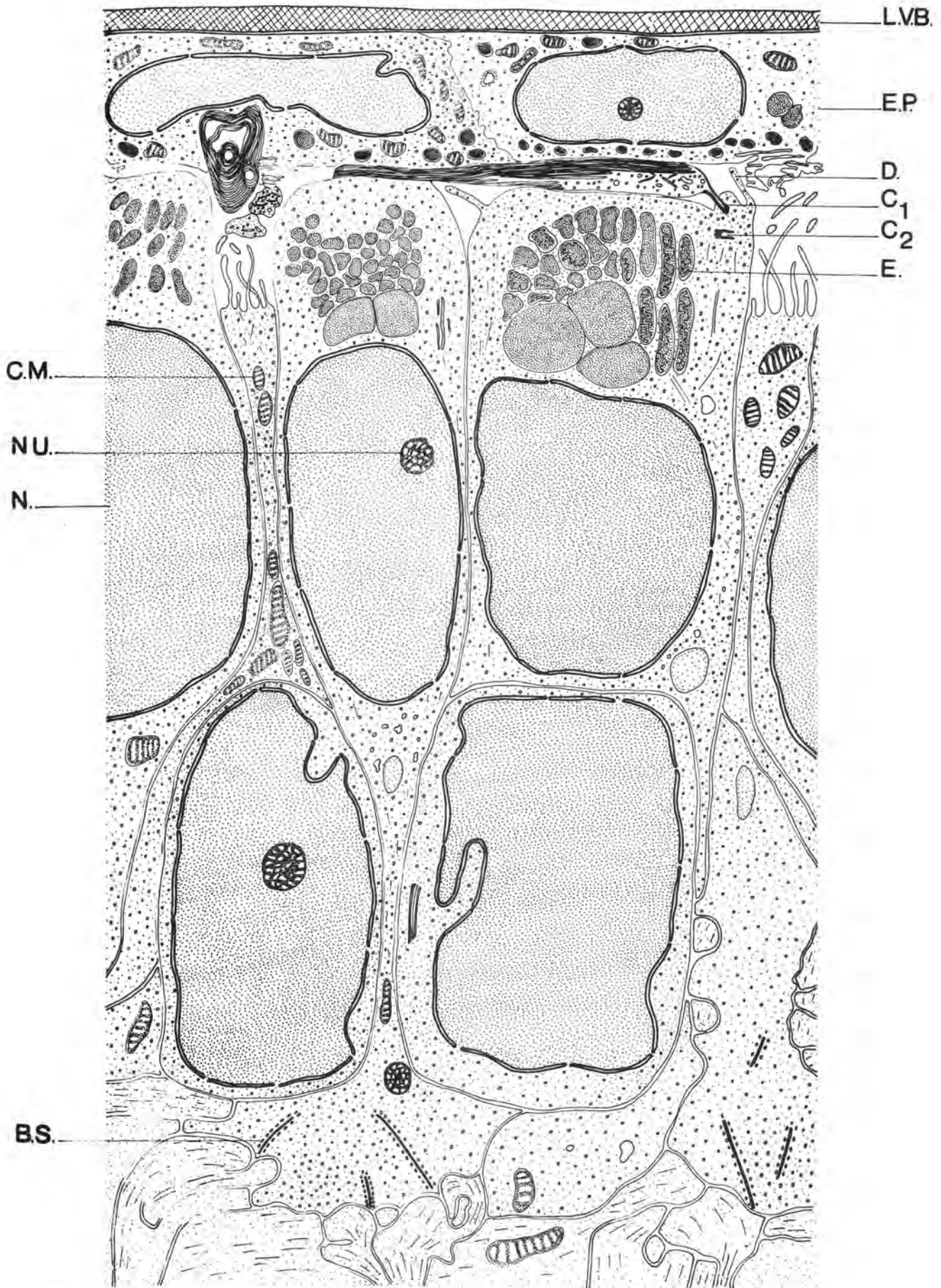


Fig. 1 B.S. - Bandelette synaptique
 C₁ - Centriole proximal ou corps basal
 C₂ = Centriole distal

C.M = Cellule gliale de Muller
 D. = Dendrite
 E. = Ellipsoide

E.P. = Epithelium pigmenté
 L.V.B. = Lame vitrée de Bruch
 N. = Noyau
 Nu = Nucléole

Chez le Protée comme chez le Necturus l'ellipsoïde est essentiellement constitué de mitochondries denses aux électrons, aux enveloppes doubles séparées par une zone claire (épaisseur totale 240 à 340 Å). L'organisation caractéristique des cristae trabeculae n'apparaît pas ici. Les mitochondries se touchent parfois membrane contre membrane. Elles sont très spéciales car différentes des mitochondries de l'épithélium pigmentaire ou de celles des cellules de Muller et des corps cellulaires. Ces dernières présentent des crêtes trabéculaires bien marquées dans une matrice plus claire (1,5 à 2 µ). Les mitochondries de l'ellipsoïde arrondies ou allongées mesurent de 0,5 à 3 µ. Parfois à ce niveau on remarque des différences entre deux cellules visuelles contigües où certaines mitochondries un peu moins denses aux électrons sont plus grandes et mieux orientées.

Les cellules visuelles sont généralement séparées par les très minces expansions des cellules de Muller qui ne semblent renfermer que des vésicules plus petites que celles des ellipsoïdes, des fibrilles et aussi vers l'extérieur quelques mitochondries à matrice assez claire. Elles montrent des digitations entre les segments externes.

L'article interne est relié à l'article externe par un procès ciliaire issu d'un corps basal. Ce centriole modifié envoie des fibrilles ciliaires dans un pédoncule qui supporte le segment externe des cellules visuelles. Nous avons aussi pu voir les dendrites (prolongements cytoplasmiques) que l'on rencontre chez le Necturus. L'existence du pédoncule montre bien que certaines figures de myéline, ainsi que les empilements plus ou moins réguliers de disques sont enfermés dans la même membrane plasmique que le reste des cellules visuelles, et sont bien des rudiments très déformés de l'article externe de ces cellules. Le pédicule a environ 0,45 µ de diamètre et 0,90 µ de hauteur et est plus important que celui que l'on rencontre chez l'homme (0,2 µ et 0,5 µ MISSOTEN). Il est classiquement implanté dans une légère dépression excentrique située à la face externe de l'article interne. Quelquefois, peut être dans des coupes latérales par rapport au pédoncule, le passage semble être direct entre le cytoplasme de l'ellipsoïde et l'empilement de saccules qui occuperait l'extrémité de l'article interne. Cette disposition a été retrouvée chez les cellules visuelles anormales (TOKUYASU et YAMADA 1960).

Expansion externe des cellules visuelles. Si en microscopie photonique il est facile de reconnaître trois types de cellules visuelles chez le Necturus : bâtonnets, cônes et doubles cônes, cela l'est beaucoup moins chez le Protée où les cellules sont moins différenciées. On ne peut pour l'instant reconnaître que deux types de cellules suivant la disposition superficielle ou profonde des corps cellulaires qui pourraient être respectivement celle de cônes et de bâtonnets. Le nombre des récepteurs est aussi et de loin inférieur à celui du Necturus. Chez le Necturus l'article externe du bâtonnet a 12 µ de diamètre et 30 µ de long, celui du cône 5-9 µ de diamètre et 24 µ de long. La forme très irrégulière du segment externe du Protée ne permet guère de comparaison avec celle cylindrique et allongée du Necturus. On distingue des formations qui, suivant l'état de l'organe, et aussi le plan de coupe, peuvent entrer dans deux catégories comportant de nombreux intermédiaires :

- a) Des articles externes formés d'empilements aplatis de membranes paires plus ou moins vésiculisées aux extrémités et dont on peut donner une valeur de 10 à 30 µ pour la largeur et 1 à 2 µ pour la hauteur.
- b) Des formations plus aberrantes dont nous avons vu qu'elles pourraient être de simples figures de myéline appartenant à l'épithélium pigmenté, si elles n'étaient réunies à la cellule visuelle, et si leur localisation n'était dans la zone où il est habituel de rencontrer les articles externes des cellules visuelles : immédiatement au contact de l'épithélium pigmenté et au-dessus de l'amas caractéristique des mitochondries de l'ellipsoïde. Les saccules aplatis sont enroulés sur eux-mêmes, quelquefois la formation présente une remarquable allure concentrique (8 à 18 µ de largeur et 3 à 5 µ d'épaisseur).

Il faut faire ici quelques remarques car toutes les figures de myéline que nous rencontrons dans cette région ne sont pas des articles externes, mais le plus souvent des formations du même type que "les myeloid bodies" que PORTER et YAMADA 1960 décrivent dans les cellules de l'épithélium pigmenté de Rana pipiens et peuvent être une différenciation du réticulum endoplasmique devenue des photorécepteurs intracellulaires.

Il faut reconnaître aussi que la fixation au tetroxyde d'osmium est quelquefois responsable de déformations et vésiculations importantes au niveau des membranes paires de l'article externe (EAKIN 1965) encore que ce ne soit pas toujours le cas (EAKIN et WESTFALL 1961 ; BROWN, GIBBONS et WALD 1963 ; NILSSON 1964).

Quoiqu'il en soit on remarque un aplatissement considérable au niveau des formations appartenant à l'article externe, leur hauteur et leur largeur étant proportionnellement inverses par rapport à celles de l'article externe des cellules visuelles normales du Necturus.

Après fixation à l'acide osmique, ici comme chez les autres vertébrés, la membrane plasmique enveloppe des saccules aplatis à "double membrane" et l'article externe paraît constitué par une pile de membranes paires transversales qui sont régulièrement seulement au voisinage immédiat du pédicule.

Chez le Protés	Chez le Necturus (d'après BROWN, GIBBONS, WALD)		
	bâtonnets	cônes	
Dimensions	10-30 x 1-2 μ env.	12 x 30 μ	5-9 x 24 μ
Nombres de Membranes paires	20 à 30 paires (50 max.)	1100	750
Nombre de Membranes paires par micron de hauteur	24 env.	37	31
Épaisseur d'un saccule à double membrane	280 Å env.	50 Å	50 Å
Espace entre les membranes d'un saccule	120 Å env.	0-40 Å	0-40 Å
Espace entre une paire de membranes	120-240 Å	150 Å	200 Å
Période entre des unités qui se répètent	460 Å env.	270 Å	320 Å

Ainsi les dimensions précédentes sont elles plus importantes chez le Protés, alors que le nombre de double-membranes est plus faible.

Les doubles-membranes sont parfois fragmentées en groupe de vésicules qui peuvent rester alignées, mais souvent ces vésicules acquièrent une très grande taille; de ce fait les structures régulières de l'empilement de disques se défont. A la limite on ne retrouve que des vésicules et des microtubules à orientation anarchique. Il existe tous les termes entre des organes aux sacs bien empilés et les figures de myéline concentriques. Par ailleurs, on pourrait se demander si ces vésicules ne sont pas dégénératives, car elles sont un peu analogues à celles que l'on retrouve, lors de la désintégration progressive des membranes au cours de l'injection de iodo-acétates chez le lapin (LASANSKY et DE ROBERTIS 1959) ou de la carence en vitamine A, chez le rat DOWLING et GIBBONS (1961) qui considèrent les formations sphériques comme un signe de haute dégénérescence. Il est également troublant de constater un parallélisme morphologique avec une lignée de rats affectés d'une dystrophie héréditaire (DOWLING et SIDMAN 1962) ou encore avec les bâtonnets involués de la rétine de la souris C3H (DE ROBERTIS et LASANSKY 1961) dont la dégénérescence tapéto-rétinienne est un caractère Mendélien récessif. Les premiers stades de la morphogenèse se déroulent normalement et le segment externe se développe à partir du cil primitif, la formation du matériel membranaux commence, c'est alors que la croissance du segment externe devient désordonnée et ne peut atteindre le stade où les sacs se remodelent, se réorientent en empilement régulier. Au contraire ces formations deviennent anormales. Il y a même des changements dans le segment interne où le cytoplasme paraît plus dense. Au cours des changements drastiques qui s'opèrent au niveau du segment externe et à la différence de ce qui se passe chez le Protée il y a lyse des mitochondries, altération des jonctions synaptiques et la mort de la cellule est le terme de l'involution! En ce qui concerne la souris C3H, la dernière hypothèse admise serait que cette altération génétique résiderait dans l'absence "des facteurs qui contrôlent la différenciation et la croissance des composants sub-cellulaires des cellules visuelles". Les observations précédentes révélant combien les changements de structure sont liés aux changements physiologiques, ne serait-il pas intéressant de connaître, si un éventuel défaut enzymatique plus ou moins héréditaire chez le Protée ne pourrait être à la base des modifications structurales?

Ainsi malgré de nombreux travaux les phénomènes d'involution au niveau des photorécepteurs semblent encore mal connus. En ce qui concerne le Protée il faut rappeler qu'en dehors du phénomène de dégénérescence cette tendance à la vésiculation peut être accentuée lors de fixations imparfaites, les saccules étant très sensibles osmotiquement à un fixateur hypotonique. Des travaux en cours permettront aussi de vérifier si ces vésicules sont une des formations première de la morphogenèse de l'article externe, ce qui ne semble pas être le cas chez *Rana pipiens* (NILSSON 1964).

En résumé on peut voir, pour l'instant, dans les photorécepteurs du Protée des organes construits suivant le schéma classique, mais qui ne seraient point parvenus au terme de leur développement et présentent un aspect rudimentaire et dégénéré.

Travaux cités

- BROWN P.K., GIBBONS I.R. et WALD G. - 1963- The visual cells and visual pigment of the mudpuppy, Necturus, Jour.Cell. Biol., 19,1,79-106.
- CARASSO N. - 1958- Ultra-structure des cellules visuelles de larves d'Amphibiens. C.R.Acad.Sc.Paris, 247,527-531.
- CARASSO N. - 1959- Etude au microscope électronique de la morphogénèse du segment externe des cellules visuelles chez le Pleurodèle, C.R. Acad.Sc.Paris, 248,3058-3069.
- CAULFIELD J.B. - 1957- Effets of varying the vehicle for osO₄ in tissue fixation, J. Biophysic. and Biochem.Cytol. 3,827.
- DE ROBERTIS E. - 1956- Morphogenesis of the retinal rods, an electron microscope study, J.Biophysic.and Bioch. Cytol. 2,4,209-221.
- DE ROBERTIS E. - 1960- Some observations on the ultrastructure and morphogenesis of photoreceptors, J.Gen.Physiol., 43,6,1-14
- DE ROBERTIS E. et LASANSKY A. - 1961- Ultrastructure and chemical organization of photoreceptors, in: The Structure of the Eye, (G.K. Smelser éditeur), N.Y. Academic Press, 29-49
- DOWLING J.E. et GIBBONS I.R. - 1961- The effect of vitamin A deficiency on the fine structure of the retina, in: The Structure of the Eye, (G.K. Smelser éditeur), N.Y. Academic Press, 85-99.
- DOWLING J.E. et SIDMAN R.L. - 1962- Inherited retinal dystrophy in the rat, J. Cell.Biol. 14, 73-109.
- EAKIN R.M. - 1965- Differentiation of rods and cones in total darkness, J.Cell.Biol. U.S.A., 25,162-165.
- EAKIN R.M. et WESTFALL J.A. - 1961- The development of photoreceptors in the strobilorgan of the treefrog, Hyla regilla. Embryologia, 6,84-98.
- FERNÁNDEZ-MORÁN H. - 1961- The fine structure of Vertebrate and Invertebrate Photoreceptors As revealed by Low-Temperature Electron Microscopy in: The Structure of the Eye (G.K. Smelser éditeur) N.Y. 521-556.
- HAMES R.S. - 1946- On the eyes and reactions to light of Proteus anguinus, Quart.Jour.Microsc.Sc.N.S. 86,1-53-
- KAMMERER, P. - 1912- Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduction bei Proteus anguinus Laur., Archiv. f. Entwicklunsm. 33,349-461.
- LASANSKY A. et DE ROBERTIS E. - 1959- Submicroscopic changes in visual cells of the rabbit induced by iodo-acetate, J.Bio. Phys. Biochim.Cytol. 5, 245-250.
- LEBOUCQ G. - 1909- Contribution à l'étude de l'histogénèse de la rétine chez les Mammifères, Arch. Anat.micros 10,555-605.
- LEVI G. - 1901- Osservazioni sullo sviluppo dei coni e bastoncini della retina degli Urodell, Lo Sperimentale, 54,521-539.
- LEVI G. - 1911- Ulteriori studi sullo sviluppo delle cellule visive negli Anfibi, Anat.Anz., 47,192-199.
- MISSOTEN L. - 1964- L'Ultrastructure des tissus oculaires, Bull.Soc.Belge Ophtalm. 136,1,1-202.
- NGUYEN H. ANH.J. - 1969- Organisation particulière du réticulum endoplasmique dans le segment interne des bâtonnets et la rétine chez les Batraciens, J. Microscopie, 8,145-148.
- NILSON S.E.G. - 1964- Receptor cell outer segment. Development and Ultrastructure of the Disk Membranes in the Retina of the Tadpole (Rana pinions), J.Ultrast.Research, 11,581-620
- PALADE G.E. - 1952- A study of fixation for electron microscopy, J.Exp.Med., 95,285-298.
- PORTER K.R. et YAMADA E. - 1960- Studies on the endoplasmic reticulum. V. Its form and Differentiation in Pigment Epithelial Cells of the Frog Retina., J.Biophys.Bioch.Cytol. 8,181-205.
- REYNOLDS E.S. - 1963- The use of lead citrate at high PH as an electron opaque stain for electron microscopy, J. Cell.Biol. 17,208.
- SCHLAMPP K.W. - 1892- Das Auge des Grottenolmes (Proteus anguinus) Zeit.f.wiss.Zool., 53,537-557
- SJÖSTRAND F.S. - 1953- The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope, J.Cell.Comp.Physiol., 42,15-44.
- SJÖSTRAND F.S. - 1961- Electron Microscopy of the Retina, in: The Structure of the Eye, (G.K. Smelser éditeur), N.Y. Academic Press, 1-28.
- TOKUYASU K. et YAMADA E. - 1959- The fine structure of the retina studied with the electron microscope. IV- Morphogenesis of outer segments of retinal rods, J. Biophys.Biochem. Cytol., 6,225-230.
- TOKUYASU K. et YAMADA E. - 1960- The fine structure of the retina V- Abnormal retinal rods and their morphogenesis, J.Biophys. Biochem. Cytol., 7,187-190.
- YAMADA E. - 1960- Observations on the structure of photoreceptive elements in the vertebrate eye, J. Electron-micr. (Jap.) 9, 1-14.

Quelques données récentes sur l'Ecologie souterraine

C. JUBERTHIE et R. ROUCH (Laboratoire souterrain du C.N.R.S.
Moulis / France)

Les recherches faunistiques poursuivies dans les grottes depuis la fin du siècle dernier ont été accompagnées d'observations qui ont conduit à une première description approchée et devenue classique des caractéristiques écologiques du milieu souterrain. A la suite de RACOVITZA (1907), de JEANNEL (1926, 1943, 1950) elle peut être ainsi résumée:

Le domaine souterrain, spécialement les zones où vivent les animaux troglobies, est un habitat à température constante et basse, à atmosphère calme, proche de la saturation, sans rythmes journaliers de température et d'humidité de l'air, mais avec seulement de lentes et faibles variations saisonnières. L'humidité de l'air est le facteur écologique le plus important pour les troglobies terrestres.

A la suite de l'observation de Coléoptères Diaprius à des températures de 6°08 à 9°05 en hiver, et 11° à 14° en été dans des grottes de l'Ardèche, JEANNEL (1926) amende ainsi le schéma précédent: "Beaucoup de cavernes ont une température constante, qui ne varie à peine que de quelques dixièmes de degré au cours de l'année, mais il est possible qu'un grand nombre présente des variations saisonnières". En l'absence de documents complémentaires, l'amplitude des variations subies par ces troglobies ardéchoises a été ultérieurement considérée comme exceptionnelle (VANDEL 1964).

Quant à l'étude du domaine souterrain, les auteurs sont d'accord pour ne pas le limiter aux grottes. RACOVITZA et JEANNEL ont insisté sur la présence d'un réseau de fentes, qui représentait pour ce dernier l'habitat principal des Coléoptères troglobies les plus évolués dont on ne trouve pas les larves dans les grottes. En ce qui concerne le domaine des eaux souterraines, il est considérable. On distingue de façon classique les terrains perméables en petit (sous-écoulement de ruisseaux ou de rivière, nappes alluviales, plages littorales) et les terrains perméables en grand dont le type est représenté par les massifs calcaires soumis à la karstification. Bien que très richement peuplé, les terrains perméables en petit ne seront pas évoqués dans cet article consacré aux systèmes karstiques.

Les études écologiques souterraines ont rapidement progressé ces dernières années en France grâce à la conjonction de plusieurs facteurs:

- en premier lieu, l'implantation privilégiée du Laboratoire souterrain au cœur d'une région karstique riche en grottes a rendu possible les études continues indispensables à la détermination des variations climatiques souterraines et à l'étude de certaines zones inaccessibles à l'homme;
- ensuite, la mise au point d'appareils ultrasensibles a permis l'étude des microclimats des milieux réduits en volume où vivent les Arthropodes troglobies;
- enfin la mise au point de nouvelles méthodes de prospections des Invertébrés aquatiques a renouvelé les conceptions sur le peuplement du milieu souterrain par les Invertébrés aquatiques.

Il faut signaler que les recherches écologiques souterraines connaissent actuellement un important développement dans le monde.

1.- Ecologie des animaux troglobies aquatiques.

Les recherches, d'ordre écologique, sur les animaux aquatiques souterrains ont été pendant longtemps limitées à l'étude des collections d'eau situées dans les cavités accessibles à l'homme. C'est ainsi que la plupart des auteurs étaient amenés à considérer différents milieux dans les grottes tels que les petites flaques sur limon, les gours, les grands bassins, les eaux courantes endogènes, etc... Les populations de ces biotopes montrent une relative pauvreté quantitative en animaux souterrains, ce qui a incité quelques auteurs à considérer les grottes comme un habitat limité de la faune souterraine.

Les premiers Biospéologues avaient cependant insisté sur l'importance du réseau de fentes; toutefois, aucune étude n'avait démontré de façon décisive qu'il joue dans le peuplement des massifs karstiques en animaux aquatiques.

Des recherches récentes ont montré que ce peuplement prenait une autre dimension dès lors que l'on substituait à la notion de grottes et des réserves aqualifères qu'elles renferment, le cadre plus général de la circulation des eaux dans un système karstique tel qu'il est proposé par les hydrogéologues (ROUCH 1968).

On admet généralement à la suite de leurs travaux, qu'un massif karstique comprend plusieurs zones superposées:

- Dans la zone supérieure, les eaux météoriques s'infiltrent en suivant un trajet de type sub-vertical le long de fissures ou de fentes: GEZE (1965) a proposé pour cette zone le terme de Zone de Percolation Temporaire.
- Succédant à ce type de cheminement vertical, les eaux ont tendance, dans la zone moyenne, à s'écouler horizontalement vers les exutoires. C'est le domaine des rivières à écoulement libre pour lesquelles GEZE (1965) a proposé le terme de Zone de circulation permanente, CAVAILLE (1964) celui de Galerie Amphibies, et ROUCH de zone Amphibie.

- Il existe enfin, dans certains cas, une zone inférieure située sous le niveau des exutoires, noyée en permanence, c'est la Zone d'imbibition générale (GEZE 1965) ou plus simplement Zone Noyée.

Les diverses cavités explorées par l'homme, naturelles ou artificielle, recoupent ou permettent d'accéder à ces trois zones.

a) Peuplement de la Zone de Percolation Temporaire

Les eaux d'infiltration qui pénètrent dans les cavités situées dans cette zone peuvent, dans certains cas, s'accumuler et déterminer la formation soit de bassins, soit de gours dont le fond est plus ou moins perméables. Dès que l'alimentation en eau s'arrête, on assiste à un assèchement total ou partiel de ces bassins, assèchement qui est dû davantage à l'infiltration des eaux qu'à leur évaporation. Du seul point de vue hydraulique, il est évident qu'ils ne constituent pas des systèmes isolés, mais représentent, au contraire, la partie accessible d'un système de drainage qui, issu de la surface, tend à rejoindre les zones inférieures du massif karstique.

ROUCH (1968) puis DELAY (1968) ont montré que dans le cas de certains groupes de Crustacés (Cyclopidés, Harpacticidés, Asellidés du genre Stenasellus, Syncaridés du genre Bathynella) les animaux que l'on rencontre dans les pièces d'eau de la Zone de Percolation Temporaire proviennent des systèmes aquifères sous ou sus-jacents. Ainsi est apparue l'obligation d'étudier les gours non plus en tant que biotopes isolés mais dans le cadre de l'infiltration des eaux superficielles. Ceci nécessite l'enregistrement des débits au niveau des cavités en fonction de la pluviométrie et du climat extérieur, et le filtrage permanent de ces circulations préférentielles. Par ces méthodes indirectes il devient possible de rendre compte du peuplement de cette zone et de montrer le rôle que jouent les fissures et les fentes tant du point de vue du transit des animaux que de l'apport de nourriture. La composition qualitative et quantitative des communautés animales observées dans les cavités situées dans la Zone de Percolation Temporaire est le reflet des conditions locales propres à chaque système. Il semble donc que l'on puisse tenir les pièces d'eau des cavités de cette zone pour des "niches écologiques" (au sens de Paulian).

b) Peuplement de la Zone moyenne ou Zone Amphibie

Seuls, pendant longtemps, les organismes qui nagent ou qui vivent sur le fond des cours d'eau souterrains qui caractérisent cette zone, ont fait l'objet de recherches méthodiques. L'alternance de crues et de décrues qui se succèdent au cours des mois rend difficile le développement de certains groupes d'animaux en populations abondantes: c'est le cas pour les Copépodes toujours peu nombreux dans les laisses d'eau de cette zone. C'est pourquoi on a souvent considéré les rivières souterraines comme étant relativement pauvres en animaux souterrains de taille microscopique.

Dans certains cas, le lit des rivières souterraines présente un remplissage alluvionnaire. Depuis une dizaine d'années déjà, en Roumanie, et plus récemment en France, des recherches ont été poursuivies sur les milieux d'interstices ainsi réalisés. Il s'est avéré qu'ils sont riches en espèces hypogées appartenant aux groupes suivants: Turbellariés, Cyclopidés, Harpacticidés, Asellidés, Microcerbérinés, Amphipodes et Syncaridés.

Dans le cadre du peuplement des massifs karstiques, les milieux d'interstices représentent donc un biotope important, et qui, à ce jour, demeure encore peu étudié.

c) Peuplement de la Zone Noyée

Bien que reconnue depuis longtemps par les Hydrogéologues, la Zone Noyée des karsts n'a guère retenu l'attention des Zoologistes jusqu'à ces dernières années. En effet, l'étude du peuplement de cette zone par des méthodes classiques était rendue difficile en raison des volumes d'eau considérables qu'elle renferme. Si l'on excepte les récoltes à vue, la pose de balances appâtées au niveau de certains regards donnant sur cette partie inférieure des karsts, qui avaient permis de récolter quelques espèces en assez faibles quantités, aucune investigation méthodique n'avait été entreprise.

Les données récentes que nous possédons sur la Zone Noyée des karsts sont dues à l'exploitation de l'entraînement par l'eau des animaux aquatiques souterrains, hors de leurs biotopes habituels.

En plaçant des filets à maille fine dans les exurgences, il a été possible d'intercepter des représentants de plusieurs groupes d'animaux hypogés.

Cette méthode s'est avérée particulièrement productive dans le cas de l'étude des Harpacticidés hypogés qui peuplent un système karstique des Pyrénées Ariégeoises. On a pu estimer qu'au niveau de la résurgence du Baget, (Cne Alas-Balaguères) un minimum de 80.000 et peut-être 500.000 Harpacticidés souterrains étaient entraînés chaque année. Ceci permet de penser que le peuplement amont de ce système est beaucoup plus riche que ne le laissent supposer le résultat des récoltes effectuées dans la grotte de Sainte-Catherine qui n'est qu'une faible partie de ce système (ROUCH 1968).

Le filtrage de façon continue des exurgences d'un karst noyé situé dans l'Hérault (système des Cent-Fons) a permis de constater à nouveau ce phénomène "d'hémorragie". Alors que des études antérieures avaient fait connaître 5 espèces de Crustacés souterrains dans les regards de ce système, leur nombre a été porté à 19. Des formes soit nouvelles soit inconnues dans cette région ont été ainsi obtenues. Elles appartiennent aux groupes suivants: Cyclopidae, Harpacticidae, Micropararellidae, Asellidae, Amphipodes des genres Salentinella et Ingolfiella. Pendant la période étudiée, qui a duré quelques mois, le nombre d'individus entraînés a été estimé à plusieurs dizaines de milliers (ROUCH, JUBERTHIE, JUBERTHIE-JUPEAU 1968).

À la lumière de ces deux exemples, il apparaît donc que la zone noyée des karsts constitue un milieu exceptionnellement riche en formes souterraines.

d) Conclusions

En ce qui concerne la faune aquatique souterraine des massifs karstiques nous sommes donc amenés à formuler plusieurs conclusions:

- 1- Les populations observées dans les collections d'eau des grottes nous donnent une image très imparfaite du peuplement des massifs karstiques.
- 2- Les notions apportées par les Hydrogéologues permettent de définir le milieu souterrain, non plus à partir des différents aspects que prennent les collections d'eau dans les cavités, mais en fonction des circulations d'eau dans un système karstique.
- 3- Les premiers résultats obtenus permettent d'envisager un peuplement généralisé des eaux souterraines d'un massif karstique.
- 4- Le transit des animaux le long des circulations préférentielles de la Zone de Percolation Temporaire, l'importance du peuplement des milieux d'interstices des rivières de la Zone moyenne, le phénomène d'"hémorragie" constaté au niveau des exurgences et la richesse de la zone noyée sont autant d'arguments qui plaident en faveur de la présence des populations abondantes dans les massifs karstiques.

II- Ecologie des troglobies terrestres.

Les Arthropodes terrestres troglobies sont tous des animaux de très petite taille, de sorte que l'étude des caractéristiques climatiques du milieu dans lequel ils vivent doit être envisagée à leur échelle.

a) Microclimat des milieux où vivent les troglobies terrestres.

La plupart de ces Arthropodes se déplacent dans la couche d'air de quelques millimètres d'épaisseur qui est au contact d'un substrat; ce substrat peut être représenté par une paroi concrétionnée ou non, une plaque argileuse, une pierre ou une fente. Ce complexe air-substrat, limité dans l'espace, constitue le véritable milieu de la vie des troglobies. Nous appelons microclimats souterrains le climat de ce type de milieu qui est à l'échelle de l'animal. Ces microclimats sont le plus souvent différents du climat dans l'axe des galeries, car la dynamique de la couche d'air proche du substrat est atténuée; cette zone est le siège d'échanges thermiques et hydriques fluctuant entre l'air et le substrat qui modifient les caractéristiques climatiques des deux éléments. On sait que le substrat emmagasine l'eau de condensation et de percolation ou l'abandonne dans l'air selon les circonstances.

L'étude de ce milieu réduit en volume nécessite des sondes petites et très sensibles, et des enregistrements, car à ce niveau une mesure instantanée et isolée ne peut révéler les fluctuations microclimatiques. L'échelle thermique et encore plus l'échelle hydrique des milieux où vivent les troglobies sont certes très étroites par rapport à celles dans lesquelles vivent les Arthropodes épiques, mais le microclimat de ces zones est très loin d'être stable (JUBERTHIE 1969). Le microclimat n'est stable qu'à certaines périodes, ou vraisemblablement dans les petites niches confinées où vivent certaines larves de troglobies. C'est ainsi que dans la grotte de Sainte-Catherine, le microclimat au niveau des parois stalagmitiques où se déplacent les Aphaenops carberus peut-être relativement stable en période de condensation générale, en été, mais peut présenter à d'autres périodes, en atmosphère proche de la saturation, des microvariations rapides de la température de l'ordre de plusieurs centièmes à un dixième de degré toutes les 1 à 5 minutes; les variations résultent de microventilations irrégulières pouvant atteindre 20 cm par seconde; elles provoquent une microévaporation, observable par les baisses rapides et très brèves de la température. Les Aphaenops disparaissent lorsque la fréquence ou l'amplitude de ces variations augmente, lorsque le substrat se dessèche, ou, lorsqu'il est inondé par les eaux de percolation.

Enfin pour les Arthropodes considérés ici, il faut souligner que les variations microclimatiques s'atténuent au fur et à mesure que l'on se rapproche du substrat, de sorte que les Arthropodes troglobies terrestres vivent dans un microclimat d'autant moins variable qu'ils sont de plus petite taille.

b) Relations entre le topoclimat et les populations troglobies.

Il convient de replacer ces microclimats dans le contexte plus général des variations saisonnières, interjournalières (1) et nyctémérales du climat général de la grotte ou topoclimat, qui est lui-même sous la dépendance du climat extérieur. Les variations du topoclimat induisent, en effet, une grande partie des variations thermiques, dynamique et hydrique de l'air qui circule sur le substrat.

Ces relations étroites entre microclimat et topoclimat sont à la base de la recherche des relations entre les variations des populations troglobies et les variations du topoclimat, afin de déterminer si, les fluctuations climatiques sont suffisantes pour retentir sur la vie des troglobies. Ce n'était pas l'opinion de RACOVITZA (1907) qui pensait que ces variations étaient négligeables, ni la tendance des auteurs suivants (JEANNEL, A. VANDEL 1968) qui admettent que le milieu souterrain est d'autant plus favorable aux troglobies qu'il est plus constant, le domaine des fentes, pour le premier ou les domaines les plus profonds pour le second, semblant les biotopes correspondant le mieux aux exigences attribuées aux troglobies.

Actuellement, les études poursuivies en continu en climatologie souterraine ont permis de mettre en évidence une série de variations non négligeables du climat souterrain; les études biologiques montrent par ailleurs que ces variations influent sur le comportement, le nombre, et vraisemblablement la reproduction des troglobies, dont l'habitat n'est pas limité aux zones les plus stables.

(1) Variations s'étendant sur plusieurs jours.

Des résultats concordants ont été obtenus dans trois types de topoclimat.

1.- Galerie descendante soumise à deux régimes climatiques, un de saison chaude et un de saison froide.

Le type en est représenté par la galerie descendante de la grotte de Sainte-Catherine située dans un karst de moyenne altitude dans l'Ariège. Les populations des Coléoptères Aphaenops cerberus et Speonomus infernus adultes y montrent des variations saisonnières quantitatives qui sont en relation avec les changements saisonniers du topoclimat: le nombre des individus est élevé en régime calme de saison chaude, caractérisé par un régime de convection, des phénomènes de condensation généralisés, une température voisine de 9^oC, un microclimat très peu variable; elle est minimum en régime de saison froide caractérisé par l'écoulement d'un air froid, non saturé, qui dessèche peu à peu le substrat, une température souvent voisine de 5^oC, et une ventilation forte. Dans les stations les plus proches de l'entrée, donc, les plus soumises aux perturbations du climat, les animaux disparaissent complètement, tandis que dans les stations plus profondes un certain nombre d'individus persiste dans des conditions microclimatiques variables dont les caractéristiques ont été précédemment définies.

Il est à souligner que des adultes de ces deux espèces peuvent supporter dans cette grotte des écarts de températures de 5^oC environ (JUBERTHIE 1969).

Au même type se rattache la partie de la glacière de la Scarisoara appelée la petite réserve, dans les monts Bihar en Roumanie. Le nombre des Pholeuon proserpinae glaciale y varie saisonnièrement; abondants en été, ils disparaissent en hiver lorsqu'il gèle dans cette partie (G. RACOVITZA 1968). Par la présence ou l'absence des animaux selon les conditions climatiques et par sa situation, la petite réserve de la Scarisoara semble comparable aux stations les plus proches de l'entrée dans la grotte de Sainte-Catherine.

2.- Salle de la Verna du réseau de la Pierre St. Martin.

Cette salle est traversée par une rivière souterraine qui détermine la formation d'un topoclimat local se surimposant au climat général du réseau. L'intensité des déplacements d'air et du brouillard est fonction du débit de la rivière; les variations climatiques observées retentissent sur le nombre des Coléoptères, Aphaenops loubensi et Aphaenops cabidochei (M. CABIDOCHÉ 1966).

3.- Zones calmes à régime de convection permanent.

Les zones, telles que la zone profonde (balcon) de la grotte de Sainte-Catherine, ou la galerie Coman de la Scarisoara, présentent toute l'année le même régime de convection, calme, à variations annuelles de température de l'ordre du degré seulement. G. RACOVITZA (1968) observe dans cette galerie des variations saisonnières du nombre des Pholeuon avec un maximum en été et un minimum en hiver, sans liaison directe avec les variations de température qui sont très faibles; il suggère que ces variations résultent d'un cycle saisonnier dans la reproduction. Au balcon de la grotte de Sainte-Catherine nous avons noté des variations saisonnières du nombre des Aphaenops cerberus avec maximum en hiver et minimum en été, jointes à des fluctuations importantes et irrégulières, dans un topoclimat peu variable, la température oscillant de 10^o8 à 11^o2 au cours de l'année. Pour l'instant il n'a pas été possible de relier ces variations de population à des changements de microclimat ou à un cycle saisonnier de reproduction. La question de la présence ou de l'absence d'un cycle de reproduction, dans ces conditions climatiques, semble rester ouverte. La simple constatation de variations dans le nombre des adultes ou dans le nombre des femelles ovigères n'est pas suffisante, en effet, pour conclure à la présence d'un cycle saisonnier de reproduction au lieu considéré. Compte tenu de la faible amplitude des variations du topoclimat et du fait qu'une petite partie seulement de la population vit en ce lieu (d'après les résultats des marquages effectués au balcon), on ne peut exclure l'hypothèse que ces variations numériques saisonnières peuvent résulter de migrations provoquées par des changements topoclimatiques plus importants dans les autres parties de l'habitat de cette population que dans la partie de la cavité accessible; ces autres habitats peuvent être les fentes ouvertes de la zone de percolation temporaire situées plus près de la surface que la cavité.

Pour certaines espèces, telles que les Aphaenops, les facteurs climatiques sont les facteurs dominants; pour d'autres, tels que les Collembolés, le facteur nourriture, qui intervient cependant toujours, semble être le plus important pour expliquer leur répartition et l'abondance des populations.

c) Reproduction dans les milieux accessibles à l'homme.

La reproduction avec ponte et développement dans les grottes est connue pour certaines espèces terrestres troglodytes. Dans de nombreux cas les stades post-embryonnaires sont connus dans les grottes mais le lieu de ponte reste inconnu. Il en est ainsi pour les Campodés, les Diplopodes Typhloblaniulus et les Coléoptères Bathysciinae. Nous insisterons sur ces derniers.

On sait maintenant (S. DELEURANCE 1963) que les Speonomus ont soit des larves actives qui s'alimentent, soit des larves qui ne s'alimentent pas et passent la majeure partie de leur vie en logette. Les larves qui s'alimentent sont les seules qui aient été récoltées dans les grottes; elles n'y avaient été cependant récoltées qu'en quelques exemplaires de sorte que le lieu de reproduction des adultes a donné lieu à plusieurs hypothèses; d'après certains auteurs (JEANNEL 1943) les adultes se retirent dans le réseau de fentes pour se reproduire tandis que d'autres (COIFFAIT 1951) pensent que les femelles peuvent se reproduire dans la grotte lorsque les conditions de nourriture sont favorables.

Des études écologiques effectuées dans la grotte de Sainte-Catherine ont montré (JUBERTHIE 1969) que les larves de Speonomus infernus y sont, en fait, relativement abondantes, une centaine d'exemplaires ayant été dénombrés en moins d'une année. Ces larves sont présentes toute l'année mais leur nombre varie avec les variations climatiques et avec le nombre des adultes présents.

Une partie de la population de Speonomus infernus adulte de la galerie descendante demeure plusieurs mois aux mêmes

stations, ce qui est suffisant pour qu'il y ait reproduction; l'autre partie se renouvelle constamment en migrant vers des lieux autres que les parties accessibles de la grotte et qui peuvent être l'éboulis qui recouvre le sol ou certaines fentes de la zone de percolation temporaire. Les fluctuations saisonnières du nombre des larves résultent donc vraisemblablement de la conjonction de deux facteurs; - le premier étant l'augmentation du nombre des œufs pondus, ce qui est une conséquence de l'augmentation du nombre des adultes en état de se reproduire; - le second étant des migrations, vers les zones devenant saisonnièrement favorables. Les larves de Speonomus infernus sont soumises, selon leur localisation, c'est-à-dire, selon la distance des stations par rapport à l'entrée de l'aven, à des températures qui peuvent différer au même instant de 6°C ($t^{\circ} = 5^{\circ}\text{C}$ aux stations antérieures en hiver et 11°C aux stations profondes). De plus, au cours de leur développement certaines de ces larves peuvent subir des amplitudes de température de 4 à 5°C ($t^{\circ} = 9^{\circ}\text{C}$ en septembre; $t^{\circ} = 5^{\circ}\text{C}$ en janvier). Leur sténothermie n'est donc que relative.

Selon leur localisation dans la grotte, la durée de leur cycle de développement peut donc être différente.

La fraction de la population de Speonomus adultes qui séjourne durant de longues périodes dans la galerie descendante, est soumise à des amplitudes de températures de l'ordre de 5°C. La température que subit la population de la partie profonde de la grotte peut différer de 5°C de celle que subit la population de la galerie descendante; les marquages ont révélés l'absence de tout échange d'animaux entre ces 2 fractions, soumises à des températures relativement différents. Ainsi se trouvent réalisées toutes les conditions pour l'apparition d'un cycle saisonnier dans la reproduction pour une partie de la population, se surimposant à la possibilité de reproduction continue de l'espèce.

Les éléments constituant la population de Speonomus infernus, dans une grotte du type de celle de Sainte-Catherine, sont donc soumis à des conditions écologiques relativement différentes selon leur localisation dans la cavité. Il en résulte que la durée des cycles de développement peut différer, et que les possibilités d'un cycle saisonnier dans la reproduction peuvent ou non leur être offertes.

d) Lieux de reproduction inconnus.

Les lieux de reproduction des Speonomus les plus évolués, c'est-à-dire ceux dont les larves ne s'alimentent pas et s'enferment dans une logette la plus grande partie de leur vie, reste inconnue. Il en est de même pour la plupart des espèces d'Aphaenops et d'Hydraphaenops. Seules les larves d'Aphaenops leschenaulti (BONVOULOIR 1866, CABIDOUCHE 1968) et d'Hydraphaenops elhersi ont été récoltées dans les Pyrénées.

e) Conclusions

En conclusion de ces recherches sur les troglobies terrestres il convient de mettre en relief quelques points:

- La stabilité du climat souterrain comparé au climat épigé, n'est que relative; à l'intérieur des amplitudes climatiques étroites que ce climat présente, le microclimat souterrain dans lequel vivent les Arthropodes troglobies est instable.
- Des amplitudes saisonnières de l'ordre de 5°C ne sont pas exceptionnelles dans les grottes qui présentent plusieurs ouvertures situées à des altitudes différentes et qui sont richement peuplées en Arthropodes troglobies; déjà observées par JEANNEL dans trois grottes de l'Ardèche nous les avons retrouvées dans les Pyrénées.
- L'intensité des variations climatiques et microclimatiques dans certaines parties des systèmes karstiques ou dans certains types de réseau souterrain est suffisante pour retentir sur le nombre des troglobies, entraîner des migrations, et ouvrir la possibilité de cycle dans la reproduction.
- L'hétérogénéité climatique du milieu souterrain fait que les éléments d'une même population peuvent être soumis à des conditions différentes, ce qui peut retentir sur leur reproduction et la durée de leur développement.
- La rareté des larves de Bathysciinae appartenant au type qui s'alimentent, n'est probablement qu'apparente dans les grottes

Conclusions générales

L'étude écologique des animaux souterrains des massifs karstiques nécessite l'utilisation de méthodes d'enregistrements, de récoltes et d'observations en continu, se substituant aux prélèvements et aux observations espacés dans le temps. Elles ne peut être entreprise que par des équipes pluri-disciplinaires.

Ainsi les problèmes en suspens ou controversés sur l'étendue du peuplement souterrain, l'importance des populations, les conditions climatiques et microclimatiques offertes aux animaux, les migrations et les déplacements passifs des troglobies dans les systèmes karstiques, les lieux de reproduction, la présence ou l'absence de cycle saisonniers de reproduction, le peuplement des fentes et fissures de la zone de percolation temporaire, l'importance et la nature des sources de nourriture, les biocénoses au niveau de l'ensemble des massifs pourront être résolus.

Les études microclimatiques, qui se situent à l'échelle des Arthropodes troglobies, permettent de déceler les fluctuations climatiques des milieux dans lesquels vivent les animaux souterrains. Elles conduiront à replacer la physiologie respiratoire dans son contexte climatique, de même que les échanges hydriques, l'activité des animaux et leur physiologie sensorielle. Ceci ne peut être mené à bien que par une liaison étroite et sans cesse renouvelée entre écologistes et physiologistes.

Die bisherigen Ergebnisse der Ausgrabungen in der
Schlenkendurchgangshöhle im Land Salzburg

KURT EHRENBERG (Wien / Österreich)

Summary:

The "Schlenkendurchgangshöhle", situated some kilometres SE from Salzburg, in the Austrian Alps and about 1,550 metres above sea level, has been the object of systematical investigations by students of the Vienna University in collaboration with members of the speleological association of Salzburg since 1965. The author, scientific leader of these investigations, gives a short report about them. He mentions the morphology and probable genesis of this cave in upperjurassic limestone, its recent fauna and deals specially with the sediments and their contents. Until now the excavations have reached a maximum depth of about 3 metres. The sediments are mostly more or less stony cave-earth with 10 to 15% P_2O_5 , underlain by sterile loam. They contain sparsely minute pieces of charcoal, but rather plentifully fossil pollen and bones. Under the pollen the non-arboreal prevails by far, probably derived from the excrements of the cave bear. This is the dominant fossil faunal element, many thousands of bones and teeth have been hitherto found, mostly in a fragmentary condition and from neonate to senil individuals. Some bones bear traces of diseases, among them an osteoma eburneum may be specially mentioned. Several fragments of teeth and bones seem to have been used or intentionally formed and also stone-artifacts show that in upper pleistocene times man came to the "Schlenkendurchgangshöhle", hunting the cave bear and - perhaps - exercising some sort of bear cult.

Die Ausgrabungen, von deren bisherigen Ergebnissen im folgenden kurz berichtet werden soll, finden - veranlasst durch frühere, M. HELL und G. ABEL zu dankende Befahrungen und Sondierungen (1) - seit 1965 jeden Sommer im Rahmen von seitens der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, des Bundesdenkmalamtes, der Salzburger Landesregierung wie der Stadt Salzburg subventionierte Forschungsexpeditionen statt. Ausführende sind Wiener Universitätsstudenten in Gemeinschaft mit Salzburger Höhlenforschern. In die wissenschaftliche Leitung teilt sich der Berichterstatter mit seinem langjährigen Mitarbeiter K. MAIS, die technische hat G. ABEL, Leiter der höhlenkundlichen Abteilung im Salzburger Haus der Natur, inne. Die Beistellung der erforderlichen Ausrüstung erfolgt teils durch die eben genannte Abteilung, teils durch das Speleologische Institut beim Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft. Da sich die Höhle in einer recht abgelegenen und unwegsamen Gebirgslandschaft befindet, bedürfen die Expeditionen ebenso sorgfältiger und zeitraubender Vorbereitungen wie sie an die Teilnehmer erhebliche Anforderungen stellen. Von dem nächstmöglichen Stützpunkt, der Halleiner Hütte, haben sie täglich einen Anstieg und zu ihr zurück einen Abstieg von je 400 m zu bewältigen. Auch die Transporte aller Grabungs- und Forschungsbehelfe wie aller Funde zwischen Hütte und Höhle mussten sie allein bewerkstelligen, bis 1968 ein Teil derselben von im Rahmen der Ausbildung des Bundesheeres beigeestellten Tragtieren übernommen wurde.

Aufgabe der Expeditionen ist die Untersuchung der Höhle selbst sowie des gesamten Höhleninhaltes; also ihrer Morphologie und Genese, ihrer Bewetterung, Sinterbildung, Korrosionserscheinungen usw. ebenso wie ihrer rezenten Fauna und vor allem ihrer Sedimente samt deren Einschlüssen durch systematische Grabungen.

Die Schlenkendurchgangshöhle liegt in dem als Taugl bezeichneten Berglande der Osterhorngruppe, ungefähr E von Hallein u.zw. im vom 1649 m hohen Schlenkengipfel ostwärts zum Schmitenstein ziehenden Schlenkengrat, der oberhalb der Höhle eine kaum 20 m breite, im N gegen die Galssau, im S gegen das Niglkat steil abfallende "Gratfläche" bildet. Etwa 40 - 50 m unter ihr, wo die Breite des Grates noch nicht 100 m erreicht, durchquert ihn die Höhle.

Wie schon der Name anzeigt, hat die Schlenkendurchgangshöhle an ihren beiden Eingängen je eine Öffnung nach aussen. Vom N- bzw. NE-Eingang, einer Einsturzdoline mit Naturbrücke in ca. 1560 m Mh., führt eine kurze, steil höhleneinwärts abfallende Schutthalde in den NNW \rightarrow SSE ziehenden Hallenteil, die bis 18 m breite und bis 7 m hohe Blockhalle, so genannt, weil in ihr der fast horizontalen Sedimentoberfläche streckenweise gewaltige, von mithin jungen Verbrüchen stammende Blöcke auflagern. An diesen über 40 m langen Hallenteil, schliesst ein sich von 5 auf 2 m verschmälender, maximal 3 m hoher Gangteil, der Bärengang, von etwa 35 m Länge, an. Er hat fast reine N \rightarrow S-Richtung, ebenfalls eine nahezu horizontale Konvakuationssohle, und mündet mit einer ansteigenden, nur schleifend passierbaren Schutthalde am verstürzten S-Eingang in ca. 1550 m Mh. aus.

Das Höhlenmuttergestein bildet oberjurassische Kalke mit kieseligen, teils knolligen Einschlüssen. Basal sind es feinkörnige Oberalk-, darüber konglomeratische Barmsteinkalke, so dass die Höhle als Schichtgrenzenhöhle einzustufen wäre (2). Innerhalb der Höhle konnte an Wand und Decke des Konvakuationsraumes allerdings im Sommer 1969 Oberalkkalk nirgends anstehend gefunden werden, obwohl er sowohl in Form von Versturzböcken auf der Konvakuationssohle wie in Gestalt von Gesteinsstücken unterschiedlicher Grösse auch in den Höhlensedimenten anzutreffen ist. Die Klärung der sich hieraus ergebenden Fragen muss den kommenden Expeditionen vorbehalten bleiben.

Schichtfugen und Klüfte sind als speleogenetische Leitlinien deutlich erkennbar, an einer Kluft in der Mitte der Höhlendecke sind auch Versteifungen bis zu 15 cm zu beobachten. Da die Höhle sich im wesentlichen als einfacher, den Grat begleitender Tunnel darstellt, liegt es wohl nahe, an einer einstigen unterirdischen Flußlauf und, auch im Hinblick auf die Höhenlage, an eine präpleistozäne Entstehung zu denken. Heute allerdings ist von einer erosiven Raumgestaltung nichts mehr kenntlich. Die Raumform wird durch die jungen Verstürze und die allenthalben korrosive Überprägung von Wänden und Decke bestimmt.

Sowie über die Höhle selbst. Auf weitere Details von Speleomorphologie und -genese, auf die vereinzelte aktive Tropfsteinbildung (auch Excentriques), die heutigen Bewetterungsverhältnisse usw. kann hier nicht näher eingegangen werden, über die einschlägigen Beobachtungen geben die alljährlichen Berichte im Anzeiger der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften Aufschluß (3-6). Hinzugefügt sei bloß, daß vor den Verbrüchen an den Eingängen und in der Blockhalle nicht nur die Gestalt der Höhle sondern, da die Blockhalle damals ein viel niedrigerer Raum war, auch die Bewetterungsverhältnisse andere gewesen sein müssen, daher auch noch im Pleistozän andere, wohl günstigere Bedingungen für eine Bewohnung geherrscht haben dürften.

Die rezente Fauna scheint recht spärlich; einstweilen konnten von K. MAIS nur ein Weberknecht der Gattung *Ischyropsalis*, die Zackeneule *Scoliopteryx libatrix* und der Spanner *Triphosa dubitata*, alle zu den Speleophilen zu zählen, nachgewiesen werden, ferner dürftige Reste von Fliegen und Vertreter der Collembolen. Frische Losung ist auf den Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) zu beziehen.

Grabungen wurden bisher beiderseits der Grenze zwischen Hallen- und Gangteil vorgenommen. Grabungsstelle I liegt nahe dem inneren Ende der Blockhalle, Grabungsstelle II im inneren Teile des Bärenganges. Beide Grabungsfelder wurden in Quadrate eingeteilt, der Abhub erfolgt tunlichst lagenweise, von den einzelnen Schichtgliedern wurden und werden Proben für sediment- wie pollanalytische Proben gezogen.

Die Schichtfolge zeigt zwar in Einzelheiten örtliche Unterschiede, im allgemeinen aber beginnt sie oberflächlich mit einer wenige cm mächtigen, grauen, mulmig-erdigen Lage, die da und dort subfossile bzw. subrezente Knochenreste enthielt. Darunter folgt Höhlenerde mit wechselndem Lehm- und vor allem Steingehalt, so daß man bald von mehr lehmigem, bald von mehr erdigem Steinschutt, bald von stark von Steinen durchsetzter, bald auch, besonders in größerer Tiefe, von typischer, feiner, rotbrauner Höhlenerde mit locker eingestreuten kleinen, oder auch größeren, plattigen bis blockartigen Steinen sprechen kann. Im oberen Drittel dieses durch die eingeschlossenen Funde als jungpleistozän ausgewiesenen Höhlenerdekomplexes hebt sich meist eine Zone deutlich ab, in der die Steinführung zu einer Art "Steinpflaster" verdichtet ist. Wo die Grabungen bereits eine Tiefe von 2,5 bis 3 m erreicht haben, kam unter der bis 15,3% P_2O_5 enthaltenden Höhlenerde ein steriler Lehm zum Vorschein.

Wechselhaft wie die Ausbildung der höhlenerdeartigen Sedimente ist auch ihr Fossilgehalt. In einzelnen Planquadraten wurden bisher überhaupt nur wenige Knochen und Zähne angetroffen, in anderen war eine zonare Häufung festzustellen, die sich etwas unterhalb des steinpflasterartigen Horizontes örtlich zu einer ausgedehnten "Steinknochenlage" verdichtete.

Insgesamt zeigen die Fossilien die in unseren alpinen Höhlen üblichen Erhaltungszustände, was Färbung, Phosphatätzungen usw. angeht. Hinsichtlich Härte und Festigkeit ist die Erhaltung vorwiegend als gut, hinsichtlich Vollständigkeit dagegen als schlecht zu bezeichnen, denn die meisten Funde sind, bis auf Zähne sowie Hand- und Fußknochen (*Carpalia*, *Tarsalia*, *Metapodien*, *Phalangen*), weitgehend fragmentär. Größere einigermaßen vollständige Knochen sind bis nun fast nur in der Stein-Knochenlage unterhalb des Steinpflasterhorizontes gefunden worden.

Der Fossilbestand gliedert sich in pflanzliche und tierische Reste. Die Phyto-Fossilien umfassen zwar nur ganz spärliche Splitterchen von Holzkohle, jedoch in erheblicher Menge Pollenkörner, wie die von mir veranlaßte, W. KLAUS und I. DRAXLER zu dankende palynologische Untersuchung von Sedimentproben ergab (7), u. zw. in den mehr humosen, oberen Schichtlagen vorwiegend Baumpollen (*Picea*, *Pinus*, *Alnus*, u. a.), in den phosphatischen jedoch ähnlich wie in der Salzofenhöhle - vorherrschend Kräuterpollen (*Umbelliferen*, *Caprifoliaceen*, *Compositen* u. a.), basal auch offenbar umgelagerte Sporen des Mesophytikums. Die von W. KLAUS geäußerte Vermutung, daß die von Nicht-Windblütern herrührenden Kräuterpollen der Nahrung des Höhlenbären bzw. dessen faeces entstamme, dürfte nach jüngsten Fütterungsversuchen mit Braunbären von I. DRAXLER im Schönbrunner Tiergarten, für deren Ermöglichung dieser Direktor W. FIEDLER auch an dieser Stelle gedankt sei, sehr wahrscheinlich zutreffen.

Von den tierischen Resten, die bei den Ausgrabungen bisher zu Tage kamen, sind nach Fundschicht und Erhaltung nur wenige als subfossil bzw. subrezent anzusprechen. Sie stammen teils von Großsäugern (vor allem Cerviden und anderen Artiodactylen unterschiedlicher Größe), teils von Kleinsäugern (*Chiropteren*, *Talpa europaea*); ein Vogel-Femur ist nach D. ROKITANSKY vermutlich auf *Turdus viscivorus* zu beziehen (6). Wahrscheinlich gehören auch einige Fragmente von Gastropodengehäusen hierher.

Unter den eigentlichen Zoo-Fossilien sind weit über 90% Reste von Ursus spelaeus. Sie belegen sowohl die "Normal-" wie "hochalpine Kleinformen" des Höhlenbären als auch durch die lückenlosen Jugendstadien von neonat bis einjährig eine + perennierende Besiedlung. Nach der vorläufigen Sichtung scheinen Stamm-, Kopfsklett und Extremitätengürtel mengenmäßig gegenüber den freien Extremitäten zu gering vertreten. Unter den sehr seltenen, pathologischen Funden verdient ein Knochengebilde besondere Erwähnung, das einen vermutlich in der Stirnhöhle eines Höhlenbären entstandenen Knochentumor darstellen dürfte (5, 5a).

An Elementen der synchronen "Begleitfauna" des Höhlenbären konnten bisher folgende Groß- und unter Mitwirkung von G. HÖCK-DAXNER, F. SPITZENBERGER und G. RABEDER - Kleinsäuger bestimmt werden (6): Canis lupus, Ursus arctos, Panthera spelaea, cf. Capra ibex bzw. Lepus sp., Cricetus cricetus, Arvicola terrestris, Microtus agrestis und vielleicht - das pleistozäne Alter ist hier nicht völlig gesichert - Myotis mystacinus. 1969 kam zur "Begleitfauna" noch ein erst zu bestimmender Mustelide hinzu. Von ihnen ist vor allem der großwüchsige Hamster bemerkenswert, weil er kaum in der unmittelbaren Umgebung der Höhle seinen Lebensbereich gehabt haben kann und bis nun aus dem Pleistozän Salzburgs nicht bekannt gewesen ist.

Ob der Dominanz des Höhlenbären sind die Sedimentationen der fossilführenden Schichten und die vorzeitliche Besiedlung der Höhle wohl nur in das Jungpleistozän, in Anbetracht der Höhenlage wohl nur in eine wärmere (im Vergleich zu heute nicht wesentlich kältere) Phase einstuftbar, zumal Ursus spelaeus die Höhle nicht nur als Stätte der Winterruhe, sondern auch während des Sommerhalbjahres frequentierte und somit in ihrer Umgebung auch seine vorwiegend pflanzliche Nahrung gefunden haben muß.

Dem Höhlenbären ist gelegentlich auch der eiszeitliche Höhlenbärenjäger in die Höhle gefolgt. Die Belege für seine zeitweilige Anwesenheit sind zwar vorerst noch nicht zahlreich, aber - zumindest einzelne - auch nach fachprähistorischem Urteile als eindeutig zu bezeichnen (5). Neben der einstweilen freilich nur in spärlichen Flittern in situ bis etwa 1 m unter der (ungestörten) Oberfläche vorgefundenen Holzkohle ist an erster Stelle ein einwandfreies Steinartefakt zu nennen, ein Abschlag aus offenbar stark verkieseltem Kalk, nach R. PITTIONI und F. FELGENHAUER in fortgeschrittener Klingentechnik erzeugt, mit grobfazettierter Schlagfläche und durchlaufender zarter, steil abgedrückter Randretusche. Typologisch ist das Stück nicht sicher einzuordnen. Ein zweites Kalksteinstück, im gleichen Horizonte unweit der Fundstelle des vorigen ein Jahr später aufgesammelt, darf mit Wahrscheinlichkeit als künstlicher Abschlag angesprochen werden; es läßt eine Art Bulbus sowie eine Schlagfläche, doch keine Retuschen erkennen (6). Einige weitere Kalksteinstücke sind ebenfalls verdächtig bearbeitet zu sein.

Auch unter den Zahn- und Knochenfragmenten des Höhlenbären gibt es außer einer nicht geringen Zahl von nur als mögliche oder potentielle Artefakte klassifizierbaren, aber schon wegen des Vorkommens solcher verrundeter, geglätteter Stücke unmittelbar neben gleichgeformten, nicht-verrundeten mit scharfen Bruchrändern und -flächen verdächtigen (8) einige, die mit großer, z.T. mit fast an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit als artifiziell verändert angesehen werden dürfen. Das gilt etwa für einen sehr kleinen, einseitig so intensiv geglätteten und verrundeten Eckzahn, daß der Pulpakanal am Kronen - wie am Wurzelende - daher postmortal - durch Schrägschliff eröffnet ist; und einen weiteren, nur halbseitig erhaltenen, wohl weiblichen Eckzahn, der außen nächst der Wurzelspitze Rillungen, ähnlich den aus dem Trou la Martina in Belgien beschriebenen (9), aufweist. Das gilt ebenso für ganz verrundete Knochenplättchen, im besonderen für zwei Parietalfragmente juveniler Höhlenbären mit kaum auf nur natürlich verschliffene Suturreste beziehbaren Inzisuren (6) wie für einige Langknochenfragmente und einen Handwurzelknochen (Radiale + intermedium) mit nach allen verfügbaren Kriterien kaum anders als artifiziell deutbaren Lochungen (4-6).

Die Liste derartiger Fragmente konnte 1969 durch ein weiteres verrundetes und gekerbtes Zahnbruchstück wie durch einige "Knochenspitzen" vermehrt werden.

Verdacht auf menschliche Einwirkung besteht schließlich auch bei einem Fundkomplex aus der erwähnten "Stein-Knochenlage" in der Ostwandnische der Grabungsstelle II. Dort wurde ein Höhlenbärenschädel unter Steinblöcken und auf Steinen ruhend mit Knochenbefunden in so eigenartiger, z.T. zu ihm symmetrischer Lagerung angetroffen, daß diese biostratigraphischen Verhältnisse eine intentionelle Deposition nicht ausschließen lassen (4). Auch in der Umgebung dieses Fundkomplexes, wo größere, längliche Knochen von größeren, + plattigen Steinen umrahmt wie solchen auf- und zwischengelagert waren, und diese Knochen zueinander bald parallele, bald rechtwinkelige Anordnung aufwiesen, bald auch senkrecht zur Schichtfläche im Sedimente steckten, war mithin eine Kombination besonderer Lagerungsverhältnisse und Lagebeziehungen beobachtbar, die zwar auf irgendwelche selektive Ordnung hindeutet, doch sich schwer als Ergebnis natürlicher Einregelungsvorgänge verstehen läßt (5).

Soweit also die bisherigen Ergebnisse. Sie lassen - mag Manches auch, wie angedeutet, nicht bzw. noch nicht hinlänglich gesichert sein - insgesamt aber schon heute nicht mehr daran zweifeln, daß die Schlenkendurchgangshöhle jenen alpinen Höhlen zuzurechnen ist, die im Jungpleistozän von Höhlenbären bewohnt und zeitweilig auch vom eiszeitlichen Höhlenbärenjäger begangen worden sind.

Schriftennachweis:

1. HELL, M. in 3. Internat. Kongr. f. Spel. Bd. I, S.93, Wien 1963
2. TRIMMEL, H. Höhlenschutz in Österreich im Jahre 1965 - Die Höhle 17,1 S. 11, Wien 1965
3. EHRENBERG, K. & MAIS, K. Die Schlenken-Durchgangshöhle bei Vigaun (Salzburg) - Ber. üb. a. informative Grabung. Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss., 1966, 7, Wien
4. EHRENBERG, K. & MAIS, K. Üb. d. Forschungen i.d. Schlenkendurchgangshöhle b. Vigaun im Sommer 1966. Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss. 1967, 1, Wien
5. EHRENBERG, K. & MAIS, K. Die Forschungen i.d. Schlenkendurchgangshöhle b. Vigaun im Sommer 1967 Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss., 1968, 5, Wien
- 5a. EHRENBERG, K. RUCKENSTEINER, E. sowie ADAM, H. u. FRIEDL, H.: Ein fossiler Knochentumor aus der Schlenkendurchgangshöhle in Salzburg. - Sitz.-Ber. Öst. Ak. Wiss., math.-naturw. Kl. (im Druck)
6. EHRENBERG, K. & MAIS, K. Die Forschungen i.d. Schlenkendurchgangshöhle im Sommer 1968. - Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss. 1968, 2.
7. KLAUS, W. Vorbericht üb. pollenanalytische Untersuchungen von Sedimenten a.d. Schlenkendurchgangshöhle a.d. Taußl (Salzburg). - Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss. 1967, 12, Wien.
8. EHRENBERG, K. Paläobiolog. u. biohistor. Bemerkungen zu Artefakt-Problemen d. Paläolithikums,- Quartär 19 (Gedenkband f. L. F. Zotz), Bonn a. Rh., 1968.
9. EHRENBERG, K. Die pleistozänen Bären Belgiens III. Mém. inst. roy. sci. nat. Belg. 155, Brüssel 1966.

Über die Verbreitung der cavernicolen Landisopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete

ION TABACARU (Institutul de Speleologie "Emil Racovita",
Bucuresti/Rumänien)

Aus den Höhlen der Balkanhalbinsel wurden von K. Absolon, I. Buresch, K. Strasser, P. Remy, R. Hussen, J. Kratochvil, M. Beler, S. Karaman, T. Petkovski, P. Strinati, K. Lindberg, H. Henrot, P. Beron, V. Gueorgiev, und anderen Höhlenforschern, zahlreiche echte cavernicole Landisopoden gesammelt, die durch die Arbeiten von Verhoeff, Strouhal, Frankenberger, Vandel, Arcangeli und Buturovici bekannt geworden sind. Da die troglobionten Landisopoden der Balkanhalbinsel und Karpatengebiete, mit wenigen Ausnahmen, der Familie Trichoniscidae gehören, werden wir uns hier besonders mit den Vertretern dieser Familie befassen.

Die von A. Vandel (1960) begründete Klassifikation der Unterfamilie Trichoniscinae folgend, müssen wir erstens einen Vertreter der ersten Division (Tribus Protrichoniscini Borutzki) bemerken und zwar die Art Caucasonethes vandeli Tabc., die in Höhlen aus Dobrudscha gefunden wurde. Die Gattung Caucasonethes Verh. 1932 ist noch mit einer Art aus dem Kaukasus und vier Arten aus Nordamerika bekannt. Die Verbreitung der Gattung Caucasonethes, so wie im allgemeinen der Vertreter der ersten Division, zeigt, dass es sich hier um Relikte einer Gruppe mit nordatlantischer Verbreitung handelt (Vandel 1965).

Aus der zweiten Division, erste Legion, ist die einzige blinde, troglobionte Art der Gattung Hyloniscua Verh. 1908 zu bemerken und zwar die Art H. flammula Vandel 1965, die in Höhlen aus dem westlichen Balkangebirge gefunden wurde.

Die zweite Legion ist in den Höhlen der Balkanhalbinsel sehr gut repräsentiert. Es handelt sich um die echten höhlenbewohnenden Gattungen Alpioniscus, Titanethes, Protonethes, Macedoniscus, Agonethes und Bulgaronethes. Die Gattung Alpioniscus Racovitza 1908 mit zwei Untergattungen, Alpioniscus s. str. und Illyrionethes Verh. 1927, umfasst zahlreiche Arten und ist aus Sardinien, den Westalpen und besonders aus dem westlichen Teil der Balkanhalbinsel, von Istrien und dem Karstgebiet entlang der Dinariden und Pindusgebirge bis nach Peloponnes bekannt. Aus der Untergattung Illyrionethes ist A. (I.) strasseri Verh. 1927 von Höhlen Istriens und der Triester Umgebung bekannt, A. (I.) trogirensis But. 1955 aus Mitteldalmatien, A. (I.) balthasari Frankenb. 1937 aus Mitteldalmatien und SW-Bosnien, A. (I.) magnus Frankenb. 1938 aus der Insel Brac, A. (I.) kratochvili Frankenb. 1938 aus der Insel Hvar (Lesina), A. (I.) haasi Verh. 1927 aus der Insel Korcula, A. (I.) tuberculatus Frankenb. 1939 und A. (I.) bosniensis Frankenb. 1939 aus W-Bosnien, A. (I.) verhoeffi Strouh. 1938 aus dem Narenta-Gebiet, A. (I.) herzegowinensis Verh. 1901, A. (I.) heroldi Verh. 1931 und A. (I.) absoloni Strouh. 1939 aus Herzegowina. Von der Untergattung Alpioniscus s. str. ist A. (A.) boldori Arcangeli 1952 aus Albanien und jugoslaw. Mazedonien bekannt, A. (A.) karamani But. 1954, A. (A.) skopjensis But. 1955 und A. (A.) slatinensis But. 1955 aus jugoslaw. Mazedonien, A. (A.) vejdovskyi (Frankenb.) 1939 aus jugoslaw. wie auch aus griech. Mazedonien, A. (A.) epigani Vandel 1958 aus Bötien, A. (A.) henroti Vandel 1964 aus Peloponnes (Arkadien).

Die Gattung Titanethes Schiödte 1849 mit zwei Untergattungen, Titanethes s. str. und Cyphonethes Verh. 1926, umfasst 4 Arten: T. (T.) albus (C. Koch) Schiödte 1849 und T. (T.) dahli Verh. 1926 aus Slowenien und W-Kroatien, T. (T.) biseriatus Verh. 1900 und T. (C.) herzegowinensis Verh. 1900 aus SW-Herzegowina und W-Montenegro. Die Gattung Protonethes Absolon und Strouh. 1932 mit der einzigen Art P. ocellatus Abs. u. Strouh. 1932 wurde aus zahlreichen Höhlen in der Krivosije an der Boka Kotorska (Montenegro) aufgefunden und die Gattung Macedoniscus But. 1954 mit der Art M. vardarensis But. 1954 aus jugoslaw. Mazedonien.

Die Gattung Agonethes Frankenb. 1938 mit zwei Arten, zeigt eine transadriatische Verbreitung: A. cervinum (Verh.) 1931 ist aus der Insel Mljet, aus Höhlen in der Nähe von Dubrownik und aus Höhlen bei Manfredonia im Monte Gargano (Apulien) bekannt, A. antilocapra Frankenb. 1938 aus der Insel Korcula und Insel Vis (Lissa).

Die Gattung Bulgaronethes Vandel 1967 mit der Art B. haplophthalmoides Vandel 1967, der einzige Vertreter dieser Legion in der östlichen Hälfte der Balkanhalbinsel, wurde in Rhodopegebirge gefunden.

Die III. Legion enthält nur die Gattung Androniscus Verh. 1908 welche zahlreiche Arten umfasst: von denen sind A. (Roseoniscus) stygius (Nemec) 1897 mit 7 Unterarten aus Höhlen im Triestgebiet und W-Slowenien und A. (Dentigeroniscus) wolfi Strouh. 1939 aus Höhlen in NW-Kroatien bekannt.

Die IV. Legion in dem östlichen Teil der Balkanhalbinsel und in dem Karpatengebiet durch die troglobionten Gattungen Bureschia, Balkanoniscus und Biharoniscus vertreten. Die Gattung Bureschia Verh. 1926 mit der einzigen Art B. bulgarica Verh. 1926 ist aus Höhlen im westlichen Balkangebirge bekannt. Die Gattung Balkanoniscus Verh. 1926 umfasst 3 Arten: B. beroni Vandel 1965 aus dem Rhodopegebirge, B. corniculatus Verh.

1926 und B. minus Vandel 1967 aus dem Balkengebirge. Die Gattung Biharoniscus Tabacaru 1963 mit der Art B. racovitzae Tabc. 1963 wurde in Höhlen des Bihargebirges aufgefunden.

Aus der dritten Division müssen wir einige höhlenbewohnende Trichoniscus-Arten bemerken: T. stammeri Verh. 1939 aus Slowenien, T. absoluti Strouh. 1939 aus Montenegro (Krivosije), T. semigranulatus But. 1954 aus jugoslaw. Mazedonien, T. chasmophilus Strouh. 1936 aus der Insel Levkas, T. euboensis Vandel 1964 aus der Insel Euboa, T. lindbergi Vandel 1958, T. intermedius Vandel 1958 und T. cavernicolus Vandel 1958 aus der Insel Kreta, T. rhodopeense Vandel 1965 aus dem Rhodopegebirge, T. bureschi Verh. 1926, T. tenebrarum Verh. 1926, T. bononiensis Vandel 1965 und T. anophthalmus Vandel 1965 aus dem Balkengebirge und T. inferus Verh. 1908 aus den Südkarpaten.

Die Unterfamilie Haplophthalminae ist in den Höhlen der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete durch troglobionte Haplophthalmus-Arten und besonders durch die troglobionten endemischen Gattungen Moserius, Cyphoniscellus, Troglocyphoniscus, Cyphopleon, Tricyphoniscus, Cretoniscellus, Beroniscus, Minoscellus und Acteoniscus vertreten. Die Gattung Haplophthalmus Schöbl. 1860 umfasst zahlreiche Arten von denen aber nur wenige blinde, echte Troglobionte sind. Aus den uns hier interessierenden Gebieten sind vier höhlenbewohnende Arten bekannt: H. anophthalmus Strouh. 1939 aus Bosnien, H. strinatii Vandel 1955 aus Attika, H. caecus Radu 1955 aus dem Bihargebirge und H. tismanicus Tabc. aus den Südkarpaten.

Die Gattung Moserius Strouh. 1940 ist durch die einzige Art, M. percol Strouh. 1940 nordöstlich von Triest bekannt. Die Gattung Cyphoniscellus Verh. 1901 mit welcher, so wie Vandel (1967) gezeigt hat, die Gattungen Vardaroniscus But. 1950 und Bulgaroniscus Vandel 1965 synonym sind, umfasst vier Arten: C. herzegowinensis (Verh.) 1900 aus S-Herzegowina und S-Dalmatien, C. tetraceratus (But.) 1955 aus jugoslaw. Mazedonien, C. gueorguievi (Vandel) 1965 und C. bulgaricus Vandel 1967 aus dem westlichen Balkengebirge. Die Gattung Troglocyphoniscus Strouh. 1939 umfasst zwei Arten: T. absoluti Strouh. 1939 von der Insel Mljet und T. remyi Vandel 1946 aus Herzegowina. Die Gattung Cyphopleon Frankenb. 1939 mit der einzigen Art C. kratochvili (Frankenb.) 1939 wurde in einer Höhle aus Mitteldalmatien gefunden. Die Gattung Tricyphoniscus Verh. 1936 mit der Art T. bureschi Verh. 1936 ist aus dem westlichen Balkengebirge bekannt. Von den bis jetzt bekannten Arten der Gattung Monocyphoniscus Strouh. 1939 (= Koswigius Verh. 1941) wurden drei in Höhlen gefunden: M. bulgaricus Strouh. 1939 im Rhodopegebirge, M. bilseii (Verh.) 1941 in Thrazien und M. cantensis Vandel 1957 in der Insel Kreta. Die Gattung Cretoniscellus Vandel 1957 umfasst zwei Arten: C. strouhali Vandel 1957 aus der Insel Kreta und C. dryopeorum Vandel 1964 aus der Insel Euböa. Die Gattung Beroniscus Vandel 1967 mit der einzigen Art B. capreolus Vandel 1967 wurde in einer Höhle im westlichen Balkengebirge gefunden. Die Gattung Minoscellus Vandel 1957 mit der Art M. caecus Vandel 1957 ist aus Höhlen in Kreta bekannt. Von den drei Arten der Gattung Graeconiscus Strouh. 1940 (= Epironiscellus Strouh. 1940) sind zwei aus Höhlen bekannt, G. xerovunensis Strouh. 1954 aus Epirus und G. paxi Strouh. 1961 aus der Insel Korfu. Die Gattung Actaeoniscus Vandel 1955 mit der einzigen Art, A. petrochilosi Vandel 1955, wurde in einer Höhle in Attika gefunden.

Wie bei anderen Höhlenarthropoden, kann man auch bei Höhlenlandasseln verschiedene getrennte Verbreitungsgebiete bemerken:

1) Südliche Dinariden (bis zum Adriawinkel): Titanethes biseriatus, Titanethes (Cyphonethes) herzegowinensis, Protonethes ocellatus, Alpioniscus (Illyrionethes) balthasari, A. (I.) trogirensis, A. (I.) magnus, A. (I.) kratochvili, A. (I.) haasi, A. (I.) tuberculatus, A. (I.) bosniensis, A. (I.) verhoeffi, A. (I.) herzegowinensis, A. (I.) heroldi, A. (I.) absoluti, Aegonethes cervinus, A. antilocapra, Trichoniscus absoluti, Haplophthalmus anophthalmus, Cyphoniscellus herzegowinensis, Troglocyphoniscus absoluti, T. remyi, Cyphopleon kratochvili.

2) Nördliche Dinariden: Titanethes albus, T. dahl, Alpioniscus (Illyrionethes) strasseri, Androniscus (Roseoniscus) stygius, A. (Dentigeroniscus) wolffi, Trichoniscus stammeri, Moserius percol.

3) Albanien, jugoslaw. und griech. Mazedonien: Alpioniscus (Alpioniscus) boldori, A. (A.) vejovskyi, A. (A.) karamani, A. (A.) skopjensis, A. (A.) slatinensis, Macedoniscus vardarensis, Trichoniscus semigranulatus, Cyphoniscellus tetraceratus.

4) Epirus, Insel Korfu und Levkas: Graeconiscus xerovunensis, G. paxi, Trichoniscus chasmophilus.

5) Böotien und Attika: Alpioniscus (A.) epigani, Haplophthalmus strinatii, Actaeoniscus petrochilosi.

6) Peloponnes (Arkadien): Alpioniscus (A.) henroti.

7) Insel Euböa: Trichoniscus euboensis, Cretoniscellus dryopeorum.

8) Insel Kreta: Trichoniscus lindbergi, T. intermedius, T. cavernicolus, Cretoniscellus strouhali, Monocyphoniscus caniensis, Minoscellus caecus.

9) Rhodopegebirge: Bulgaronethes haplophthalmoides, Balkanoniscus beroni, Trichoniscus rhodopiense, Monocyphoniscus bulgaricus.

10) Balkangebirge: Hyloniscus flammula, Bureschia bulgarica, Balkanoniscus corniculatus, B. minimus, Trichoniscus bureschi, T. anophthalmus, T. bononiensis, T. tenebrarum, Cyphoniscellus georgievij, C. bulgaricus, Tricyphoniscus bureschi, Beroniscus capreolus.

11) Südkarpaten: Trichoniscus inferus, Haplophthalmus tismanicus.

12) Bihergebirge: Biharoniscus racovitzai, Haplophthalmus caecus.

13) Dobrudscha: Caucasonethes vandeli.

Aus obenstehenden Angaben ist zu ersehen, daß unter den verschiedenen Gebieten der Balkanhalbinsel, die südlichen Dinariden die reichste und bemerkenswerteste höhlenbewohnende Landisopodenfauna besitzen, was auch bei der Höhlenkäferfauna der Fall ist. R. Jeannel (1943) erklärt diese Konzentration der Höhlenfauna in den südlichen Dinariden, besonders im Adriawinkel, durch eine paläogeographische Ursache. Während der Paläogen und im Miozän bis im Torton war das ägäische Festland von einer transägäischen V-förmigen Meeresfurche quer in eine nördliche und eine südliche Hälfte geteilt. Der westliche Arm der transägäischen Meeresfurche zog sich in NW-SO-Richtung von Skutari über Prespa- und Ohridasee und weiter durch die thessalische Senke, so daß er für die Fauna der südlichen Dinariden eine Südgrenze bildet. Dagegen erstreckt sich im Miozän das nordägäische Festland westlich über die heutige Adria bis in das Gebiet des Monte Gargano, was die transadriatische Verbreitung der höhlenbewohnenden Landassel Aegonethes und einiger Höhlenkäfer erklärt (Arcangeli 1952, Vandel 1955).

Jedoch ist zu bemerken, daß die transägäische Meeresfurche für die Verbreitung der Höhlenlandisopoden nicht dieselbe Bedeutung wie die für die Verbreitung der Höhlencoleopteren und Höhlendiopoden gehabt hat. Die Gattungen Titanethes, Protonethes und Macedoniscus bleiben nördlich der transägäischen Meeresfurche, aber die Verbreitung der Gattung Alpioniscus geht weiter in die Gebiete, die aus dem südägäischen Festland geblieben sind. (Böotien, Attika, Peloponnes). Außerdem sind aus den Höhlen dieser Gebiete zahlreiche endemische Höckerasseln (Graeconiscus, Acteoniscus, Cretoniscellus, Minoscellus). Ebenfalls ist hier zu bemerken, die Existenz in den aus dem südägäischen Festland gebliebenen Gebieten der troglobionten Vertreter der Familie Styloniscidae. Die mit der Familie Trichoniscidae verwandte Familie Styloniscidae ist in der Südhemisphäre verbreitet und hier hat sie durch die Gattung Cordioniscus die Nordgrenze ihrer Verbreitung (Vandel 1968). Die Gattung Cordioniscus Graeve 1914 ist aus Centralamerika (Mexiko, Ekuador) und aus den Mittelmeergebieten (Nordafrika, Spanien, Sardinien, Griechenland, Kreta) bekannt. Aus einer Höhle in Attika wurde die Art Cordioniscus graecus Vandel 1958 und in einer Höhle in Kreta die Art C. beroni aufgefunden. Nach Vandel (1968) ist Cordioniscus ein thermophiles Relikt mit einer transatlantischen Verbreitung.

So wie wir bei einer zoogeographischen Analyse der Höhlendiopoden der Balkanhalbinsel gezeigt haben, ist auch in der Verbreitung der höhlenbewohnenden Landisopoden eine deutliche Trennung zwischen dem Osten und dem Westen der Balkanhalbinsel zu bemerken. Im übrigen sind die Karstgebiete des westlichen Teils der Balkanhalbinsel, und zwar der Dinariden von den Karstgebieten östlich der Linie Morava-Wardar und der Rhodope-Balkangebirge und der Karpatengebiete durch eine karstfreie Zone getrennt. Diese Trennung der Karstgebiete, wie auch ein verschiedener historischer Verlauf der Besiedlung dieser Gebiete (paläogeographisch determiniert), bilden die Ursachen der Unterschiede, welche wir bei der Verbreitung der Höhlenfauna feststellen konnten. So sind für die Südostalpen und Dinariden die Vertreter der zweiten Division, II. Legion, der Unterfamilie Trichoniscinae (Illyrionethes, Titanethes, Protonethes) charakteristisch, während für die Rhodope- und Balkangebirge und Karpatengebiete es die Vertreter der IV. Legion (Bureschia, Balkanoniscus, Biharoniscus) sind. Auch die Haplophthalminen sind durch verschiedene endemische höhlenbewohnende Gattungen vertreten: Moserius, Troglocyphoniscus, Cyphopleon im westlichen Teil der Balkanhalbinsel, während Tricyphoniscus und Beroniscus im östlichen Teil sind. Nur die Gattung Cyphoniscellus ist in beiden Gebieten bekannt.

Im Vergleich mit der Höhlenfauna der Balkanhalbinsel, die zahlreiche Landisopoden enthält, ist die Höhlenfauna der Karpatengebiete sehr arm an echten troglobionten Landisopoden. Die Nordgrenze der Verbreitung der

1). I. Tabacaru, Einige Bemerkungen über die Verbreitung der Höhlendiopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete. Mitteilung beim IV. Internationalen Kongress für Speleologie, Postojna-Ljubljana-Dubrovnik, 1965.

troglobionten Landisopoden, wie auch die der Höhlendiplopoden, befindet sich im Bihargebirge, aber aus den Höhlen des Banatergebirges und der Karpaten südlich der Donau (das Gebiet zwischen Morawatal und Nisava Timik-Korridor) ist bis jetzt keine troglobionte Landassel gefunden worden. In den Karpatengebieten fehlen gänzlich die stark gehöckerten Haplophthalminen, welche in der Balkanhalbinsel besonders im südlichen Teil zahlreich sind. Die troglobionten Trichoniscinen der Karpatengebiete (Trichoniscus inferus, Biharoniscus racovitzai) zeigen die enge Beziehung der Höhlenfauna der Karpaten mit der der Balkangebirge.

Es ist aber zu bemerken, daß in zahlreichen Höhlen der Karpatengebiete, sogar der Nordkarpaten, man eine blinde und pigmentlose, jedoch nicht troglobionte Landassel in großen Populationen findet, und zwar die Art Mesoniscus graniger (Frivaldsky) 1865. Die Gattung Mesoniscus Carl. 1906, einziger Vertreter der Familie Mesoniscidae, ist besonders in den Kalkgebieten verbreitet, aber nicht nur in Höhlen, sondern auch außerhalb der Höhlen, tief unter Steinen. Diese Gattung umfaßt zwei Arten, M. alpicola, die aus der Nordlombardei und besonders aus den Nordostalpen bekannt ist, und M. graniger, die von den Nordkarpaten (Ostslowakei) entlang der Karpatenkette, Bihargebirge und Banatergebirge bis in die Dinariden und Julischen Alpen verbreitet ist (Lerner und Tabacaru 1963). Aus morphologisch-systematischen Gründen ist zu vermuten, daß M. alpicola primitiver ist, so daß die Alpen das Verbreitungszentrum dieser Gattung bilden. Ob die Art M. graniger eine nordkarpatische Herkunft hat und von dort nach Süden entlang der Karpaten bis in die Dinariden und Julischen Alpen sich verbreitet oder umgekehrt einen südostalpinen-illyrischen Ursprung hat, und durch die Dinariden nach Norden in die Karpaten bis in die Nordkarpaten sich verbreitet, bleibt noch eine Frage.

Aus den Höhlen der Dobrudscha ist nur die bemerkenswerte Höhlenlandassel Caucasonethes vandeli gefunden worden, die nach der Verbreitung der Gattung vom Kaukasus bis zur pazifischen Küste Nordamerikas als ein Relikt der nordatlantischen Fauna erscheint. Desgleichen zeigt Caucasonethes vandeli, wie andere Elemente der Fauna von Dobrudscha, die enge Beziehung dieser mit der Fauna der Krim und des Kaukasus.

Scitium:

- | | | | |
|---|------|---|--|
| Arcangeli, A., | 1952 | La Faunaisopodologica della Puglia e delle isole Tremiti e la sua probabile origine in rapporto alla diffusione transadriatica di specie Mem. Biogeogr. Adriatica, II, 109-172. | |
| Buturovici, A., | 1954 | Isopodes nouveaux (Isop. terrestria) des grottes de Macédoine, Acta Mus. Maced. Sci. Nat. Skopje, I, 233-254. | |
| " | " | 1955 | Contribution à la connaissance d'Isopodes terrestres des grottes de Macédoine Fragm. Balcan. I, 117-124. |
| " | " | 1955 | Isopodes nouveaux (Isop. terrestria) de Macédoine et Dalmatie, Acta Mus. Maced. Sci. Nat. Skopje, III, 145-157. |
| Frankenberger, Z. und Strouhal, H., | 1940 | Zoogeographische Betrachtungen über die Höhlen-Cniscoideen des nordwestbalkanischen Karstgebietes, Zool. Jb. (Syst.) 73, 443-466. | |
| Gruner, H.-E. u. Tabacaru, I., | 1963 | Revision der Familie Mesoniscidae Verhoeff, 1908 (Isopoda, Cniscoidea). Crustaceana, 6, 15-34. | |
| Jeannel, R., | 1943 | Les fossiles vivants des cavernes, Galimard, Paris. | |
| Radu, V.Gh., Radu, V.V. si Cadariu, M., | 1955 | Haplophthalmus caescus, o nouă specie de izopod terestru in fauna R.P.R. Bul. St. Acad. R.P.R. (Sect. Biol.) 7, 803-815. | |
| Strouhal, H. | 1939 | Landasseln aus Balkanhöhlen, in der Sammlung Biospeologica balcanica, 5. Mitteilung: Illyrionethes Verh. und Aegonethes Frankenb. Mitt. Höhlen-Karstforsch., 114-131. | |
| " | " | 1939 | Titanethes Schiödte. (Landasseln aus Balkanhöhlen in der Kollektion "Biospeologica balcanica" von Prof. Dr. Absolon) 6. Mitteilung, Stud. Karstforsch. (biol. Ser.) Nr. 5. |
| " | " | 1939 | Landasseln aus Balkanhöhlen, gesammelt von Prof. Dr. Karl Absolon, 10. Mitteilung Stud. Karstforsch. (biol. Ser.) 7. |
| " | " | 1940 | Moserius percoi nov. gen., nov. spec., eine Höhlen-Höckerassel nebst einer Übersicht über die Haplophthalminen, Zool. Anz. 129, 13-20. |
| " | " | 1961 | Eine neue Höckerassel von Korfu (Isop. terr.) Ann. Naturhist. Mus. Wien 64, 178-184. |

- Tabacaru, I., 1963 *Biharoniscus racovitzai* n.g., n. sp., nouvel isopode terrestre cavernicole de Roumanie, Ann. Spéleol. 473-481.
- Vandel, A., 1955 Un nouvel exemple de répartition transadriatique (*Trichoniscus Matulici* Verhoeff, Isopode terrestre). Rev. franc. Entom. XXII, 59-65.
- " " 1960 Isopodes terrestres (Première Partie). Faune de France 64.
- " " 1964 Les Isopodes cavernicoles récoltés en Grèce par le Docteur H. Henrot. Ann. Spéleol. XIX, 729-740.
- " " 1965 a Les Isopodes terrestres et cavernicoles de Bulgarie. Ann. Spéleol. XX, 243-270.
- " " 1965 b Les Trichoniscidae cavernicoles (Isopoda terrestria Crustacea) de l'Amérique du Nord. Ann. Spéleol. XX, 347-389.
- " " 1967 Les Isopodes terrestres et cavernicoles de la Bulgarie (Seconde partie). Ann. Spéleol. XXII, 333-365.
- " " 1968 Description d'un nouveau représentant du genre Cordioniscus (Crustacea Isopoda Oniscoidea, Styloniscidae) suivie de considérations sur les voies de migration de certaines lignées d'isopodes terrestres. Ann. Spéleol. 23, 621-632.
- Verhoeff, K.W., 1908 Über Isopoden. 15. Aufsatz, Arch. Biontol. 2. 335-367.
- " " 1929 Arthropoden aus südostalpinen Höhlen gesammelt von Karl Strasser in Triest, Mitt. Höhlen-Karstf., 14-35.
- " " 1936 Über Isopoden der Balkanhalbinsel, gesammelt von Herrn Dr. I. Buresch, III. Teil Mitt. Königl. Naturwiss. Inst. Sofia, IX, 1-27.

Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen aus den Höhlen von Kroatien

MIRKO MALEZ (jugoslawische Akademie der Wissenschaften, Zagreb/
Jugoslawien)

In Jugoslawien ist das Gebiet des Dinarischen Karstes am reichsten an verschiedenen Typen speleologischer Objekte, z.B. an Höhlen, Grotten, Karstschächten, Katavothren u.a. In vielen speleologischen Objekten in diesem Gebiet sind Sedimente erhalten, die faunistische Überreste aus verschiedenen Abschnitten des Quartärs enthalten. Besonders interessant sind die speleologischen Objekte mit Sedimenten aus dem Pleistozän, von denen speziell diejenigen Objekte bedeutungsvoll sind, in denen Schichten aus dem Ältestpleistozän enthalten sind. In den letzten fünfzehn Jahren sind intensive regionale Untersuchungen der speleologischen Objekte und der quartären Ablagerungen in ihnen durchgeführt worden, und zwar in den Gebieten Istrien, Kroatisches Küstenland, Gorski Kotar, Lika und Dalmatien. Bis jetzt sind neun (9) speleologische Lokalitäten mit Sedimenten aus dem Ältest- und dem Altpleistozän entdeckt worden, und - was am bedeutungsvollsten dabei ist - diese Sedimente enthalten sehr reiche faunistische Überreste, die eine stratigraphische Zergliederung ermöglichen, und bieten so Daten über die paläoklimatologischen, paläogeographischen und weiteren Verhältnisse, die zur Zeit des Ältestpleistozäns in dem Gebiet des Dinarischen Karstes geherrscht haben.

Wir wollen nur diejenigen Lokalitäten erwähnen, die paläontologisch gut und sicher dokumentiert sind. Das sind die Lokalitäten Sandalja I bei Pula, mehrere Fundorte auf der Insel Iž, Razvodje auf dem Prominagebirge, die Halbinsel Marjan bei Split, Dubci an der Strasse von Makarska nach Zadvarje, Tatinja Draga bei Karlobag, die Inseln Rava und Ugljan im Archipelag von Zadar und Podumci bei Unešić in Norddalmatien (Abb. 1). Das paläontologische Material aus diesen Fundstellen ist grösstenteils wissenschaftlich bearbeitet und veröffentlicht worden, während sich die Bearbeitung des fossilen Materials aus einigen Lokalitäten in der Endphase befindet.

Alle genannten Lokalitäten stellen heute sog. fossile speleologische Objekte dar. Ehemals sind das Höhlen, Karstschächte oder Spalten gewesen, die während des Ältest- und Altpleistozäns mit verschiedenen Höhlensedimenten ausgefüllt waren. Später im Laufe des mittleren und jüngeren Pleistozäns, aber auch im Holozän ist es zu teilweiser Zerstörung, Denudation, Erosion und Abrasion solcher, mit Sedimenten ausgefüllten speleologischen Objekte gekommen, so dass sie heute nur zum Teil erhalten sind.

Die älteste Fundstelle von Höhlen mit einer altpleistozänen Fauna ist in dem Gebiet des Dinarischen Karstes in dem Steinbruch Sandalja bei Pula entdeckt worden (J. Crnolatac & M. Malez, 1961; M. Malez, 1967 und 1968). In diesem Steinbruch wurde eine "fossile" Höhle entdeckt, die ganz mit Sedimenten angefüllt war (Sandalja I). Die tiefsten Teile dieser Höhle sind mit schieferförmigen, mergelartigen Flyschlehen angefüllt, und über ihnen liegt eine dicke Schicht einer Knochenbreccie (Abb. 2); sie hat eine intensiv rote Farbe, ist von Kalziumkarbonat infiltriert und ist sehr kompakt. An dem osteologischen und odontologischen Material wurde eine vorläufige Determination durchgeführt, wobei in der Zusammensetzung der Breccie folgende Tiere festgestellt werden konnten: Ursus etruscus, Euryboas cf. lunensis, Macaca florentina, Equus stenorhis, Sus sp., Dicerorhinus etruscus, Euctenoceros senezensis, Cervus philisi, Leptobos stenometopon, Testudo sp. und Aves. Es besteht kein Zweifel darüber, dass diese faunistische Gesellschaft aus dem Villafranchium stammt, und zwar dass sie wahrscheinlich zum mittleren oder jüngeren Villafranchium gehört. Die Knochenbreccien an dieser Lokalität sind in einer späteren Zeitphase des Pleistozäns (vermutlich im mittleren Pleistozän) erodiert worden, und über ihnen liegen in Erosionsdiskordanz Schichten aus dem jüngeren Pleistozän, die durch reiches paläontologisches und paläolithisches Material dokumentiert wurden.

Etwas jünger sind zahlreiche Fundorte auf der Insel Iž im Archipelag von Zadar. Auf ihr wurden vierzehn Lokalitäten entdeckt, die ehemalige Karstgrotten und -Spalten darstellen und überwiegend mit Knochenbreccien, eisenhaltigen Konglomeraten, kristallinen, gelben, tropfsteinartigen Gebilden und anderen Höhlensedimenten angefüllt sind. In dem osteologischen und odontologischen Material aus diesen Breccien sind bisher folgende Vertebraten bestimmt worden: Arvicola sp., Acinonyx cf. pardinensis, Equus stenorhis, Cervus cf. philisi, Euctenoceros sp., Dama sp., Capreolus süssenbornensis, Leptobos cf. stenometopon, Lacerta cf. viridia usw. Die Fauna aus den meisten Lokalitäten auf der Insel Iž stammt aus dem jüngeren Villafranchium, während die Knochenbreccien aus einigen Fundstellen auf dieser Insel in die Anfangsphase des Günz eingereiht wurden.

In Razvodje auf der Westseite des Prominagebirges wurde eine "fossile" Höhle entdeckt, die ganz mit gelblichen Knochenbreccien und anderen Höhlenablagerungen angefüllt ist (M. Malez, 1968). Die faunistische Gesellschaft besteht aus folgenden Tieren: Talpa minor, Sorex minutus, Chiroptera, Hypolagus brachygnathus, Lepus sp.,

Allocricetus bursae, Dolomys sp., Mimomys sp., Mustela sp., Cervus (Rusa) sp., Caprinae indet., Aves, Reptilia und Amphibia. Auf Grund der bisherigen Untersuchungen kann man zu der Schlussfolgerung kommen, dass die gelbliche Breccie in der Endphase des Günz und im Anfangsteile der Günz-Mindel-Zwischenzeit entstanden ist.

Eine sehr interessante und bis ins einzelne gehend untersuchte Fundstelle einer altpläistozänen Knochenbreccie befindet sich an der äussersten Westküste der Halbinsel Marjan bei Split (M. Malez, 1959, 1960 und 1961). Mit dieser Knochenbreccie ist eine vertikale Spalte ausgefüllt, die längs einer Diaklase in den Nummulitenkalken entstanden ist. In der Zusammensetzung dieser Breccie befinden sich Kalksteinschutt, Tierknochen und Zähne, was alles mit Terra rossa vermischt und mit Kalziumkarbonat imprägniert und in einen sehr festen Fels zementiert ist. Aus dieser Breccie sind die Überreste folgender Tiere isoliert und bestimmt worden: Ursus etruscus, Ursus cf. deningeri, Martes sp., Hypolagus sp., Allocricetus bursae, Allophaiomys pliocaenicus, Pitymys hintoni, Apodemus sylvaticus, Sciurus sp., Glis sp., Dicerorhinus etruscus, Capreolus süssenbornensis, Cervus sp., Testudo sp., und Helicidae. Auf Grund dieser Fauna wurde geschlossen, dass die Knochenbreccie auf der Halbinsel Marjan im älteren Abschnitt des Cromeriums (= jüngerer Saint-Prestien I = Biharium I) oder vielleicht sogar im jüngeren Abschnitt des Alt-Cromeriums (= Alt-Saint-Prestien = Villanium) entstanden war. Zur Zeit der Entstehung dieser Breccie war das Klima relativ warm, und das beweisen die rote Farbe des Sediments und einige faunistische Vertreter eines ausgesprochen warmen Klimas (z.B. die Arten Dicerorhinus etruscus, Ursus etruscus, Capreolus cf. süssenbornensis, Testudo sp. usw.). Die genannte Fauna bildet eine reine Tafozönose und kann als typische Schachtf fauna bezeichnet werden (H. Zapfe, 1954).

Bei dem Dorfe Dubci in einem Einschnitt der Strasse zwischen Makarska und Zadvarje besteht ebenfalls ein ins einzelne gehend erforschter interessanter Fundort (M. Malez, 1965 und 1967). Die Fundstelle der Knochenbreccie ist an dem tektonischen Kontakt zwischen den Kalken der Oberkreide und den Mergeln des eozänen Flysch entstanden. Die Kalke der Oberkreide haben sich über die zerdrückten Mergel des Flysch geschoben, und an diesem Kontakt ist es, am wahrscheinlichsten im Günzglazial, zu Erosionen und Auswaschungen der Flyschmergel gekommen. Auf diese Weise ist eine unterirdische Höhlung in Form einer grossen, schräg geneigten Halbhöhle entstanden; ihre Decke bilden Kalke der Oberkreide und den Boden zerdrückte Mergel des Flysch. Im ältesten Abschnitt des Cromerium-Interglazials hatten sich auf dem Boden dieser Halbhöhle eine dicke Tropfsteinkruste und ein grosser Stalagmit ausgeschieden. Das Klima war damals warm und reich an Niederschlägen. Nach der Bildung des Stalagmiten kam es im Zeitraum zwischen dem jüngeren Abschnitt des alten und dem jüngeren Cromerium zu einer Ablagerung von klastischem Material, d.h. von scharfkantigem Kalksteinschutt, Terra rossa und verschiedenen tierischen Überresten. Mit diesem Material war die ehemalige Halbhöhle ganz ausgefüllt (Abb. 3). Im Profil ist bemerkbar, dass sich die Kalksteinschutt und die Terra rossa abwechselnd niedergeschlagen hatten und nach jeder Ablagerung wurde der Kalksteinschutt durch Kalziumkarbonat infiltriert und zementiert. Die Zwischenschichten der Terra rossa enthalten kleinen Kalksteinschutt und Tierknochen und auch dieses Sediment ist durch Kalziumkarbonat zu einer sehrfesten Knochenbreccie zementiert worden. Das Sedimentmaterial ist in die Halbhöhle aus ihrer unmittelbaren Umgebung angeschwemmt worden. Das Abwechseln der geschichteten Partien, der Kalksteinschutt und der Terra rossa weist auf klimatische Oszillationen während des Cromerium-Interglazials hin, die vielleicht auch lokale Bedeutung haben. Aus dem eröffneten Profil wurden fossile Tierknochen und Zähne gesammelt, die einer detaillierten paläontologischen Analyse unterzogen wurden, wobei festgestellt werden konnte, dass die Knochenbreccie Überreste folgender Tiere enthält: Talpa cf. minor, Sorex cf. runtonensis, Plecotus crassidens, Myotis cf. aemulus, Sciurus sp., Glis sp., Allocricetus cf. bursae, Dolomys dalmatinus, Dolomys episcopalis bolkayi, Mimomys intermedius, Allophaiomys cf. pliocaenicus, Microtinae indet., Apodemus cf. mystacinus, Ursus etruscus, Ursus deningeri, Ursus sp., Mustela sp., Elephas sp., Dicerorhinus etruscus, Cervus elaphus, Capreolus sp., Bovidarum gen. et spec. indet., Capra sp., Aves, Amphibia, Reptilia und Gastropoda. Die Fauna der Knochenbreccie von Dubci bildet eine charakteristische Tiergesellschaft des Cromeriums, wie man sie auch an anderen Lokalitäten des Cromeriums in West-, Mittel- und Südeuropa antrifft (G. Bartolomei, 1964; R. Dehm, 1962; O. Fejfar, 1956; F. Heller, 1930, 1958, 1962 und 1963; D. Jánossy, 1963; K. Kowalski, 1956, 1960 und 1962; M. Kretzoi, 1956; A. Pasa, 1947, usw.).

Nur etwas jünger sind die Faunen der Knochenbreccie von Tatinja Draga bei Karlobag (T. Kormos, 1918 und 1933; M. Kretzoi, 1956) und von den Inseln Rava und Ugljan, die in verschiedenen Phasen des Günz-Mindel-Interglazials entstanden sind, d.h. sie stammen aus dem Cromerium. In den faunistischen Gesellschaften aus diesen Lokalitäten sind typische Vertreter des Cromeriums vorhanden, und zwar vorwiegend folgende Gattungen und Arten: Talpa minor, Sorex runtonensis, Allocricetus bursae, Dolomys dalmatinus, Mimomys intermedius, Allophaiomys pliocaenicus, Lagurus pannonicus, Ursus etruscus, Dicerorhinus etruscus, Capreolus süssenbornensis usw.



Abb. 1

Abb. 1: Übersichtskarte des Gebietes des Dinarischen Karstes mit den bezeichneten Fundorten altpleistozäner Vertebratenfaunen (schwarze Kreise).

Abb. 2: Profil (b 20° W - N 20° O) durch die "fossile" Höhle Sandalja I unweit von Pula in Istrien.

1. Humus
- 2.-4. Jungpleistozäne Schichten,
- 5.-9. Altpleistozäne Schichten,
6. Knochenbreccie
10. Kalkstein der Oberkreide.

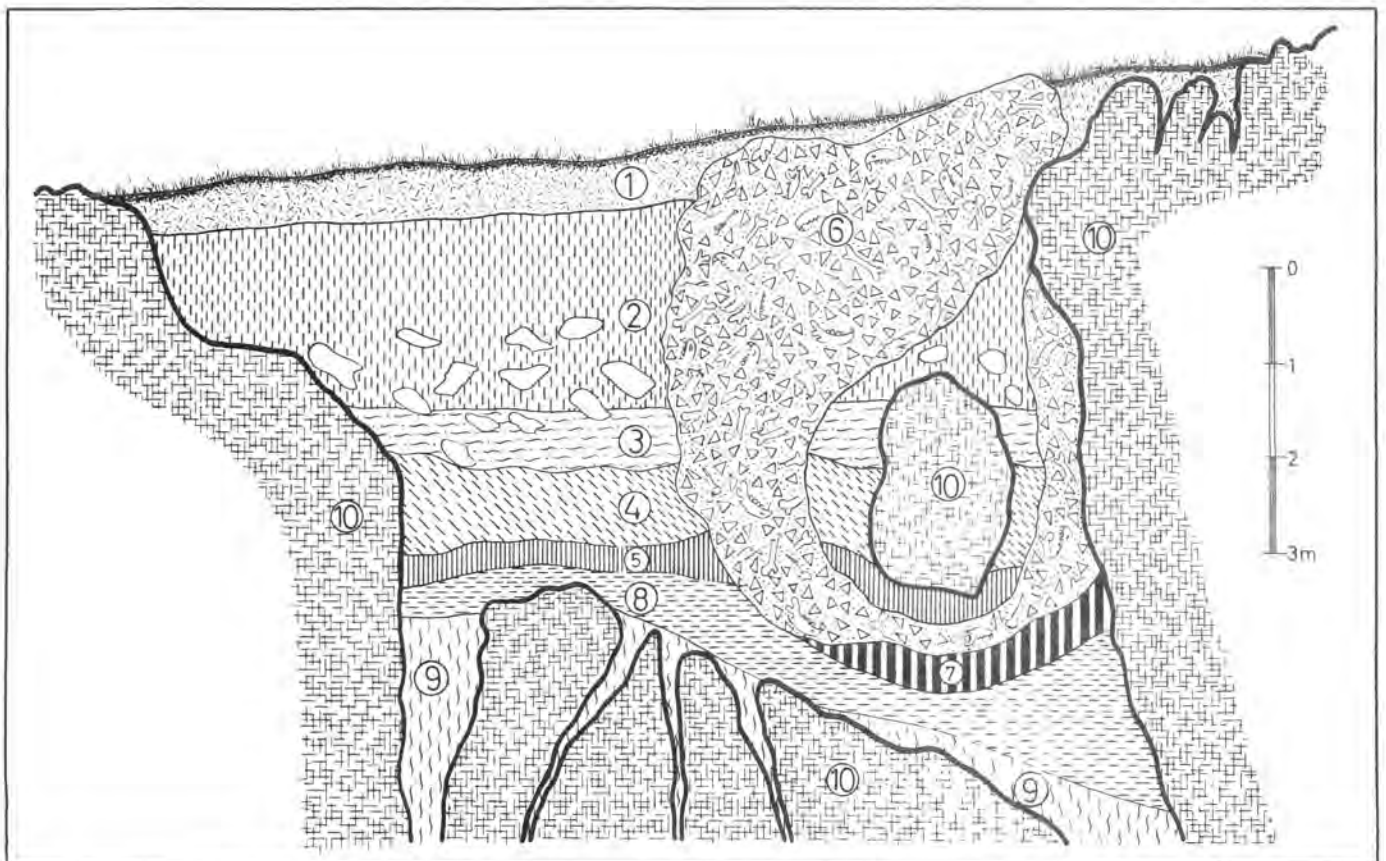


Abb. 2

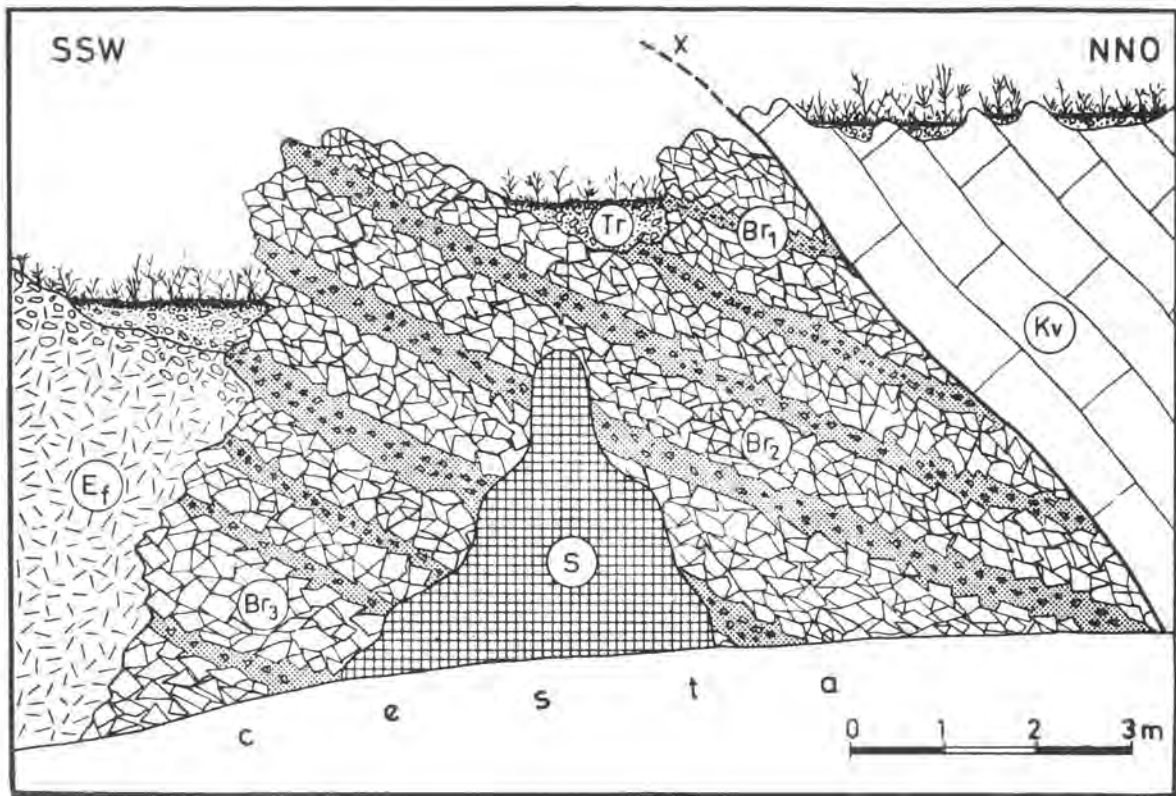


Abb. 3.

Ältest-Pleistozän	Alt-Pleistozän			Relative Chronologie	Fundstellen
	Günz	Günz/Mindel	Mindel		
Villafranchium					
					Strmica
					Sinjska polje
					Šandalja
					Insel Iž
					Razvođe
					Halbinsel Marjan
					Dubci
					Karlobag
					Insel Rava
					Insel Ugljan
					Podumci
					Kninska polje

Abb. 4.

Abb. 3: Profil durch die altpleistozänen Ablagerungen im Einschnitt der Strasse bei Dubci in Mitteldalmatien.
 Kv Kalkstein der Oberkreide
 Ef zertrümmerter eozäner Flysch
 S Grosser Stalagmit auf der Basis eines breccienartigen Komplexes
 Br₃-Br₁ Geschichtete Knochenbreccien und kalzifizierte, rötlichbraune Lehme (fossilführende Horizonte)
 Tr Terra rossa
 X Überschiebungsfäche
 (cesta = Strasse).

Abb. 4: Darstellung der altpleistozänen Vertebratenfaunen aus dem Gebiete des Dinarischen Karstes in einem stratigraphischen Schema.

In der Endphase des Cromeriums und der Anfangsphase des Mindels ist die Knochenbreccie von Podumci bei Unešić in Norddalmatien entstanden, die als Erster T. Kormos noch im Jahre 1931 untersucht hatte. Er hat fundamentale geologische Angaben über diese Fundstelle gemacht und das gesammelte paläontologische Material teilweise bearbeitet, in dem er folgende faunistische Vertreter feststellen konnte: Talpa gracilis, Soricidae gen. et spec. indet., Ursus sp. (aus der Gruppe arvernensis-etruscus), Lepus sp., Glis sp., Allocriquetus bursa, Dolomys episcopal boikayi, Dolomys dalmatinus, Mimomys intermedius, Pitymys arvaloides, Pitymys gregaloides, Microtus nivalinus, Microtus arvalinus, Cervus sp., Bos sp., Equus of altidens, Corvus sp., Lacerta sp. aus der Gruppe muralis-tiliquert, Lacerta cf. viridis (? subsp. major), ferner Wirbelkörper irgend einer Schlange und Früchte der Gattung Celtis. Auf Grund dieser Fauna ist T. Kormos (1931) der Ansicht, daß diese Breccie im Jungcromerium entstanden sei. Später hat K. Kowalski (1958) aus der Knochenbreccie Podumci die kleinen Säugetiere studiert und das Verzeichnis der Fauna von Kormos durch folgende Gattungen und Arten vervollständigt: Sorex runtonensis, ? Neomys sp., Crucidura sp., Rhinolophus ferrum-equinum, Hypoiagus brachygnathus, Pitymys hintoni, Apodemus cf. sylvaticus und Apodemus cf. mystacinus. Der genannte Vertreter vertritt die Meinung, daß diese Fauna in der Umgebung von Podumci zu Beginn der Mindelzeit existiert hatte und daß damals das Klima ziemlich warm und dem heutigen mediterranen Klima ähnlich war.

Die erwähnten Höhlenfundorte der altpleistozänen Fauna bieten einen klaren Einblick in die kontinuierliche Entwicklung der Wirbeltiergesellschaften in dem Gebiet des Dinarischen Karstes in der Zeitspanne zwischen dem Villafranchium und dem Mindel (Abb. 4). Außerdem zeigt die Erforschung der genannten Lokalitäten, daß das Gebiet des Dinarischen Karstes schon im Pliozän von einer intensiven Verkarstung erfaßt worden war; denn einige speleologische Objekte waren schon im Ältest- und Altpleistozän morphologisch entwickelt, als sie von Höhlenablagerungen angefüllt wurden. In diesem Gebiet sind bis jetzt in den unterirdischen Karstformen keine Schichten entdeckt worden, die älter als das Villafranchium sind, während zum Beispiel in den mit Sedimenten angefüllten Karstspalten auf dem Gebiet Frankreichs, der Schweiz, Süddeutschlands, Ungarns und einiger anderer Gebiete reiche Überreste von Landsäugetieren entdeckt worden sind, die aus dem Paläozän, Eozän, Oligozän, Miozän oder Pliozän stammen (E. Thenius, 1959). Zusammenfassende Untersuchungen dieser neun (9) erwähnten Lokalitäten, aber auch die Entdeckung neuer Fundorte, bieten die Grundlage für das Studium der paläoökologischen, paläogeographischen, paläoklimatologischen und anderer Verhältnisse, die in den ältesten Abschnitten des Quartärs in dem Gebiet des Dinarischen Karstes geherrscht hatten.

Literaturverzeichnis:

- | | | |
|--------------------------------------|------|--|
| <u>Bartolomei, G.</u> | 1964 | Mammiferi di breccie pleistoceniche dei Colli Berici (Vicenza) Mem. Mus. Civ. Stor. Nat. Verona, 12. Verona. |
| <u>Grndoljac, I. & Malez, M.</u> | 1961 | Ein neuer Fundort pleistozäner Fauna in Südstrien, Bull. scientifique, 6. 2. Zagreb |
| <u>Dehm, R.</u> | 1962 | Altpleistozäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern, Mitt. Bayer. Staatssamm. Paläont. hist. Geol., 2. München |
| <u>Fajfar, O.</u> | 1956 | Seznam oruhu fosilnich ssavcu z Jeskyně C 718 na Žitném koni u Koněprus, Věstník UUG, 31, Praha. |
| <u>Heller, F.</u> | 1930 | Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Opf.), Neues Jb. Min. Geol. etc., B.-Bd. 63, Abt. B. Stuttgart. |
| <u>Heller, F.</u> | 1958 | Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb), Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abn. 107, 1. Stuttgart. |
| <u>Heller, F.</u> | 1952 | Zwei altquartäre Kleinsäugerfaunen aus dem Oberrheingebiet: Hohensülzen bei Worms/Rheinhausen und Pilgernaus bei Weinheim an der Bergstraße/Baden, Mitt. Geol. Staatsinstitut in Hamburg, 31. Hamburg. |
| <u>Heller, F.</u> | 1962 | Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb, Neues Jb. Geol. Paläont. Abn., 118, 1. Stuttgart. |
| <u>Jánosy, G.</u> | 1963 | Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kővesváradi bei Répáshuta (Bükk-Gebirge) Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 55. Budapest. |
| <u>Kormos, I.</u> | 1931 | Die präglazialen Bildungen des Villányer Gebirges und ihre Fauna Jahresb. d. k. ungar. geol. R. A. F. 1916. Budapest. |

- Kormos, T., 1931 Über eine neuentdeckte Forestbed-Fauna in Dalmatien, *Palaeobiologica*, 4, Wien.
- Kormos, T., 1933 Nuove tracce di una "Forest Bed" fauna nella regione Adriatica. Le grotte d'Italia, 7, 2, Trieste.
- Kowalski, K., 1956 Insectivores, Bats and Rodents from the Early Pleistocene Bone Breccia of Podlesica near Kroczyce (Poland). *Acta Palaeont. Polonica*, 1, 4, Warszawa.
- Kowalski, K., 1958 Altpleistozäne Kleinsäugerfauna von Podumci in Norddalmatien. *Palaeont. Jugoslavica*, 2, Zagreb.
- Kowalski, K., 1960 An Early Pleistocene Fauna of Small Mammals from Kamyk (Poland). *Folia Quaternaria*, 1, Kraków.
- Kowalski, K., 1962 Bats of the Early Pleistocene from Koneprusy (Czechoslovakia). *Acta Zoolog. Cracoviensia*, 7, 9, Kraków.
- Kretzoi, M., 1956 Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges, *Geol. Hungarica, Ser. Palaeont.*, 27, Budapest.
- Malez, M., 1959 A new Old-Pleistocene Fauna in Dalmatia, *Bull. scientifique*, 5, 1, Zagreb.
- Malez, M., 1960 Etruskisches Nashorn - *Dicerorhinus etruscus* (Falconer) - aus altpleistozänen Brekzien der Halbinsel Marjan bei Split (Dalmatien). *Mammalia pleistocaenica*, 1, Brno.
- Malez, M., 1961 Die altpleistozäne Brekzienfauna der Halbinsel Marjan bei Split. *Palaeont. Jugoslavica*, 4, Zagreb.
- Malez, M., 1965 Der altpleistozäne Fundort Dubci in Mitteldalmatien, *Bull. scientifique, Sec. A*, 10, 12, Zagreb.
- Malez, M., 1967 Die altpleistozäne Knochenbrekzienfauna beim Dorfe Dubci in Dalmatien, *Rad JAZU*, 345, Zagreb.
- Malez, M., 1968 Die altpleistozänische Vertebratenfauna in dem Gebiete des Dinarischen Karstes, *Bull. scientifique, Sec. A*, 13, 5/6, Zagreb.
- Pasa, A., 1947 I Mammiferi di alcune antiche Breccie Veronesi, *Mem. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona*, 1, Verona.
- Thenius, E., 1959 Wirbeltierfaunen. In Papp & Thenius, *Tertiär*, II, Handbuch d. stratigraph. Geologie, III, 2, Stuttgart.
- Zapfe, H., 1954 Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen. Beiheft z. *Zeitschr. Geologie*, 12, Berlin.

Beobachtungen an der Höhlenbärenschicht des "Bärenlochs"
im schweizerischen Tafeljura

ELISABETH SCHMID (Basel / Schweiz)

Die Höhle Bärenloch liegt im schweizerischen Tafeljura östlich von Basel. Das Gestein der wenig hohen, flachen Berge ist hier Hauptrogenstein, ein gelblicher, körniger Kalk des Doggars, also der mittleren Juraformation.

Dieser feste Kalk säumt die Täler meist in steilen Felswänden. In einer solchen Wand, der Wasserfluh, die ein kleines Nebentälchen des Eitals abschließt, liegt unsere Höhle. Ihr Eingang war hinter dem dichten Schleier eines Wasserfalls lange Zeit verdeckt gewesen, bis im trockenen Sommer 1962 der ihn nährende Bach schon vor dem Absturz über die Felswand nahezu ganz versiegte. Der Tierarzt vom nahen Dorf Gelterkinden, der schon als Bub die Höhle gekannt hatte, suchte sie nun mit prähistorischem Interesse auf und fand bei erstem Scharren am Eingang der Höhle einige Knochen vom Höhlenbären. Zusammen mit dem Geologen Dr. W. Mohler wurden daraufhin die ersten Quadratmeter hinter dem Eingang ausgegraben.

Die nur 20-30 cm mächtigen Schichten enthielten Höhlenbärenknochen, die im mittleren Bereich der schmalen Höhle auf dem Felsboden angereichert waren. Die für die kleinen Flecken große Ausbeute umfaßte Bruchstücke aller Knochenarten, dazu einen Zahn einer Höhlenhyäne. Einzelne Silexfragmente mit stark verrundeter Kantentretusche und etwas Holzkohle ließen auf die einstige Anwesenheit des urgeschichtlichen Menschen schließen. Deshalb wurde die weitere Ausgrabung dieser Höhle mir übertragen. Hier seien die wichtigsten Ergebnisse über die Sedimentation vorgelegt.

Zur Beurteilung von Höhlensedimenten ist es notwendig, nicht nur die Höhle selbst, sondern auch ihre Lage im größeren landschaftlichen Bereich zu beachten. Dies wurde durch die Karte (Abb. 1) möglich. Man sieht darauf daß die nahe Rheintalflexur im Tafeljura Scharen von nahezu N-S verlaufenden Verwerfungen und Zerrungen ausgelöst hat, von denen hier nur eine geringe Auswahl eingezeichnet werden konnte. Kurze Zerrlinien und Verwerfungen rechtwinklig dazu haben in den soliden Kalkgesteinen weitere Schwächezonen geschaffen. Eine solche Querstörung durchsetzt auch die Wasserfluh. In ihr konnte das Sickerwasser besonders gut angreifen, was oberflächlich die Richtung des kleinen Baches bestimmt hat. Ferner ist der Fels innerlich von mehreren Gängen und Schächten durchzogen, deren noch unerforschten Verlauf man jedoch ahnt, weil nach starken Regenfällen im Innern des Berges Wasser rauscht. Zu diesem System von Gängen gehört unsere Höhle, die als fast ebener, niedriger Gang mit wenigen schwachen Knicken in nahezu rechtem Winkel aus der Felswand austritt. Da das normale feuchte Klima den Wasserfall wieder neu belebt hat, konnten die weiteren Grabungen erst durchgeführt werden, nachdem der Bach oben etwas auf die Seite abgelenkt worden war. So stürzt nun der Wasserfall neben unserer Höhle herunter.

Die Decke der Höhle läßt die Bruchlinie deutlich erkennen, obwohl sie stellenweise kräftig versintert ist. Etwa in der Mitte und im hinteren Teil des 27 m langen begehbaren Teils der Höhle reichen aus Spalten am Nordrand der Höhle breite Kalksintermassen wie Wasserfälle auf den unberührten Höhlenboden herab und gehen da über in eine 8 - 15 cm dicke Sinterschicht, die vor unserer Grabung vom Längsmeter 15 an den hinteren Teil des Höhlenbodens bildete.

Im vorderen Teil der Höhle fehlt diese, die liegenden Sedimente schützende Sinterschicht. Sie scheint hier auch nie in größerem Ausmaß bestanden zu haben, denn wir konnten keine Reste davon an den Felswänden entdecken.

Bei Beginn unserer Ausgrabung lag durch die erste Grabung der vordere Teil des Felsbodens der Höhle frei. Seine glatte, fast ebene Fläche unterbrach nur eine Senke in der Mitte, die als Rille in die Höhle hineinzog. Hier waren die meisten Knochen gefunden worden und hier hatten viele kleinere Bruchsteine und etwas Holzkohle gelegen. Bei genauer Prüfung zeigte es sich, daß das die tektonische Störungslinie ist, die mit der Spalte in der Decke Anlaß zur Höhlenbildung gegeben hat. Das Wasser, das die Aushöhlung des Berges besorgte, konnte in dieser Linie stets etwas mehr Material wegnehmen.

Ehe wir die Sedimente besprechen, muß noch ein weiteres geologisches Faktum genannt werden, das die Deutung des Fundbestandes stark beeinflusst: Durch die Karte (Abb. 1) zieht in einigen Windungen eine punktierte Linie. Sie gibt die äußerste Grenze der riss-eiszeitlichen Vergletscherung an. Die gewaltige Gletscherkaskade, die von den Alpen her das Mittelland ausfüllte, griff in der größten der Vereisungszeiten, in der Riss-Eiszeit,

über den Jura hinweg bis nahe vor Basel. An vielen Stellen im Faltenjura wie auch im Tafeljura finden sich deshalb noch Reste stark verwitterten Moränematerials. Auch die Äcker über der Wasserfluh sind angereichert mit kleinen Quarzitgeschieben und anderen Geröllen, die die lange Verwitterung an der Oberfläche überstanden haben. Das Moränematerial enthielt ursprünglich natürlich außer den alpinen Gesteinen auch solche vom Jura. Da unsere Höhle innerhalb der größten Ausdehnung des Rissgletschers liegt, müssen wir damit rechnen, daß das in die Spalten und Gänge eingedrungene Wasser von der Oberfläche neben lokalen Gesteinsstücken und deren Lösungsmaterial auch Sand, Lehm und Geschiebe aus den dünnen Grundmoränenresten mit hereingetragen hat.

Als wir uns bei der ersten Grabung mit einer sauberen Profilwand Einblick in den Schichtaufbau verschafften, lagen nur im niedrigsten Teil, in der Mitte, einige wenige Knochen. In einzelnen Feldern wurden dann die Deckschichten abgetragen, bis wir eine größere Fläche über der Schicht mit den Höhlenbärenknochen frei hatten. Kurz vor dem neu geschaffenen Profil, dem Profil 2 (Abb. 2), hörten die Knochen völlig auf. Gegen die Südwand zu waren sie von einer kleinen Welle des Felsbodens begrenzt, auf der wenige Knochen zerstreut lagen und hinter der eine nur wenige cm tiefe flache Senke nochmals einige vereinzelte Höhlenbärenknochen enthielt.

Die am meisten gegen den Südrand der Höhle zu liegenden Knochen waren vor allem ein fast ganz erhaltenes Schulterblatt und 2 Eckzähne, eingebettet in einen feinen, sandigen Lehm, der aber schon 1 cm unter dem Schulterblatt auf dem glatten Felsboden auflag. Auch die Zähne waren durch den Feinsand nur 1 cm vom Felsboden abgehoben. Die ganze Situation entsprach derjenigen in einem freien Bachlauf, wenn bei Hochwasser oder in stillen Buchten Feinsand abgelagert wird und einzelne Knochen darin weitergleiten. Sicher waren diese seitlichen Knochen nicht vom Menschen an ihren Ort gelegt worden.

Auch die kleine Knochengruppe, die auf der leichten Bodenwelle dem Felsen unmittelbar auflag, machte den Eindruck, als ob fließendes Wasser sie abgesetzt hätte.

Die beste Prüfung der Ablagerungskräfte ermöglichte der große Knochenkomplex. Die sauber geputzte Fläche zeigte auf und neben größeren Bruchsteinen viele große und kleine Knochen, ganz oder als Bruchstücke, dicht aneinandergedrängt. Zwischen ihnen lagen verschiedene bis taubeneigroße Gerölle. Auf der Seite, die gegen das Höhleninnere zu liegt, stauten sich kleine Gerölle und Sandkörner in einem Keil. Diese Sandschicht lief in die rückwärtige Profilwand aus.

Wie die Knochen, so waren auch die Gerölle dunkelbraun. Am Tageslicht zeigten die Gerölle einen dichten Lackartigen Überzug von Brauneisen und Braunstein. Derartige Brauneisen- und Mangan-Ausblühungen durchsetzten auch das seitliche lehmige Sediment. Die in den Profilen als schwarzbraune Bänder hervortretenden Mangananreicherungen (MnO_2 - Manganweicherz) konnten als geschlossene Flächen freigelegt werden, in denen kleine Geröllchen besonders zahlreich lagen. Darin und auch in den übrigen helleren Sedimenten über dem Fels, fanden sich auch immer wieder Silixfragmente, deren flache Schlagbahnen und stumpf retuschierte Kanten ebenfalls lackartigen Glanz aufweisen. Die größten unter ihnen sind nur bis 3,5 cm lang. Keines läßt eindeutig die Hand des Menschen erkennen, vielmehr gleichen sie Silixstücken, wie sie entstehen, wenn bei starkem Wassertransport der leicht springende Silix auf Steinen aufschlägt.

Da die Höhlenbärenknochen schon vor unserem Profil 2 aufgehört hatten, konnte es möglich sein, daß damit der ganze Bestand von Knochen in der Höhle erschöpft war. Ein Suchschnitt beim 15. Längsmeter ergab jedoch wieder einen reichen Knochenbestand in der Tiefe. Die Grabung 1966 hatte zum Ziel, die Verbindung zwischen diesen beiden Knochenkomplexen herzustellen, um noch mehr Einzelheiten über die Sedimentationsweise zu erfahren. Zu unserer Überraschung lag nicht ein einziger Knochen in diesem langen Höhlenstück. Das muß mit dem stärkeren Ansteigen des Höhlenbodens zusammenhängen, dem Mulden zum Ablagern von Knochen und Geröllen fehlen. Hingegen bot das hierbei entstandene fast 5 m lange Profil parallel zur nördlichen Höhlenwand - Profil 3 - einen vorzüglichen Einblick in die Sedimentation der höheren Schichten: Die fast horizontalen Hangandioxydbänder im unteren Teil sind stellenweise gestaucht. Der Lehm muß sich zu wiederholten Malen als Brei etwas verlagert haben. Vermutlich fanden dazwischen auch Austrocknungen statt, die den Absatz der Braunsteinlagen auslösten.

Das rückwärtige Schichtprofil, Profil 4, lag nun unter der noch erhaltenen Sinterschicht, die nach rückwärts den rezenten Höhlenboden bildet. Hier war nun nicht mehr der mittlere Teil der Sedimente durch spätere Wassereintritte erodiert worden. Da sich die Höhle unter der südlichen Felswand weiter nach Süden ausweitete (siehe Abb. 2), war zu hoffen, daß wir an dieser Stelle vielleicht ein Knochenlager freilegen könnten, das nicht durch Wassereintritte verlagert ist.

Während der Ausgrabung 1968 wurden in dem Areal bis zu Profil 5 (Abb. 2) alle Schichten sorgfältig lagenweise abgebaut. Unter der dicken Sinterschicht lag heller, lockerer Lehm mit nur vereinzelten Steinen. Darunter folgte eine grobsteinige Schicht mit einzelnen großen Blöcken. Im hellen Lehm, in den sie eingebettet waren, lagen zudem zahlreiche angeätzte Kalkstücke. Viele dieser kleineren Gesteinsstücke tragen ganz oder stellenweise Überzüge aus Mangan-dioxyd oder Brauneisen. Erst in der untersten, dunklen Lehmschicht, die auch angeätzte Kalke und Gerölle enthält, fanden sich die Höhlenbärenknochen, jedoch nicht bis zur Südwand ausgedehnt. Die nördliche

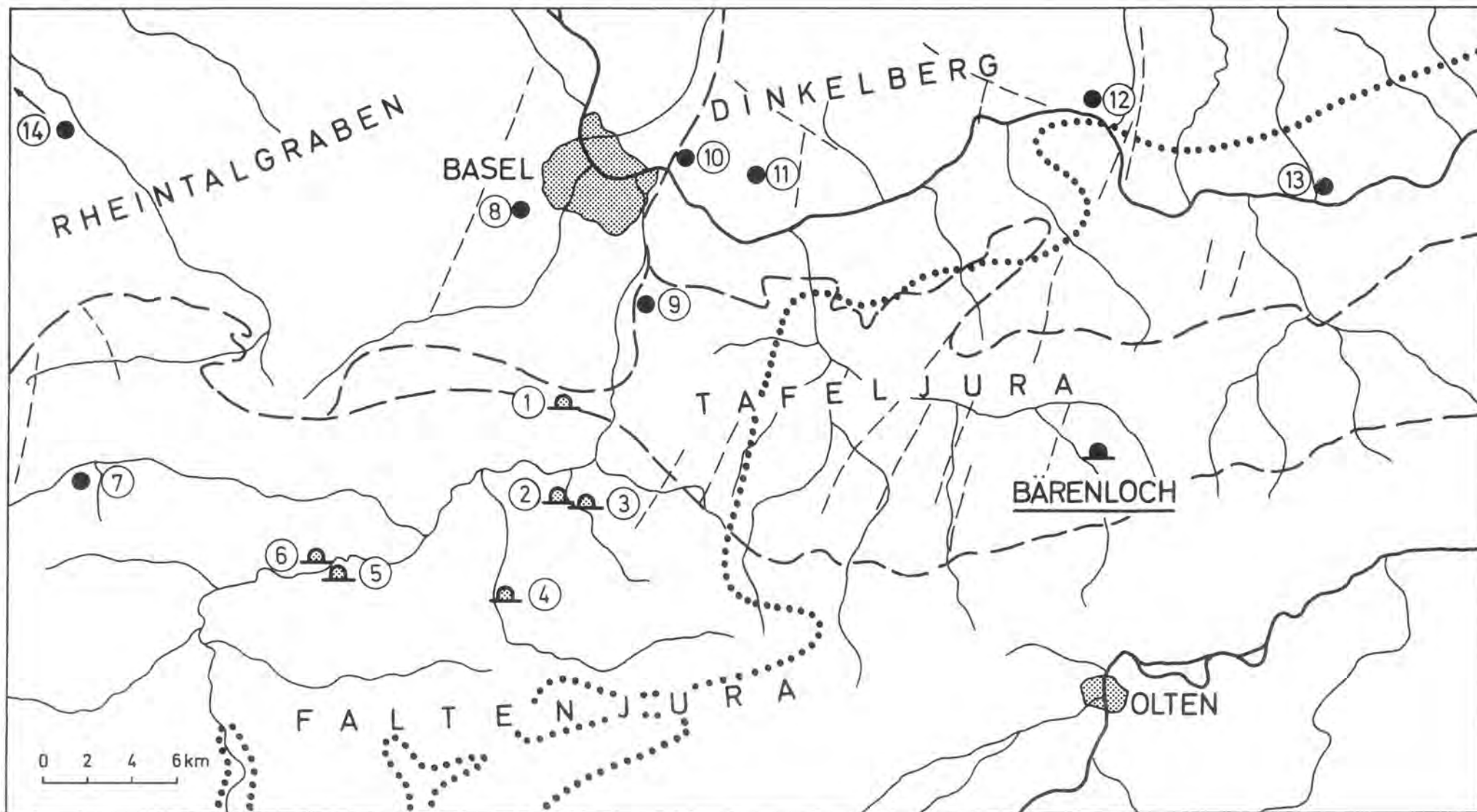


Abb.1 Das Bärenloch im größeren landschaftlichen Bereich. Die gestrichelten, dicken Linien geben die Grenzen der einzelnen Landschaftselemente an. Dünne gestrichelte Linien bezeichnen eine Auswahl von Verwerfungen. Punktierte Linie: äußerste Grenze der RiB-Vereisung. Die Zahlen geben Fundstellen von Höhlenbärenknochen oder von Moustérien-Kulturresten an.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1 = Schalberghöhle bei Aesch, BL. | 8 = Allschwil, BL |
| 2 = Kohlerhöhle, Gem. " | 9 = Lünchenstein, BL |
| 3 = Kastelhöhle, Gem.Himmelried, SO | 10 = Riehen, BS |
| 4 = Thiersteinerhöhle | 11 = Gyllen, Baden, Deutschland |
| 5 = Liesbergmühle bei Liesberg, BE | 12 = Humbel bei Brennet, Baden, Deutschland |
| 6 = Liesberghöhle bei Liesberg, BE | 13 = Murg, Baden, Deutschland |
| 7 = Löwenburg, Pleigne, DN | 14 = Hirtzbach, Haut-Rhin, Frankreich |
- = Höhle, = Freiland-Fundplatz

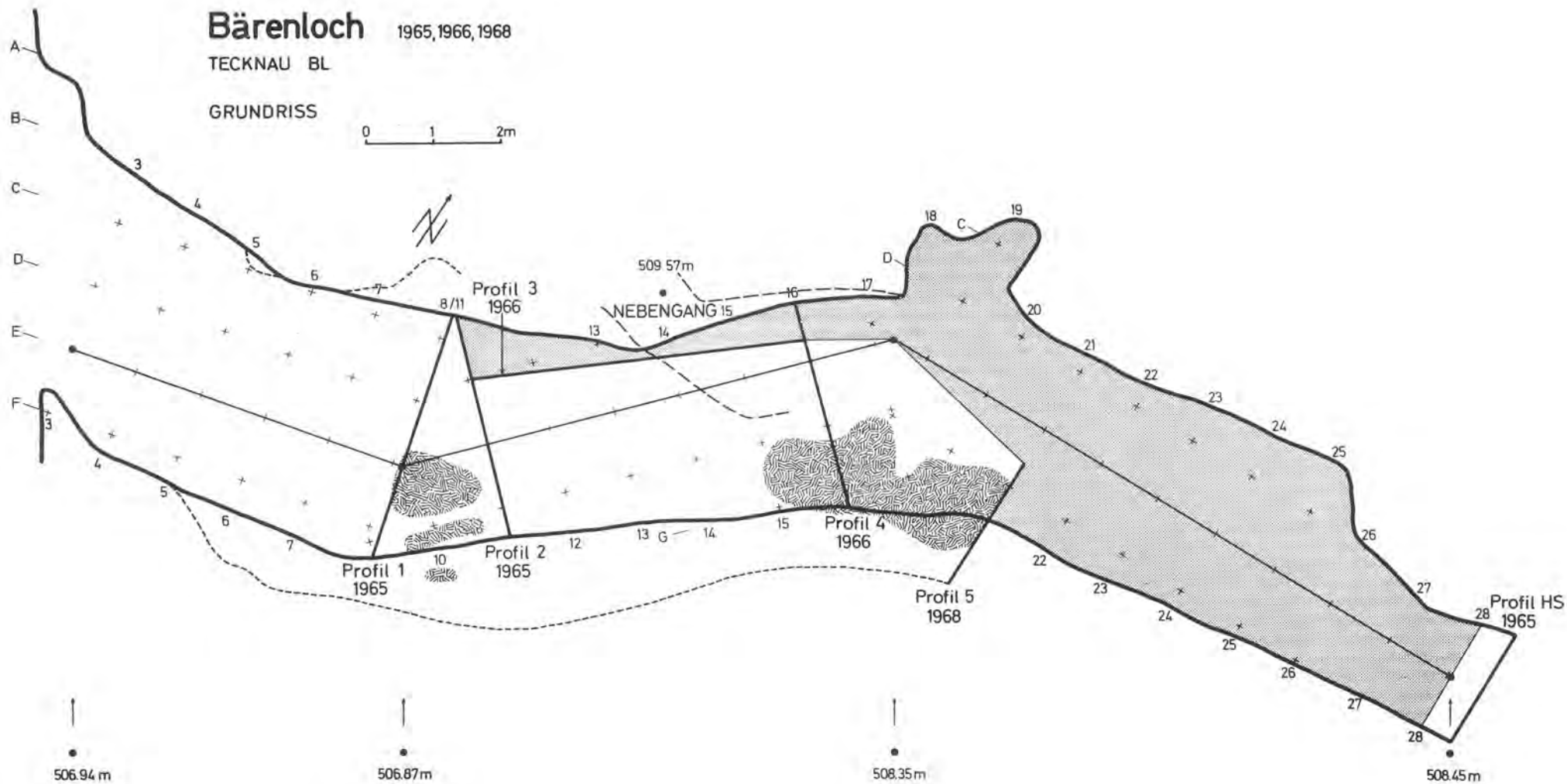


Abb.2: Bärenloch bei Tecknau, BL. Grundriß der Höhle, vermessen von A. Wildberger. Gestrichelte Linie: Ausdehnung der Höhle am freigegrabenen Boden. Punktiierte Fläche: nicht ausgegraben. Schraffierte Flächen: Höhlenbärenknochenansammlungen. Bildnachweis: Reinzeichnung M.G.Joos.

begrenzung unseres Profils bildet der steil aufsteigende Höhlenboden, der hier die Nordwand des unteren Höhlenteils in der Höhlenmitte bildet und bis nahe unter die Sinterschicht heraufreicht, wo sie in einem Absatz zum nördlichen Felsboden der Höhle übergeht. Die Art des Knochenlagers der z.T. großen Knochen wie Schulterblatt, Unterkieferhälften oder einzelne Langknochen neben kleineren Knochenstücken, zeigt mit den Geröll- und Sandteilen deutlich Ablagerung durch langsam fließendes Wasser. Es ist also wiederum nicht das ursprüngliche Knochenlager angetroffen worden. Dieses muß weiter hinten in der Höhle liegen oder gelegen haben, vermutlich in einem der heute von Sintermassen ausgefüllten Seitengänge.

Um den Charakter der einzelnen Sedimente besser zu erfassen, nahmen wir in allen Profilen verschiedene Serien von Materialproben, die wir im Laboratorium nach der bewährten Analysenkombination für Höhlensedimente untersuchten. Daraus zeichnete der auch für die Datierung wichtige Sedimentationsablauf ab:

Die an tektonischen Störungslinien entstandene Höhle wurde in dem bis jetzt ergrabenen Teil zunächst von Wasser durchflossen, das offenbar von der Hochfläche durch Spalten in die Höhle eingedrungen ist und in verschieden starken, kurzfristigen Läufern Geschiebelehm von der Oberfläche sowie Verwitterungsrückstand des Kalkgebirges und abgewitterte Steine sedimentierte. Es war kein eigentlicher, kein ständig fließender Höhlendach.

Diese Wassereinträge müssen im rückwärtigen Teil der Höhle Schichten mit Höhlenbärenknochen angeschnitten haben und daraus größere Mengen in dem sandigen und geröllhaltigen Schlamm in die vorderen Teile der Höhle verlagert haben. Die vom Höhlendach abwitternden Steine wurden mit eingebettet. Den Abschluß dieser Sedimentation bildete eine Periode, in der im mittleren Höhlenteil, wo auf der Nordseite von oben her ein Nebengang einmündet, große Steinblöcke abwitterten. Zwischen diese Blöcke legte sich feiner Lehm, der dann im ganzen Höhlenbereich das Niveau ausgeglichen hat und stellenweise bis zu 40 m hoch liegt. Die Analyse ergab, daß dieses, ebenfalls in nassem Zustand abgelagerte Material einen hohen Anteil von Löss besitzt. Deutliche Schichtungen und Stauchungen entstanden durch kurzfristige Wassereinträge.

Diese ganze Sedimentation kam erst zur Ruhe, als die Sinterschicht begann, den gesamten Höhlenboden mit einem harten Panzer zu überdecken.

Während der Ausgrabungen sahen wir, wie unmittelbar sich Regenfälle in der Wasserführung der Höhle auswirken. Die Sedimentation des lösshaltigen Lehms kann deshalb gut in jene Zeit gesetzt werden, als Löss auf dem Jura sedimentiert worden ist und die Schmelzwasser des Winterschnees im Sommer in den Berg sickerten. Das konnte während der Haupt-Würmphase geschehen.

Für die Umlagerung der Höhlenbärenschicht gilt folgende Überlegung: Die Kalke des Höhlenmuttergesteins, d.h. die vom Höhlendach abgewitterten Hauptrogenstein-Stücke sind zwar an ihrer Oberfläche angeätzt, aber sie sind doch auch noch in kleineren Brocken erhalten. Der Moränenanteil andererseits ist nur auf die am wenigsten von der Verwitterung angreifbaren Quarzite und Quarze beschränkt. Es muß demnach eine lange Periode intensiver Verwitterung auf die Moränenreste eingewirkt gehabt haben, ehe sie vom Wasser in die Höhle getragen worden sind. Dies ist also sicher in die Zeit nach dem Riss/Würm-Interglazial zu setzen. Wann die Höhlenbärenknochen primär abgelagert worden sind, d.h., wann der Höhlenbär hier im Bereich des Bärenlochs gelebt hat, ist daraus nicht abzuleiten. Es muß eine von Wassereinträgen freie Zeit gewesen sein, sonst hätte der Bär die Höhle nicht aufgesucht. Die Fundstellen von Höhlenbärenknochen im weiteren Bereich (Abb. 1) sichern seine Anwesenheit für die Früh-Würmphase, einschließlich dem großen Interstadial. Es steht dem nichts entgegen, diese Zeitspanne auch für den Höhlenbär im Bereich des Bärenlochs anzunehmen. Dann können die Wassereinträge, die das Knochenmaterial umgelagert haben, in die nasse Vorstoßphase der Haupt-Würmvereisung gesetzt werden. Wir haben damit den unmittelbaren Anschluß an die ohne erkennbaren Unterbruch folgende Sedimentation des lösshaltigen Lehms. In Parallele zu anderen Jurahöhlen setze ich die Sinterschicht in das warme Postglazial. Eine C^{14} -Analyse, die in Hannover angefertigt wird, soll hierzu noch genauere Werte geben.

Mit dieser kurzen Darlegung über die im Bärenloch erkennbaren Sedimentationsvorgänge ist natürlich nur ein Teil der durch die Ausgrabung gewonnenen Ergebnisse wiedergegeben. Dieser Ausschnitt scheint mir aber für Speläologen besonders interessant, weil die Speläologen den vielfältigen Formen und Ereignissen im Inneren der Berge am ehesten begegnen und mir vielleicht durch rezente Parallelen bei der Deutung dieser Schichtenfolgen helfen können.

Da keine Kulturreste gefunden worden sind und die ehemalige Anwesenheit des Urmenschen sehr unwahrscheinlich ist, hört hier die Arbeit des Prähistorikers auf. Es wäre natürlich zu begrüßen, wenn von geologischer und paläontologischer Seite aus weiter gegraben würde. Dafür hoffe ich in absehbarer Zeit einen Mitarbeiter zu gewinnen.

Contribution à l'étude des bactéries des grottes froides.

ANNE-MONIQUE GOUNOT (Département de Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Lyon/France)

Analyse

Pour élargir et compléter les observations microbiologiques effectuées dans les grottes des régions tempérées, les limons de divers types de grottes froides ont été analysés. L'incubation des cultures bactériennes à différentes températures montre que le micropeuplement de ces limons est généralement bien adapté à la basse température régnant dans ces cavités. L'adaptation psychrophile apparaît d'autant plus stricte que le limon est préservé des apports exogènes qui peuvent l'enrichir en germes mésophiles ou eurythermes.

Des recherches antérieures sur les limons des grottes de régions tempérées ont montré la présence d'un micropeuplement assez abondant et varié, dont les représentants les plus actifs sont parfaitement adaptés aux conditions apparemment défavorables du milieu souterrain (GOUNOT, 1967). Il semble que la température relativement basse et très stable des grottes joue un rôle essentiel dans la sélection des microorganismes. Parmi les germes apportés par les eaux de ruissellement et d'infiltration, seuls se maintiendront à l'état actif les germes capables de se multiplier à la température relativement basse des grottes.

Peut-on alors parler de bactéries "psychrophiles" ? Ce terme a été employé avec des significations diverses (INGRAHAM et STOKES 1959). Cependant la définition la plus généralement admise à l'heure actuelle est celle de STOKES (1963). Selon cet auteur, les microorganismes psychrophiles sont capables de se développer à 0°C en donnant une culture visible en une semaine. Il convient alors de distinguer les psychrophiles stricts ou obligatoires dont la température optimum pour la croissance est inférieure à 20°C et les psychrophiles facultatifs qui se développent mieux au-dessus de 20°C.

Les psychrophiles au sens large sont très répandus dans la nature, même dans les sols et les eaux des régions tempérées, mais c'est dans les milieux froids qu'ils sont le plus abondants lorsque cesse le développement des mésophiles. Les psychrophiles stricts ne peuvent évidemment proliférer que dans les milieux dont la température reste constamment basse : eaux des océans, sols glacés, etc. Les grottes des régions tempérées ou froides pourraient donc constituer un milieu favorable aux germes psychrophiles. Toutefois, la température des grottes précédemment étudiées se situe vers 10°C. Elle est, à la limite, compatible encore avec le développement des germes mésophiles dont la croissance ne cesse souvent que vers 8°C. Certains limons souterrains des régions tempérées contiennent effectivement un micropeuplement mixte et complexe, tels les limons des grottes de Hautecourt, dans le Jura ou de Peyort, dans les Pyrénées (GOUNOT, 1967, 1969).

Au contraire, dans les grottes plus froides où la température est voisine de 0°C, la sélection doit être plus sévère et les microorganismes qui pourront encore se développer seront de véritables psychrophiles (selon STOKES). C'est pourquoi il a paru intéressant de rechercher quel était le peuplement microbien des grottes froides et d'en étudier les caractères physiologiques, en particulier le comportement vis-à-vis de la température.

Matériel et Méthodes.

Les premières observations microbiologiques dans des grottes glacées concernent deux grottes de Laponie, visitées à l'occasion d'une expédition scientifique organisée par J. CORBEL (C.N.R.S.) en juillet 1967, ainsi que je l'ai déjà relaté (GOUNOT, 1968a,b). Les limons étudiés proviennent de deux grottes voisines du plateau karstique de Reingardslivath situé à une altitude moyenne de 400 mètres, au Sud-Ouest du Svartisen (Norvège). Ces cavités ont été décrites par CORBEL (1957). La grotte de Larshullet est un vaste réseau souterrain, parcouru par une circulation d'eau active, en relation avec un lac épigé. Le limon, fin et très humide, a été recueilli à 400 mètres environ de l'entrée de la grotte. Le limon de la grotte de Lapphullet a été prélevé dans une zone de remplissage sableux assez proche de la surface et moins humide que le précédent. La température de l'eau et du sol aux points de prélèvements était comprise entre 2° et 3°. Un échantillon du sol superficiel a été récolté, sous la couche d'humus, dans une doline à l'aplomb de la grotte de Lapphullet.

Dans les régions plus méridionales, les grottes froides se rencontrent en altitude. Ainsi, la grotte des Corneilles, située à une altitude de 2.400 mètres environ, dans les Pyrénées (Sentein, Ariège), est obstruée dans sa partie profonde par de la glace. Un échantillon d'argile rouge a été prélevé sous la glace, en octobre 1968. La température y était voisine de 0°.

Il existe également des grottes descendantes du type glacière ou neige, tels les "trous à neige" du grand lapiez de Platé dans les Alpes françaises (Haute-Savoie). Un prélèvement y a été effectué, dans une fissure située à une altitude de 2.050 mètres. Le dépôt sableux, sous la neige, était à une température de 1°5 (juillet 1968).

Enfin quatre échantillons de limons proviennent de la grotte glacée de Scarișoara (Roumanie). Cette grotte, pourvue d'un glacier souterrain, est située à une altitude de 1.150 mètres dans le massif de Bihor (Zone centrale des Carpathes occidentales). Trois

Échantillons, constitués d'argile, ont été récoltés dans la zone calcaire de la grotte (grotte Coma) à une température de 2° à 3°8. Le dernier échantillon est un dépôt calcitique plus proche de la glace (température : -0°8). Le prélèvement a eu lieu en mars 1968. Ces échantillons ont été récoltés par M. Racovița et m'ont été transmis par M. Radu. Je les remercie tous deux très vivement de leur extrême obligeance et du soin apporté à la récolte et au transport des prélèvements. Cette grotte a été très étudiée par les chercheurs roumains en particulier du point de vue climatologique (RACOVITZA 1967).

Les prélèvements, recueillis aseptiquement, sont transportés en glacière et conservés au froid jusqu'au moment de l'analyse. Les analyses microbiologiques sont effectuées selon les techniques classiques de POCHON et TARDIEUX (1962), précédemment utilisées (GOUNOT, 1967). La numération des bactéries viables, sur plaques de gélose à l'extrait de terre, a eu lieu en incubant simultanément à différentes températures : 2°, 20°, 28° et 55° afin de distinguer les germes psychrophiles, mésophiles et thermophiles. Les colonies sont ensuite isolées pour une étude en culture pure.

Résultats et Commentaires.

Les résultats des numérations aux différentes températures sont indiqués dans le tableau 1 et les figures 1 et 2. La comparaison entre les limons souterrains de Laponie et le sol superficiel correspondant est illustrée par le tableau 2 et la figure 3.

Tableau 1 - Evaluation des micropeuplements des limons de grottes froides (nombre de germes évalué en millions dans l'équivalent frais de 1 gramme de sol sec).

Origine des limons	Température au point de prélèvement	Températures d'incubation			
		+ 2°C	+ 20°C	+ 28°C	+ 55°C
<u>Laponie</u>					
Grotte de Larshullet	+ 2°9	4 semaines : 5	2 semaines : 6	1 semaine : 3,5	0
Grotte de Laphullet	+ 2°5	" 0,6	" 2	" 0,6	0
<u>Pyrénées</u>					
Grotte des Corneilles	0°	4 sem. 1,5 5 sem. 1,5	2 sem. 1,8	1 sem. 0,3	
<u>Alpes</u>					
Neigère du "Désert de Platé"	+ 1°5	4 sem. 2,2 6 sem. 4,3	2 sem. 9,0 3 sem. 11,3	1 sem. 3	
<u>Roumanie</u>					
Grotte de Scarișoara					
I- argile rouge	+ 2°2	4 sem. 0,13 6 sem. 0,2	2 sem. 2,8 3 sem. 3,1	1 sem. 0,3	+
II- argile grumeleuse jaune et rouge	+ 3°7	4 sem. 0,018 6 sem. 0,044	2 sem. 1,8 3 sem. 1,8	" 0,06	0
III- argile jaune	+ 3°6	4 sem. 0,15 6 sem. 0,3	2 sem. 2,2 3 sem. 2,4	" 0,3	0
IV- sable calcitique et "microperles"	- 0°8	4 sem. 0,4 6 sem. 0,5	2 sem. 1,5 3 sem. 1,8	" 0,14	0

On remarque dans tous les cas que le nombre maximum de colonies est obtenu à 20°. La majorité des germes est donc adaptée à des températures peu élevées, inférieures à l'optimum des mésophiles. Au contraire, comme on pouvait s'y attendre, la présence des germes thermophiles est rare et exceptionnelle; elle est sans doute liée à des pollutions extérieures.

Cependant, malgré une origine assez comparable, la répartition des germes en fonction de leurs exigences thermiques n'est pas identique dans les divers limons.

Certains limons renferment un micropeuplement typiquement psychrophile (au sens de STOKES)! Il en est ainsi des limons des grottes de Larshullet et des Corneilles, où les numérations effectuées à 2° et 20° sont presque équivalentes. Leur micropeuplement est donc composé en majorité de microorganismes capables de se développer vers 0° c'est-à-dire à la température du milieu naturel. Le comportement des germes isolés en culture pure à partir des colonies apparues aux différentes

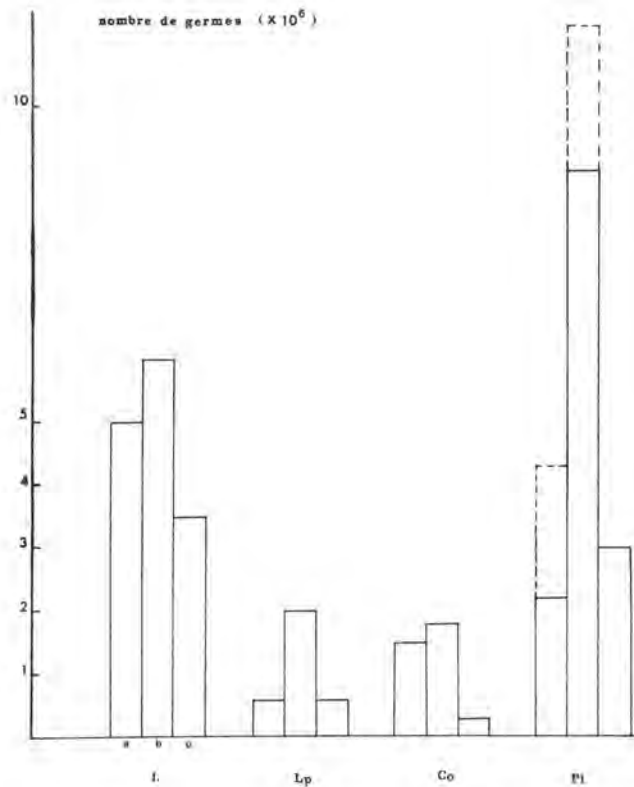


Fig. 1 - Evaluation des micropeuplements des limons des grottes froides à différentes températures (voir tabl.1):

- a = à 2⁰C; trait plein: numération après 4 semaines, trait interrompu: numération après 6 semaines
- b = à 20⁰C; trait plein: numération après 2 semaines, trait interrompu: numération après 3 semaines
- c = à 28⁰C; après 1 semaine.

Origine des limons: L = grotte de Larshullet, Lp = grotte de Lapphullet, Co = grotte des Corneilles, Pl = neigère de Platé.

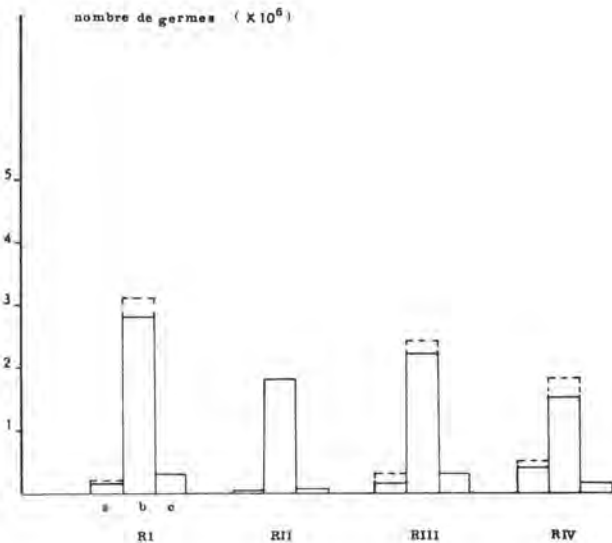


Fig. 2 - Evaluation des micropeuplements des prélèvements de limon de la grotte de Scarișoara (voir légende de la fig. 1 et tabl. 1):

- R I = argile rouge
- R II = argile grumelleuse
- R III = argile jaune
- R IV = depot calcitique.

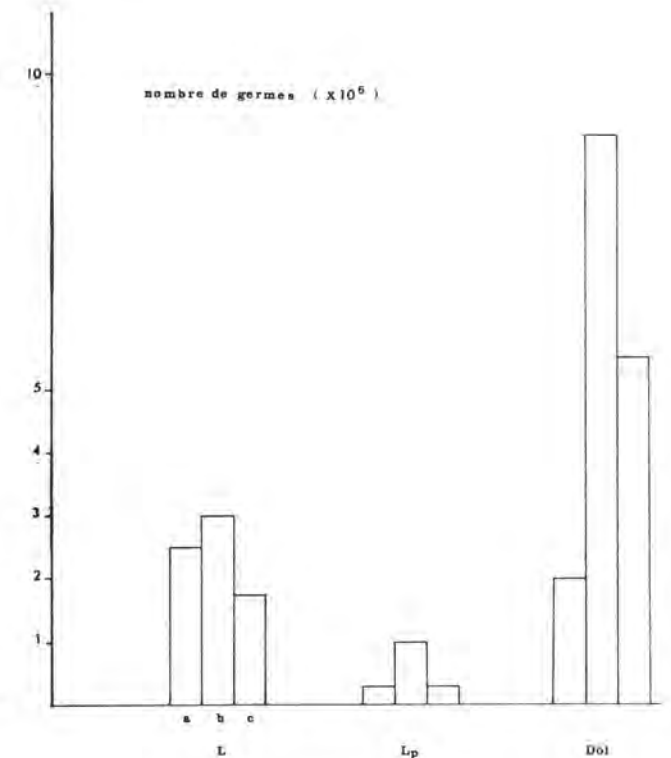


Fig. 3 - Comparaison des micropeuplements des limons souterrains et sol superficiel de Laponie à différentes températures (voir légende de la fig. 1 et tabl. 2):

- L = grotte de Larshullet
- Lp = grotte de Lapphullet
- DoI = sol superficiel.

températures confirme les résultats des numérations. Toutes les bactéries obtenues après incubation à 20° ou 28° sont ensuite capables de se développer à 2°, tandis que, parmi les colonies obtenues à 2° ou 20°, seules quelques unes poursuivent leur croissance à 28°. Ces bactéries sont ainsi toutes plus ou moins strictement psychrophiles.

Le limon de la grotte Lapphullet renferme encore des bactéries psychrophiles mais en moindre proportion que dans la grotte voisine de Larshullet. L'analyse du sol superficiel de cette région permet d'interpréter ces différences (tab. 2 et fig. 3). Le micropeuplement du sol superficiel apparaît moins strictement adapté aux basses températures. Le nombre maximum de colonies se situe encore à 20°; mais, à 2°, les colonies sont nettement moins nombreuses qu'à 20° ou 28°.

Tableau 2- Comparaison des micropeuplements de limons souterrains et sol superficiel de Laponie (nombre de germes en millions dans l'équivalent frais de 1 gramme de sol sec).

Origine de l'échantillon	Conditions d'incubation			
	2°C 4 semaines	20°C 2 semaines	28°C 1 semaine	55°C 1 semaine
Limon de la grotte de Larshullet	5	6	3,5	0
Limon de la grotte de Lapphullet	0,6	2	0,6	0
Sol superficiel (au-dessus de la grotte de Lapphullet)	4	18	11	0

Les germes isolés à 20° ou 28° n'ont généralement qu'un développement faible ou nul à 2° et, inversement, les souches obtenues à 2° peuvent encore se multiplier à 28°: ce sont alors des psychrophiles facultatifs. Il existe donc des différences entre le micropeuplement d'un limon souterrain dont la température reste constamment voisine de 0° et celui du sol superficiel dont la température varie au cours de l'année. Dans la région considérée, les variations de la température du sol doivent être très amorties, en été, par l'abondante couverture végétale, et, en hiver, par l'épaisse couche de neige. Cependant le réchauffement estival est sans doute suffisant pour le développement des germes mésophiles qui demeurent vivants mais inactifs pendant les mois défavorables.

Le limon de la grotte de Lapphullet pourrait alors représenter une transition entre les deux biotopes précédents. La température demeure toujours basse mais la proximité de la surface permet d'expliquer la présence de germes mésophiles qui sont apportés de l'extérieur par l'eau ou les courants d'air et dont la croissance est faible ou nulle à 2°. Néanmoins ce limon contient également une proportion importante de germes psychrophiles (au sens large) dont le développement est rapide à 2° et même quelques formes plus strictement psychrophiles.

Cette interprétation demeure valable pour le limon sableux de la neige de Platé dont la topographie est éminemment favorable à la pénétration des eaux superficielles: aux bactéries psychrophiles se mêlent des bactéries mésophiles.

Des numérations échelonnées dans le temps soulignent également ces différences. Dans les limons préservés des pollutions extérieures (grottes de Larshullet, grotte des Corneilles), les bactéries, étant parfaitement adaptées à la température basse du milieu, se développent immédiatement et assez rapidement, à 2° et à 20°. Si l'on prolonge l'incubation, le nombre des colonies n'augmente pas. Les colonies obtenues à 2° représentent les germes actifs dans le milieu naturel au moment du prélèvement. Dans le cas du limon de Platé, au contraire, si l'on prolonge l'incubation à 20° ou à 2° pendant une ou deux semaines, il apparaît de nouvelles colonies. Il pourrait s'agir alors de germes exogènes présents dans le limon à l'état inactif, n'étant pas spécialement adaptés à la température ou au substrat de la grotte.

L'analyse des quatre échantillons récoltés dans la grotte glacée de Scariçoara a fourni des résultats assez curieux (tab. 1 et fig. 2). Même dans l'échantillon le plus froid (IV) qui est relativement plus riche en psychrophiles, le nombre des colonies est beaucoup plus élevé à 20°. Dans l'échantillon II, on obtient à 20° trente fois plus de colonies qu'à 28° et quarante à cent fois plus qu'à 2°. Les colonies développées à 20° ne représentent pas, comme on l'estime généralement, la somme des germes mésophiles et psychrophiles. Il semble bien que l'on rencontre ici une nouvelle catégorie de germes que l'on peut qualifier de sténothermes. Ce ne sont pas des mésophiles puisqu'ils ne se développent pas à 28°. Ils ne correspondent pas non plus aux psychrophiles tels qu'ils ont été définis par STOKES (1963), car ils ne se multiplient pas à 0°. Lors de la numération, certains types de colonies n'étaient effectivement visibles que sur les boîtes incubées à 20°. L'étude du comportement de nombreuses souches isolées des quatre échantillons a permis de vérifier qu'un assez grand nombre ne se développait ni à 2° ni à 28°.

On peut alors se demander quelle est l'origine de ces bactéries strictement adaptées à une température plus élevée que celles qui régnait dans la grotte au moment du prélèvement (- 0°8 à 3°7).

Il est possible qu'elles proviennent d'un milieu à température

stable mais plus chaud que la grotte. De nouvelles analyses microbiologiques accompagnées d'une étude des facteurs climatiques et hydrologiques permettraient d'éclaircir ce problème écologique.

Les influences extérieures se traduisent également dans la composition morphologique des micropeuplements. Les sols superficiels renferment généralement une très grande variété de formes bactériennes. Le sol de Laponie lui-même, bien que dépourvu de certaines formes plus méridionales (*Bacillus*, etc..) possède un micropeuplement varié. A l'opposé, le limon de la grotte de Larshullet n'héberge qu'un petit nombre d'espèces psychrophiles qui sont rares ou absentes dans le sol épigé. Elles appartiennent généralement aux genres *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter*. L'abondance de *Flavobacterium* et *Pseudomonas* plus strictement psychrophiles et fréquents dans les eaux froides pourrait s'expliquer ici par la communication entre le lac et le cours d'eau souterrain.

A la limite, le micropeuplement peut ne comprendre qu'un seul genre: ainsi dans le limon de la grotte des Corneilles, les 140 souches qui ont été isolées à 2°, 20° et 28° appartenaient toutes au même genre *Arthrobacter* avec des formes psychrophiles dont l'optimum thermique est toujours inférieur à 20°.

Les limons souterrains enrichis par des apports extérieurs ont un peuplement bactérien plus varié (grotte de Laphullet, neige de Platé, grotte de Scarișoara). Aux germes "autochtones" s'ajoutent des formes exogènes qui survivent plus ou moins longtemps selon leur longévité et leurs capacités de développement à basse température.

Conclusion.

Les milieux constamment soumis à une température voisine de 0°C, tels les limons des grottes froides, contiennent des microorganismes psychrophiles capables de se multiplier à cette température. La sélection d'un petit nombre d'espèces psychrophiles étroitement adaptées à la température basse apparaît plus évidente lorsque les limons souterrains sont préservés des apports d'origine superficielle. Certains limons, au contraire, sans doute périodiquement enrichis par des apports exogènes renferment une microflore mixte et plus variée où coexistent les psychrophiles et les mésophiles. Ces derniers persistent plus ou moins longtemps dans le dépôt, à l'état inactif, et constituent probablement les colonies apparues tardivement lors des numérations effectuées à 2° ou 20°.

L'étude des germes psychrophiles présente un grand intérêt non seulement pour les aspects écologiques dont nous venons de parler, mais aussi pour la Microbiologie fondamentale. En effet, les mécanismes qui permettent la croissance des microorganismes psychrophiles aux basses températures et qui l'arrêtent à une température relativement peu élevée sont certainement complexes. Différentes hypothèses ont été suggérées, qui suscitent actuellement d'actives recherches sur la physiologie des microorganismes psychrophiles. Il n'est pas possible de mentionner ici tous les travaux des écoles américaines (STOKES et coll., MORITA et coll.) canadienne (GIBBONS et coll.), anglaise (ROSE et coll.), hollandaise (HARDER et VELDKAMP), dont beaucoup sont cités dans la revue bibliographique de SCHMIDT-LORENZ (1967). L'extrême thermosensibilité de ces organismes pourrait s'expliquer par des modifications dans les synthèses et activités enzymatiques, des perturbations dans les mécanismes de contrôle du métabolisme, des modifications de la perméabilité cellulaire, etc...

Les recherches sur les micropeuplements des grottes froides rejoignent donc les études consacrées aux microorganismes psychrophiles des eaux marines et des sols froids et montrent les étonnantes capacités d'adaptation de la matière vivante qui parvient à survivre et proliférer dans les milieux les plus défavorables.

RÉFÉRENCES CITÉES.

- CORBEL J. - 1957 - Les karsts du Nord-Ouest de l'Europe et de quelques régions de comparaison. Etude sur le rôle du climat dans l'érosion des calcaires. Thèse, Lyon, Inst. Et. Rhod. Univ. Lyon, Mém. Doc., 12, 541 p.
- GOUNOT A.M. - 1967 - La microflore des limons argileux souterrains : son activité productrice dans la biocoenose cavernicole. Ann. Spéol., 22, 23-146
- GOUNOT A.M. - 1968a - Etude microbiologique des limons de deux grottes arctiques. C.R. Acad. Sci. Paris, D, 264, 1919-1920
- GOUNOT A.M. - 1968b - Quelques observations sur le micropeuplement des limons des grottes arctiques. C.R. VIII^e Congr. Nat. Spéol., Dranguignan 1968, à paraître dans Spelunca Mém.
- GOUNOT A.M. - 1969 - Etude préliminaire du peuplement bactérien du limon de la grotte de Peyort (Ariège). Ann. Spéol., 24, fasc. 2 ou 3, sous presse.
- HARDER W. et VELDKAMP H. - 1968 - Physiology of an obligately psychrophilic *Pseudomonas* species. J. appl. Bact., 31, 12-23
- HARDER W. et VELDKAMP H. - 1968 - Studies on the biochemical basis of the low optimum and maximum temperature of an obligately psychrophilic *Pseudomonas* species. Antonie van Leeuwenhoek, 34, 244
- INGRAHAM J.L., STOKES J.L. - 1959 - Psychrophilic bacteria. Bact. Rev. 23, 97-101
- MORITA R.Y. - 1966 - Marine psychrophilic bacteria. Oceanogr. mar. Biol. 4, 105-121

- POCHON J. TARDIEUX P. - 1962 - Techniques d'analyses en microbiologie du sol. Ed. de la Tourelle, St-Mandé, 11p.
- RACOVITZA G. - 1967 - Nouvelles contributions à l'étude du topoclimat de la Grotte "Ghetarul de la Scărișoara" Ann. Spéol., 22, 757-786.
- ROSE A.H. - 1963 - Biochemistry of the psychophilic habit : Studies on the low maximum temperature. In : Recent Progress in Microbiology, VIII, Univ. Toronto Press, 193-200
- SCHMIDT-LORENZ W. - 1967 - A review paper on the behaviour of microorganisms at low temperatures. Bull. Inst. International, Froid, 47, 390-412 et 1313-1342.
- STOKES J.L. - 1963 - General biology and nomenclature of psychophilic microorganisms. In Recent Progress in Microbiology VIII, Univ. Toronto Press, 193-200.
- STOKES J.L. - 1967 - Heat-sensitive enzymes and enzyme synthesis in psychophilic microorganisms. Amer. Ass. Advanc. Sci. Publ. n° 84, 311-323.

The Humidity Responses of Troglobitic Bathysciinae (Coleoptera,
Catopidae) at various Degrees of Specialization

ROBERTO ARGANO, MARINA COBOLLI-SBORDONI, VALERIO SBORDONI

(Istituto di Zoologia, Università di Roma / Italia)

Humidity is a factor of the greatest importance in cave ecology. Yet, at the present state of our knowledge, there is an almost total lack of experimental data on the reaction of cave-dwellers to this factor.

For research of this kind we selected 3 species of Catopidae Coleopters of the sub-family Bathysciinae, closely related phyletically and representing three distinct stages of specialization in cave-dwellers. Two are species of the genus Bathysciola (B. derosasi Jeannel and B. sisernica Patrizi and Cerruti) morphologically similar but differently adapted to cave life; the third is the highly-evolved species Leptodirus hohenwarti Schmidt. These species also have different degrees of structural complexity of the sense organ situated in the seventh segment of the antenna.

The study was carried out by comparing the reactions of the three species to 4 different degrees of humidity, i.e. 20%-100%; 50%-100%; 90%-100% and 50%-90%, with controls (100%-100%). The experiments were made with alternative chambers, 14 cm in diameter of the type used by Wigglesworth (1941, Parasitology, 33, 67-109) and the percentage activity and reaction intensity (expressed as an excess percentage of individuals in the more humid half) on the basis of 600 position records taken for each experiment. The required degrees of humidity were obtained by using solutions of H_2SO_4 in predetermined concentrations. In each experiment observations were made every minute for a consecutive period of 2 hours. The alternative chambers were kept at a constant temperature throughout all the experiments, of 14° for the Bathysciola and 6° for the Leptodirus, respectively, in thermostatic cells in which the insects had been living for at least 6 months.

The results obtained can be summarized as follows:

- 1) All the species studied showed a marked hygropositive reaction attained by klino-kinests and klino-taxis.
- 2) Moment by moment there is a continuous and exact inverse reaction between intensity of reaction and percentage activity in the species subjected to the experiments.
- 3) The intensity of reaction and degree of activity vary according to a given difference of relative humidity, depending on the species and, in a single species, on the sex.
- 4) In the species studied under this aspect: Bathysciola sisernica and Leptodirus hohenwarti, the ♂♂ demonstrated a greater intensity of reaction and a smaller percentage of activity than the ♀♀.
- 5) In the two more highly specialized species L. hohenwarti and B. sisernica the intensity of reaction was in proportion to the difference in relative humidity to which they are subjected and thus to the intensity of the stimulus, and also to the degree of R.H. in the more humid half of the capsule. In B. derosasi the intensity of reaction reaches a high degree, comparable to that of the other two species, only when the stimulus exceeds a threshold value, i.e. when there is a marked difference between the two degrees of humidity.
- 6) The experiment carried out with 90% and 100% as the alternative degrees of humidity was also applied to the highly evolved species Astagobius angustatus Schmidt and effectively demonstrated an exact correspondence between degree of specialization and intensity of reaction in the 4 species.

In addition to the Bathysciinae Coleopters, we studied the reaction to humidity of the species of cave-dweller Carabidae Trechinae, Duvalius doriai Fairmaire. Simultaneously with the alternative chambers other experiments were carried out with the use of a model of a circular hygrochamber with 90 cm diameter in which a degree of R.H. is obtained that can be controlled in the various sectors, using distilled water and dehydrated salts, (silica gel).

The results show a strong hygropositive reaction, much greater than in all the species of epigeal Carabidae studied under this aspect (Perttunen, 1952, Ann. Entom. Fenn., 17, 72-84). A difference in the humidity reaction by the two sexes was also observed: here, too, the ♂♂ show a greater intensity of reaction than the ♀♀.

Research is at present being undertaken on the possibility that certain sense organs of cave-dwelling Coleopters, and the Catopidae Bathysciinae in particular, may have hygrosensitive functions.

La notion de troglobiose chez les Insectes

N. LÉLEUP (Bruxelles/Belgique)

La classification tripartite de la faune cavernicole utilisée de nos jours trouve son origine au milieu du 19^{ème} siècle. C'est en effet dans le travail de A. Schmidl sur les grottes de la région d'Adelsberg que J.R. Schiner (in A. Schmidl, 1854) propose la subdivision de la faune des grottes en troglobies, troglaphiles et "cavernicoles occasionnels". Racovitza (1907) adopte cette classification mais remplace l'appellation "cavernicoles occasionnels" par celle de troglaxène. Cette modification mineure fut admise et la formule troglobies - troglaphiles - troglaxènes, définitivement consacrée : c'est elle que nous retrouvons notamment dans "la Faune Cavernicole de la France" (Jeannel 1926). Dans son magistral traité de Biospéologie, le Professeur A. Vandel (1964) retrace l'historique des diverses classifications énoncées pour les cavernicoles et rappelle également que c'est celle de Schiner qui fut définitivement adoptée. L'auteur insiste cependant sur le fait que les termes de troglobies, troglaphiles et troglaxènes correspondent à des ensembles hétérogènes, mais qui se révèlent très commodes à l'usage. En outre, dans cette même monographie, l'auteur signale qu'il est nécessaire de préciser cette classification. Il rappelle notamment qu'il faut considérer deux sortes de troglobies. La première comprend les espèces ayant de très proches parents dans le domaine épigé : bien que présentant certains caractères d'adaptation au milieu souterrain, elles ne font jamais montre d'une évolution régressive très avancée. Selon Vandel, il s'agirait de troglobies récents. La seconde catégorie de troglobies est composée de taxons accusant une évolution régressive très avancée et qui n'ont plus de proches parents dans le domaine épigé : ce sont des rélictés qui posent de nombreux problèmes de phylogénèse et de paléogéographie.

Quant aux troglaphiles, Jeannel (1926) signale que certains d'entre eux sont si bien spécialisés que les espèces qui les composent ne peuvent plus se retrouver au dehors. Tel est le cas du Diptère Phora aptina Sch. et du Staphylin Atheta subcavicola Ch. Bris. Le grand entomologiste insiste toutefois sur le fait que ces espèces sont inféodées au guano, donc xénophiles et que cette particularité empêche de les considérer comme troglobies. Toujours selon Jeannel, il faut les considérer comme troglaphiles étroitement spécialisés, bien que leur cas rende la démarcation entre troglaphiles et troglobies difficile à tracer.

Ces considérations et ces réserves sur la démarcation entre troglobies et troglaphiles ne solutionnent pas le problème. En premier chef, pour ce qui est des Insectes tout au moins, la notion de troglobies, telle qu'elle a été énoncée par Schiner et par Racovitza, n'est valable que pour la région holarctique qui correspond aux contrées dont le climat fut bouleversé par les Glaciations quaternaires. A cette époque, dans l'aire géographique considérée, le climat isothermique chaud antépléistocène fit place à un climat froid à saison très tranchées. Dès lors le thermomètre descend au-dessous du degré de congélation de l'eau, obligeant la faune entomologique à s'adapter à une longue diapause. Aussi, seules des lignées encore expansives parviennent-elles à s'adapter tandis que les lignées sénescentes furent en général décimées, quelques-unes d'entre elles trouvant refuge dans les grottes ou dans les régions profondes de la rhizosphère. Il est donc normal que les troglobies de la région holarctique fassent figure de rélictés. Mais les régions intertropicales n'ont été que peu affectées par les Glaciations quaternaires, tout au plus au cours de celles-ci la température moyenne s'y est-elle abaissée de 6°C, le climat restant isothermique et tiède jusqu'à des altitudes pouvant excéder 1.000 mètres. La vieille faune épigée intertropicale n'a donc pas été décimée et ne s'est pas trouvée dans l'obligation de se réfugier dans les grottes : la rareté des troglobies y est donc normale et n'est pas du tout imputable à l'âge récent des cavernes des régions chaudes comme il a été écrit en ce qui concerne la République Démocratique du Congo. Certains Insectes humicoles tropicaux se sont cependant réfugiés dans les cavernes suite à des assèchements locaux et parfois temporaires du climat ayant entraîné la disparition de la forêt ombrophile. La survivance dans l'humus de nombreuses formes apparentées aux troglobies tropicaux est donc normale.

Quant au faible degré d'évolution régressive de certains troglobies considérés comme récents, dans de nombreux cas il découle du fait que les lignées auxquelles ils appartiennent sont réfractaires aux manifestations extérieures de l'évolution régressive. Dans la République Démocratique du Congo, les grottes situées au Sud de Thysville sont peuplées par trois espèces de Coléoptères Psélaphides constituant le genre Speobaxyris Jeannel (1949, 1954, 1959). Bien que n'offrant que de faibles caractères d'évolution régressive, les composants de ce genre sont tous strictement cavernicoles et se récoltent dans les fentes de retrait de l'argile ou sur les concrétions calcaires mouillées. Or, Speobaxyris appartient à la tribu des Brachyglutini (Raffray 1908) de dispersion mondiale, mais dont on ne connaît aucune espèce aveugle. Dans les mêmes grottes vit le Carabique Speokokosia corneti Alluaud (1932); l'espèce est partiellement dépigmentée et offre des yeux régressés, infonctionnels, subsistant sous forme d'une vésicule hyaline assez importante. Speokokosia ne diffère guère du genre africano-malgache Neocolpodes auquel il ne se distingue que par ses faibles caractères d'évolution régressive. Cependant, s'il n'existe aucune espèce anophtalme dans le vaste genre Neocolpodes, de plus, aucune forme privée d'yeux n'est signalée dans l'immense sous-famille des Anchomeninae à laquelle il appartient et qui est répartie sur tous les continents. Dans une grotte de la région de Thysville, à plus de 900 mètres de l'entrée et dans de minuscules pièces d'eau faiblement alimentées par de l'eau de ruissellement, vit un Dryopide troglobie, Trogelmis leleupi Jeannel (1950), entièrement dépigmenté y compris les yeux qui comptent encore une dizaine d'omatidies. L'espèce, qui se nourrit de guano, est apparentée au genre rélicté épigé Protelmis Grouv. L'inexistence

de Dryopides anolphtalmes est notoire. En Afrique du Sud, un Plocamotrechus (Carabidae Trechinae) dépigmenté, nanti d'yeux réduits mais fonctionnels est confiné dans les parties les plus profondes de deux grottes de la Montagne de la Table, au Cap : Plocamotrechus longulus Jeannel (1964). Aucun Plocamotrechus aveugle n'a été découvert à ce jour et l'unique espèce endogée du genre, P. ovalipennis Jeannel (1964), si elle est également dépigmentée, ses yeux réduits n'en sont pas moins fonctionnels.

Les exemples pourraient être multipliés.

Les quelques cas mentionnés ci-dessus démontrent qu'il n'est nullement prouvé que ces troglobies qui n'accusent qu'un faible degré d'évolution régressive soient moins anciennement confinés dans les grottes que les troglobies les plus évolués de la région holarctique. Par ailleurs, le statut de troglobies ne peut leur être contesté malgré l'existence, dans le domaine épigé, de formes qui leur sont apparentées.

Il existe encore des insectes strictement cavernicoles et qui ne sont nullement affectés par l'évolution régressive. Parmi ceux-ci figurent, en Europe, le Diptère Phora aptina et le Staphylin Atheta subcavicola, mentionnés plus haut. Inféodés au guano de chauves-souris, ils passent tous leurs stades dans les grottes et jamais en dehors de celles-ci. S'ils sont indubitablement xénophiles, il est manifeste qu'ils sont tout autant dépendants des facteurs écologiques propres aux grottes; des chauves-souris se réfugient dans les arbres creux et des greniers dans lesquels s'accumule donc un guano; aucune capture d'Atheta subcavicola ou de Phora aptina ne semble cependant avoir été signalée de tels endroits. Un cas similaire est offert par les deux seuls Anophèles strictement cavernicoles et inféodés aux Chauves-souris connus à ce jour : Anopheles vanhoffi Wanson et Lebiez (1945) et A. rodhaini Leleup et Lips (1951) qui sont confinés dans quelques grottes de la République Démocratique du Congo qu'ils ne quittent jamais et dans lesquelles ils passent toute leur vie. Les œufs sont pondus en surface de petits gours ou flaques d'eau émaillées de déjections de Chauves-souris et c'est de ce guano que les larves tireront leur nourriture; les adultes sont parasites des chiroptères peuplant les cavernes concernées. Aucun adulte ni aucun gîte larvaire de ces deux moustiques n'a été trouvé en dehors des grottes malgré des recherches prolongées.

D'autres insectes nullement régressés n'existent que dans une ou plusieurs grottes. Un staphylin de la faune belge est dans ce cas : Ancyrophorus lucifugus Fagel (1951); il est confiné dans une galerie de la Grotte de Han où il n'est nullement troglobie. De nombreux cas similaires peuvent être cités des régions tropicales : en République Démocratique du Congo, deux Carabidae Pterostichinae ne subsistent que dans la partie la plus profonde d'une grotte du Bas-Congo, à plus de 900 mètres de l'entrée : Platyxythrius cavicola Straneo (1950, 1955) et Caelostomus globulipennis Straneo (1950) tous deux fortement pigmentés et normalement oculés. Toutes les recherches pour retrouver ces espèces en dehors de la grotte sont restées vaines.

Si le cas de l'Ancyrophorus lucifugus reste énigmatique en revanche il est à présumer que la relégation des deux Pterostichinae dans une grotte découle de la disparition de la forêt ombrophile dans la région impliquée. Du point de vue strictement écologique, il est hors de doute qu'il faille considérer ces trois derniers insectes comme troglobies et il est tout aussi certain que leur confinement dans les grottes ne date guère. Qu'il s'agisse d'insectes sténotopes, la chose est évidente : humicoles et hygrophiles jusqu'à une époque récente, lors de la disparition de la forêt ombrophile locale, ces espèces ont pu survivre en pénétrant dans les grottes. Mais à l'époque où elles ont colonisé ces dernières, elles ne présentaient aucune trace tangible d'évolution régressive. Aussi peut-on estimer que si ces coléoptères sont acclimatés aux grottes, rien ne permet d'affirmer qu'ils s'y soient adaptés à titre définitif et cette seule réserve est suffisante pour les inclure parmi les troglaphiles; ce statut s'applique aussi aux insectes cavernicoles dépendant directement ou indirectement de la présence de chiroptères (Phora aptina, Atheta subcavicola, Anopheles vanhoffi, A. rodhaini etc.), ainsi qu'à Ancyrophorus lucifugus de la Grotte de Han, en Belgique.

Il y aurait cependant lieu de distinguer deux catégories de troglaphiles. La première, la plus nombreuse, comprendrait les cavernicoles vivant et se reproduisant normalement dans les grottes, mais aussi en dehors de celles-ci, dans le domaine épigé : ils se nommeraient "troglaphiles non confinés". La seconde catégorie se composerait des cavernicoles qui, bien que n'offrant aucun caractère important d'évolution régressive, ne se retrouvent plus en dehors des grottes : ils se désigneraient sous l'appellation de "troglaphiles confinés".

BIBLIOGRAPHIE

- ALLUAUD CH. -1932- Description d'un Anchoméride cavernicole du Congo. *Afra*, 4.
 BASILEWSKY P. et STRANEO S.I. -1950- Description de Coléoptères Carabidae nouveaux du Congo Belge découverts par M.N. Leleup. *Rev. Zool. Bot. Afr.* XLIII, 1-2.
 FAGEL G. -1951- Contribution à l'étude des Staphylinidae. V.-Sur quelques Ancyrophorus européens. *Bull. Inst. R. Sc. nat. Belg.*, XXVII, 22.
 JEANNEL R. -1926- La Faune cavernicole de la France. Paul Lechevalier, Paris.

- JEANNEL R. -1949- Faune du Congo Belge et du Rwanda-Urundi.- II.- Pselaphidae, Ann.Mus.R.Afr.Centr., in 8^o, Sc.Zool., 2.
- JEANNEL R. -1950- Un Elmide cavernicole du Congo Belge. Rev.fr.Ent., XVII.
- JEANNEL R. -1954- Psélaphides recueillis par N. Leleup au Congo Belge. Ann.Mus.R.Afr.Centr., 8^o, Sc. Zool., 33.
- JEANNEL R. -1959- Révision des Psélaphides de l'Afrique intertropicale. Ann.Mus.R.Afr.Centr., in 8^o, Sc.Zool., 75.
- JEANNEL R. -1964- Les Plocamotrechini de l'Afrique australe. Rev.Zool.Bot.Afr., LXIX, 34.
- LELEUP N. et LIPS M. -1951- Un Anophèle cavernicole nouveau du Katanga : Anopheles Rodhaini n.sp., Rev.Zool.Bot. Afr., XLIII.
- LELEUP N. -1956- La Faune cavernicole du Congo Belge. Ann.Mus.R.Afr.Centr., in 8^o, Sc.Zool., 46.
- LELEUP N. -1965- La Faune entomologique cryptique de l'Afrique intertropicale. Ann.Mus.R.Afr.Centr., 8^o, Sc.Zool., 141.
- RACOVITZA E.G. -1907- Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospeologica, I.- Arch.Zool.Exp.Gén., (4).
- RAFFRAY A. -1908- Genera Insectorum. Coléoptères, 64, Psélaphides. Tervuren.
- SCHINER J.R. -1854- Fauna der Adelsberger, Lueger und Magdalener-Grotte. in A. Schmidl, die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina un Laas, Wien. Braunmüller.
- STRANEO S.L. -1955- Su alcuni Pterostichini entrati recentemente nel Museo del Congo Belga. Rev.Zool.Bot. Afr., LII, 1-2.
- VANDEL A. -1964- Biospéologie.- La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars., Paris.
- WANSON M. et LIBIED B. -1945- Un nouvel Anophèle cavernicole du Congo Belge. Rev.Zool.Bot.Afr., XXXIX.

Neue Ergebnisse zur Lampenflora Deutschlands

KLAUS DOBAT (Institut für Biologie der Universität Tübingen / Bundesrepublik Deutschland)

Summary

New results concerning the "Lampenflora" in Germany.

1. By installing electric illumination in numerous show-caves a special form of caveflora could develop - the "Lampenflora". This term includes the whole range of autotrophic plants, which are growing in the zone of artificial sources of light in natural and artificial caves.
2. There is no significant dependency between the date of installation and the number of species of the "Lampenflora", but there is one between the annual length of illumination and the number of species and individuals. In four show-caves of the Swabian Alb the proportion of the length of illumination (in hours) to the number of the species of the "Lampenflora" is as follows:
Bärenhöhle: 2374:77; Nebelhöhle: 1711:38; Laichinger Tiefenhöhle: 688:31; Gussmannshöhle: 105:2.
3. Until now in the German "Lampenflora" 159 taxa have been identified. The occurrence of certain species or at least genera in the whole area is remarkable. Part of these species or genera also can be found in the "Lampenflora" of other European and non-European caves.
4. As to the plant-growth in the zone of artificial sources of light, there are generally certain regularities, which enable us to state particular zones (see Fig. 2):
 - a. "Letalzone" (Lethal zone): In immediate proximity of the sources of light: without vegetation or with withered plants. Electric bulbs with a more intensive radiation of heat cause a more distinct "Letalzone" than illuminating tubes. The "Letalzone" is followed by the
 - b. "Moosgürtel" (Moss belt), which can be divided into two single zones:
 1. "Allgemeine Mooszone" (Common moss zone): Consisting of different akrokarp and pleurokarp mosses;
 2. "Fissidens-Zone" (Fissidens zone): Consisting of the species *Fissidens taxifolius* and *F. bryoides*, which both require little light and which separate the "Moosgürtel" from the
 - c. "Algenzone" (Alga zone): Most distant from the sources of light and consisting of Cyanophyta and Chlorophyta.
5. Two peculiarities of the "Lampenflora" - the "Häufchenassoziation" and the "Phytogene Excentriques" - are shortly described.
6. The mosses and ferns of the "Lampenflora" are representatives of extreme cave forms. Concerning the anatomical characteristics, the plants of the cave entrances take a middle position between the "normal" shape of the plants growing on the surface of the earth and those of the "Lampenflora".
7. On the one hand a certain restriction of the "Lampenflora" is to be suggested, on the other hand it is proposed to create "reservations" for the "Lampenflora" in each show-cave, because it offers important hints to speleobotanic research and because it increasingly arouses the interest of the visitors.

Schauhöhleneingänge erscheinen in der Regel ausgesprochen lebensfeindlich. Die natürliche Vegetation ist durch künstliche Weganlagen und den Besucherstrom stark reduziert und meist nur in Kleinformen (Algen, Moose, u. a.) vertreten. Durch den Einbau einer Tür wird ferner eine scharfe Grenze zur Aussenvegetation errichtet, die die ökologischen Verhältnisse im Eingangsbereich einschneidend verändert (z.B. Fehlen einer Pflanzenzonierung, keine bzw. eingeschränkte Auswirkung der Klimaelemente; vgl. 4:439 ff.). Dieser Mangel wird jedoch durch die Ausbildung einer Sonderform der Höhlenvegetation - der "Lampenflora" - aufgewogen. Nach der Definition (vgl. 2:7) umschließt dieser Begriff die Gesamtheit der autotrophen Pflanzen, die sich in Natur- und Kunsthöhlen im Bereich künstlicher Lichtquellen entwickelt.

Name	Charlottenhöhle	Nebelhöhle	Gußmannhöhle	Wimsener Höhle	Bärenhöhle Vord. Teil Karls- höhle	Bärenhöhle Hint. Teil	Laichinger Tiefenhöhle	Schertels- höhle	Sont- heimer Höhle	Gutenberger Höhle	Hohler Fels bei Schelk- lingen	Kol- binger höhle
Elektrisch beleuchtet seit	1893	1922	1922	1927	1934	1950	1937	1953	1957	v.1967	VI.1967	
Temp. Grad C	um 9,2	um 9,5	7,5- 8,4	8,9- 10,0	9,0-9,8		um 8,4	um 9,0	-	um 8,0	-	-
% relat. Luftfeuchte	um 95	um 98	um 90	95- 98	96 - 98		um 96	um 95	-	um 95	-	-
Bacteriophyta	1	*	0	*	1		*	0	0	0	0	0
Cyanophyta	3	13	0	10	10		3	1	1	0	0	0
Chryso- phyta	1	2	1	1	6		2	1	0	1	0	0
Chloro- phyta	6	3	1	2	12		9	1	0	1	0	0
Lichenes	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	0
Bryophyta (Hepaticae)	1	0	0	0	2		0	0	0	0	0	0
Bryophyta (Musci)	29	18	0	8	39		14	10	0	0	0	0
Pterido- phyta- Filices	3	2	0	3	4		2	0	0	0	0	0
Phaneroga- menkeim- linie	1	0	0	0	2		1	0	0	0	0	0
Gesamtarten- zahl	45	38	2	25	77		31	13	1	2	0	0

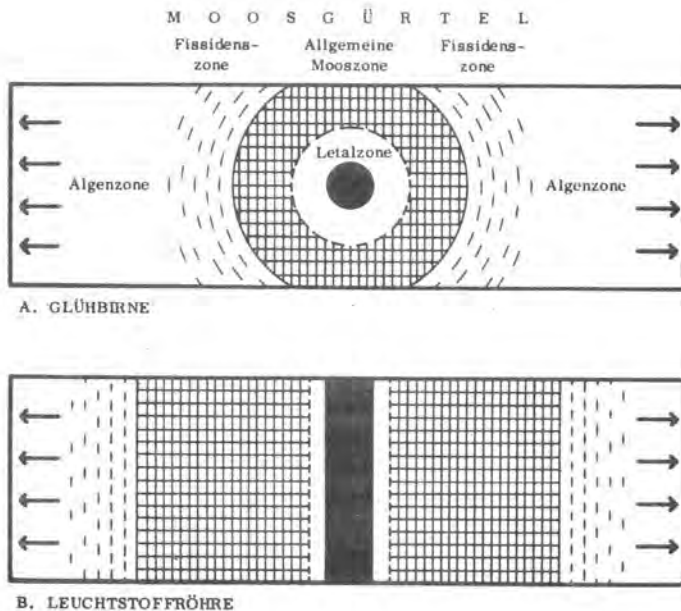
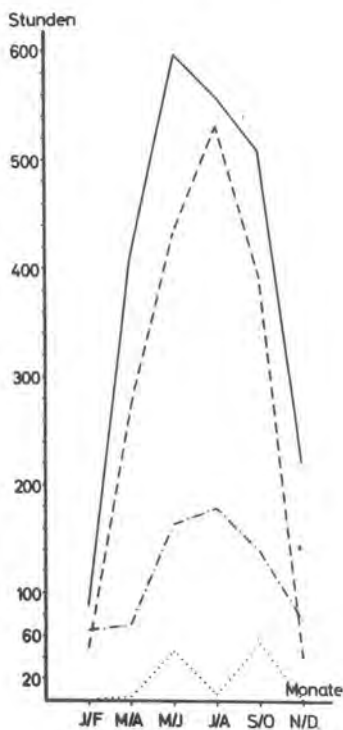


Abb. 2 Schematische Darstellung der Vegetationszonen im Bereich der Lampenflora

Abb. 1 Durchschnittliche Beleuchtungsdauer folgender Schauhöhlen: — = Bärenhöhle (Mittel der Werte von 1961 - 1967); - - - = Nebelhöhle (Mittel der Werte von 1960 - 1967); - · - · = Laichinger Tiefenhöhle (Mittel der Werte von 1962 - 1967) und = Gußmannhöhle (Mittel der Werte von 1962 - 1966). Ablesungszeitraum 2 Monate.

Systematisches Verzeichnis der bisher in den Schauhöhlen Deutschlands festgestellten Arten.

A = Schleswig-Holstein (1 = Segeberger Höhle) B = Bez.Magdeburg (1 = Hermannshöhle, 2 Schauhöhlen bei Rübeland) C = Nordrhein-Westfalen (1 = Aggertalhöhle, 2 = Attahöhle, 3 = Dalver Höhle, 4 = Bilsteinhöhle bei Warstein, 5 = Dechenhöhle, 6 = Kluterthöhle, 7 = Reckenhöhle, 8 = Wiehler Tropfsteinhöhle) D = Baden-Württemberg (1 = Bärenhöhle, 2 = Charlottenhöhle, 3 = Gußmannshöhle, 4 = Gutenberger Höhle, 5 = Erdmannshöhle Hasel, 6 = Laichinger Tiefenhöhle, 7 = Nebelhöhle, 8 = Schertelshöhle, 9 = Sontheimer Höhle, 10 = Wimsener Höhle)

	A			B					C					D									
	1	1	2	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
I. BACTERIOPHYTA																							
<i>Pelogloea chlorina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-		
II. CYANOPHYTA																							
<i>Aphanocapsa fusco-lutea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>A. muscicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Aphanothece castagnei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X		
<i>Aph. naegelii</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Aph. saxicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	X	-	-	X		
<i>Aph. s. var. violacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Chlorogloea microcystoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Chroococcus minutus</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Chr. varius</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-		
<i>Fremyella tenera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Gloeocapsa alpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Gl. biformis fo. dermochroa</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Gl. biformis fo. punctata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Gl. conglomerata</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Hydrococcus caesianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Lyngbya mucicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
<i>L. rivulariarum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>L. r. fo. tenuis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Nostoc punctiforme</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Oscillatoria anguina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>O. neglecta</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Phormidium foveolarum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X		
<i>Ph. molle</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Ph. tenue</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
<i>Ph. valderiae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Plectonema gracillimum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Pl. nostocorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-		
<i>Schizothrix calcicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	X		
<i>Sch. regeliana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Scytonema julianum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Symploca muscorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-		
III. CHRYSOPHYTA																							
<i>Achnanthes cf. minutissima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Diploneis elliptica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-		
<i>Melosira roeseana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Navicula contenta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X		

	A			B					C					D									
	1	1	2	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>N. cryptocephala var. veneta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>N. minima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>N. m. var. atomoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>N. pseudobacillum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Nitzschia palea var. perminutula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Pinnularia cf. borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>P. viridis var. sudetica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
IV. CHLOROPHYTA																							
<i>Cf. Chlorella faginea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Chl. miniata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X		
<i>Chl. m. fo. chlorophyllacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X		
<i>Chl. vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Coccomyxa dispar</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Dactylothece macrococca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Gloeocystis rupestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Gl. vesiculosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Hormidium flaccidum</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Mesotaenium sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Cf. Mougeotia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Pleurococcus naegelii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Pl. vulgaris</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Scotiella nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Scotiella sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Stichococcus bacillaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-		
<i>St. minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>St. mirabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Trentepohlia aurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
V. LICHENES																							
<i>Lepraria crassissima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
VI. BRYOPHYTA																							
a. HEPATICAE																							
<i>Calyptogeia mülleriana</i>	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Lophocolea bidentata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Marchantia polymorpha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Pellia fabbronia</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>P. neesiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
b. MUSCI																							

Die Lampenflora wird von den verschiedenen epigäischen Klimafaktoren wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit, u.a. und deren Schwankungen nur unwesentlich beeinflusst. In erster Linie bringt die vom Besucherstrom und damit auch von der Tages- und Jahreszeit abhängige elektrische Beleuchtung einen gewissen Rhythmus in die Gleichförmigkeit nahezu konstanter Lebensbedingungen (vgl. 5:30; 6:22). Jedoch darf auch die Bedeutung jahresperiodisch oder episodisch wechselnder Sickerwasserströme sowie der mehrfache Übergang von statischer zu dynamischer Bewetterung während der Hauptbesuchszeiten in Schauhöhlen mit mehreren Tagöffnungen nicht unterschätzt werden: Versuche beweisen, dass durch die zahlreichen Spalten, die von der Erdoberfläche zu den Höhlenräumen führen, mit dem Sickerwasser, durch Luftströmungen oder durch Tiere (auch durch den Menschen) ein dauernder Eintransport von Algen, Sporen und vegetativen Vermehrungsorganen erfolgen kann (vgl. 2:8 ff.). In unbelichteten Höhlen oder Höhlenteilen sind diese Vegetationskeime früher oder später dem Untergang geweiht; erst durch die Einführung einer elektrischen Beleuchtung, die eine kontinuierliche und ortsgebundene Lichtgebung sicherstellt, ist ihre Entwicklung und damit der Übergang in einen aktiven Zustand möglich.

Auf längere Sicht erscheint der Einführungszeitpunkt einer elektrischen Beleuchtung für die Entwicklung einer Lampenflora von untergeordneter Bedeutung. Die in der folgenden Tabelle (Tab. 1) zusammengestellten Untersuchungsergebnisse in verschiedenen Schauhöhlen der Schwäbischen Alb lassen nur insofern eine gewisse Abhängigkeit zwischen Einführungszeitpunkt und Artenreichtum erkennen, als die seit 1957 und später belichteten Schauhöhlen im Vergleich zu den früher illuminierten nur eine sehr geringe oder keine Vegetation aufweisen.

Tabelle 1: Zahlenmäßiger Vergleich der bisher in der Lampenflora der Schwäbischen Alb beobachteten Pflanzen mit dem Einführungszeitpunkt der elektrischen Beleuchtung (Artenzahlen nach dem Stand vom 15. Juli 1969; Signatur: + = Pflanzengruppe festgestellt, jedoch nicht näher untersucht). - Vgl. Seite 28/2.

Der Einführungszeitpunkt einer Beleuchtung ist folglich als Kriterium für den Pflanzenreichtum einer Schauhöhle bzw. als Grundlage für Vegetationsvergleiche nur bedingt brauchbar. Erfolgversprechender ist eine Untersuchung des Einflusses der jährlichen Beleuchtungsdauer auf die Lampenflora. Leider eignen sich für die hierzu erforderlichen Ermittlungen nur wenige Schauhöhlen, da bei den meisten der Stromverbrauch nicht oder nur ungenau registriert wird. Jedoch ermöglichen im Bereich der Schwäbischen Alb die Angaben des Kilowatt-Stunden-Verbrauches auf den Stromrechnungen der Energie-Versorgung-Schwaben A.G. bzw. der Neckarwerke für die Bärenhöhle, Nebelhöhle, Laichinger Tiefenhöhle und Gussmannshöhle eine genaue Vorstellung der durchschnittlichen Beleuchtungsdauer (nach Ablesung des jeweiligen Kilowatt-Verbrauchs pro Stunde Brenndauer - vgl. Abb. 1). Der Zeichnung ist neben der übereinstimmenden und nur bei der Gussmannshöhle stark abweichenden zeitlichen Verteilung der Maxima und Minima als wichtigster Punkt die sehr unterschiedliche Beleuchtungsdauer der einzelnen Höhlen zu entnehmen.

Vergleicht man die durchschnittliche Stunden-Jahresbrenndauer dieser Höhlen mit der Artenzahl ihrer Lampenflora, so ergibt sich folgende Abhängigkeitsbeziehung:

Bärenhöhle :	2374:77
Nebelhöhle :	1711:38
Laichinger Tiefenhöhle :	688:31
Gussmannshöhle :	105:2

Selbst wenn die Bärenhöhle als Beleuchtungs-Sonderfall - sie ist als einzige der Höhlen mit Leuchtstoffröhren ausgestattet (vgl. 2:128 ff.; 5:29 ff.) - nur mit Vorsicht den übrigen Höhlen vergleichbar ist, scheint doch eine recht eindeutige Relation gegeben, die sich bei entsprechenden Untersuchungen in anderen Schauhöhlen, besonders auch im Hinblick auf den jeweiligen Individuenreichtum, sicher bestätigen wird.

Über die bisher in der Lampenflora Deutschlands von verschiedenen Autoren festgestellten 159 Taxa orientiert das "Systematische Verzeichnis" - B 28/3-4. Bemerkenswert ist das in vielen Fällen im ganzen Gebiet zu beobachtende Auftreten gleicher Arten oder zumindest gleicher Gattungen, eine Tatsache, die auch durch Gegenüberstellungen mit der Lampenflora anderer europäischer und aussereuropäischer Höhlen bestätigt wird (vgl. 1; DOBÁL, in Vorbereitung). Die von KOPPE (7:15) hervorgehobene Zufälligkeit der Zusammensetzung der Lampenflora dürfte also nur in kleineren Dimensionen zutreffen, da die Pflanzenwelt jeder einzelnen Lichtquelle ohne Zweifel individuelle Züge trägt: Sie ist neben der Beleuchtungsdauer sowie den lokalen kleinräumlichen Feuchtigkeits-, Temperatur- und Substratverhältnissen abhängig davon, welche Algen und Sporen in den Lichtbereich gelangen oder gelangten. In der Gesamtheit ergeben sich jedoch interessante Gemeinsamkeiten, nicht nur hinsichtlich der angedeuteten geographischen Fakten, sondern auch im Hinblick auf die Zonierung im Lichtquellenbereich:

Während die Algen den grössten "Aktionsradius" besitzen, wobei sich nach den bisherigen Beobachtungen die Cyanophyceen (z.B. Oscillatoria, Gloeocapsa) nur etwa 2 - 3 m von den Beleuchtungskörpern entfernen, die

Chlorophyceen indessen noch in bedeutend grösseren Abständen (also bei geringeren Lichtstärken) Massenpopula- tionen entwickeln können, sind die übrigen grünen Pflanzen auf die nähere Lichtquellenumgebung beschränkt. Denn mit zunehmender Lichtstärke geht die "Algenzone" allmählich in einen "Moosgürtel" über (vgl. Abb.2). Er setzt sich vielfach aus einer lichtquellennahen "Allgemeinen Mooszone" zusammen, die aus zahlreichen, teils in Mischrasen, teils in Reinrasen durcheinandervachsenden Arten besteht; er wird nach aussen hin deutlich durch eine "Fissidens-Zone" abgegrenzt, die von *Fissidens taxifolius* oder *F. bryoides* gebildet wird. Beide Arten finden, wie aus Lichtmessungen hervorgeht, noch bei geringeren Lichtgenusswerten als die Mehrzahl der übrigen Moose der Lampenflora ein Auskommen und werden in Lichtquellennähe offenbar von den anderen Arten verdrängt.

Die beschriebene Zonierung tritt gleichartig bei Glühlampen und Leuchtstoffröhren auf, wobei sich bei letzteren eine Verschiebung bzw. Ausweitung der einzelnen Zonen nach aussen hin ergibt. Ferner kann in unmittelbarer Nähe der Lichtquellen eine besondere "Latalzone" unterschieden werden, die in der Regel entweder vegetationsfrei ist oder von abgestorbenen Moospflänzchen bedeckt wird (vgl. Abb. 2). Sie ist bei Glühbirnen mit einer stärkeren Wärmeemission weit ausgeprägter als bei Leuchtstoffröhren und offenbar - in Abhängigkeit von der Brenndauer - gewissen Radialschwankungen unterworfen. Genauere Untersuchungen hierüber sind begonnen.

Zwei Besonderheiten der Lampenflora, die die Algen- und Moosvegetation betreffen, seien kurz angeführt:

1. Die "Häufchenassoziation":

Im allgemeinen bedecken Cyanophyceen und Chlorophyceen in flachen Lagern das Gestein, nur selten und an stark berleselten Wandpartien kommt es zur Ausbildung mehrerer Millimeter dicker Algenschichten (so z.B. bei *Gloeocystis rupestris* in der Bärenhöhle). Diese können von vorspringenden Sinterleisten, an denen das Sickerwasser abfließt, tropfen- ja sogar fadenartig herabhängen. An senkrechten, relativ feuchten Felswänden der Bärenhöhle und der Charlottenhöhle trifft man auf eine sehr eigenartige Lagerform, die sogenannte "Häufchenassoziation" (vgl. 2:46, 135/136; 4:447; 5:31): In der Nähe einzelner Lichtquellen sitzen schwarz- bis hellgrüne Häufchen fester gallertiger Konsistenz von etwa 4 - 9 mm Durchmesser und 3 - 7 mm Höhe. Sie sind deutlich begrenzt, meist einzeln stehend, können sich jedoch auch zusammenschliessen. Wie eine genauere Untersuchung ergab, setzen sie sich folgendermassen zusammen:

	Bärenhöhle	Charlottenhöhle
Hauptkomponente	<i>Aphanocapsa fusco-lutea</i> <i>Chlorogloea microcystoides</i>	<i>Gloeocapsa alpina</i> <i>Chroococcus varius</i>
Dazwischen in Nestern eingelagert	<i>Stichococcus minor</i> <i>Chlorella vulgaris</i> <i>Chlorella miniata</i>	<i>Stichococcus minor</i> <i>Chlorella vulgaris</i> (<i>Pelogloea chlorina</i>)

Algenassoziationen dieser Art wurden in den Höhleneingängen nie beobachtet und können sicher nur bei gleichmässig hoher Luft- und Bergfeuchte der Schauhöhlen entstehen.

2. Die Bildung "Phytogener Excentriques":

In der Nebelhöhle leiten Moosbüschel von *Eucladium verticillatum*, die an stark feuchten Wandstellen im Lichtquellenbereich an der Höhlendecke sitzen, kalkhaltiges Sickerwasser ab, das an ihrer Unterseite entlangrinnt und in der Spitzenregion abtropft (vgl. 2:89/90; 6:27/28). Dabei kommt es zu einer Kalkabscheidung an den Blättern und Stengeln, die durch ihr Gewicht die genau zum Licht hin wachsenden *Eucladium*-Pflänzchen nach unten zieht. Zu starke Inkrustierung führt schliesslich zu einem Absterben der Pflanzen und zu ihrer völligen Versinterung, so dass sich als Endstadium ein schräg sitzender Deckenzapfen ergibt.

In entsprechender Weise wie im Höhleneingangsbereich finden sich in der Lampenflora bei Moosen und Farnen euphotometrische Orientierung bzw. "Breitstellenstellung" (vgl. u.a. 4:450; 6:26), stationäre Jugendformen sowie verminderte Fertilität, die teilweise durch die gesteigerte Produktion vegetativer Vermehrungsorgane ausgeglichen wird (regelmässige Ausbildung von Sporenkapseln wurde nur bei den Gattungen *Seligeria*, *Fissidens*, *Funaria*, *Campylium*, *Brachythecium*, *Cratoneurum* und *Rhynchostegiella* beobachtet).

Die aussergewöhnlichen Lebensbedingungen dieses Biotops sind natürlich auch nicht ohne Einfluss auf den anatomischen Bau der Pflanzen (vgl. dazu 2:92 ff.; 3:41; 4:448 ff.; 5:32 ff.; 6:26 ff.). Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die Formen der Lampenflora ein Extrem zu gleichartigen Oberflächenformen darstellen, wobei die Wuchsformen des "Höhleneingangs" in den anatomischen Merkmalen (z.B. Mesophyllausbildung, Zellengrösse, Spaltöffnungs- zahl) eine Mittelposition einnehmen.

Ohne Zweifel wird durch die zum Teil üppige Entwicklung der Lampenflora in manchen Schauhöhlen der Eindruck ihrer ursprünglichen Unberührtheit gestört. Diese Tatsache darf jedoch nicht zu einer gedankenlosen Ausrottung der Vegetation führen, die der speleobotanischen Forschung wichtige Anregungen und Hinweise gibt und in zunehmendem Masse auch das Interesse der Besucher gewinnt. Während daher an geeigneten Stellen in jeder Schauhöhle bewusst "Zufluchtsstätten" für diesen pflanzlichen Lebensraum geschaffen bzw. aufrechterhalten werden sollten, kann in anderen Höhlenpartien eine Eindämmung der Vegetation folgendermassen versucht werden:

1. Einschränkung der Beleuchtungsdauer:
 - a. Lichtquellen nicht ganztägig brennen lassen, sondern nach den einzelnen Führungen abstellen. Oder:
 - b. Unterteilung der Höhle in einzelne Streckenabschnitte, deren Beleuchtung jeweils nach Passieren der Besucher abgeschaltet wird.
2. Installierung und Abschirmung der Lichtquellen derart, dass nach Möglichkeit keine nahegelegenen Lehm- oder Gesteinsflächen bestrahlt werden, der Lichtkegel also z.B. vorwiegend auf eine mehrere Meter entfernte Wandpartie fällt.
3. Verwendung von Lichtquellen, deren Strahlung von den Pigmentsystemen der Pflanzen nur unvollkommen ausgenützt werden kann, also vorzugsweise in für die Vegetation möglichst unwirksamen Spektralbereichen liegt (Versuche sind in Vorbereitung).
4. Regelmässige Bestrahlung der gefährdeten Wandpartien zur besuchsfreien Zeit mit ultraviolettem Licht, dessen kurzwellige Strahlung zwischen 230 nm und 310 nm eine stark schädigende Wirkung auf lebende Zellen besitzt, so dass neu in den Lichtquellenbereich gelangende Algen und Sporen laufend abgetötet werden (Versuche sind in Vorbereitung). Von einer Bekämpfung mit chemischen Mitteln ist abzuraten: Abgestorbene Pflanzen bleiben zurück und der dauernde Nachtransport von Vegetationskeimen lässt innerhalb kurzer Zeit eine neue Lampenflora entstehen.

Schrifttum:

1. BERNASCONI, R. Die Lampen-Moosflora der Beatushöhle und deren Vergleich mit anderen europäischen Höhlen. *Int. Journ. Speleology* 2(4): 377-388, Lehre 1966.
2. DOBAT, K. Die Kryptogamenv egetation der Höhlen und Halbhöhlen im Bereich der Schwäbischen Alb. *Abh. Karst- und Höhlenkde., Reihe E, Heft 3*:1-153, München 1966.
3. " " Die Pflanzen- und Tierwelt der Charlottenhöhle. *Abh. Karst- und Höhlenkde., Reihe A, Heft 3*:37-50, München 1968.
4. " " Ein biologischer Lehrgang durch die Schauhöhlen der Schwäbischen Alb. *Die Schulwarte* 22(6):439-456, Stuttgart 1969.
5. " " Die Lampenflora der Bärenhöhle. In: *Die Bärenhöhle bei Erpfingen*. Hrsg. von G. WAGNER. S. 29-35, Erpfingen 1969.
6. " " Die Pflanzenwelt der Nebelhöhle. *Abh. Karst- und Höhlenkde., Reihe A, Heft 4*: 19-32, München 1969.
7. KOPPE, F. Die Moosvegetation weiterer westfälischer Höhlen. *Natur u. Heimat* 28(1): 10-16, Münster 1968.
8. KREH, W. Von der Pflanzenwelt der Höhlen der Schwäbischen Alb. *Aus der Heimat* 59(10): 260-262, Öhringen 1951.

WERNER GRÜNINGER, (Päd.Hochschule Reutlingen, Bundesrepublik Deutschland)

Als Gegenstück zur Hohlraumbildung in der Schwäbischen Alb infolge von Auflösung des Jurakalkes entsteht in den Tälern Kalktuff. Während durch die Bewirtschaftung heute kein Kalktuffansatz an den Taltuffen der Wiesatz, Echaz, Erms, Lauter u.s.w. mehr stattfinden kann, blieben die Hangtuffe relativ ungestört. Sie erschienen daher geeignet für die Klärung der alten wissenschaftlichen Streitfrage, welche Faktoren zur Kalktuffbildung im fließenden Wasser führen.

Zwei Ansichten standen sich gegenüber. SCHÜRMAN 1918 und EISENSTUCK 1949 auf der einen Seite sahen das Austreiben des Kohlendioxids durch Erwärmung des Wassers an der Luft und durch Fließen auf gefällsreicher Unterlage als Ursache, Botaniker wie HASAAK 1888 und WALLNER 1934 auf der anderen Seite glaubten bewiesen zu haben, auch im fließenden Wasser bewirke der Kohlendioxidverbrauch assimilierender Wasserpflanzen Ausfällung von Calciumcarbonat, in Analogie zur Seekreidebildung in oligotrophen Seen und Tümpeln. Diese zweite Ansicht wird von den meisten Biologen geteilt.

Bevor über die unter der Anleitung von Professor Mägdefrau vom Botanischen Institut der Universität Tübingen durchgeführten Untersuchungen zur Lösung der Streitfrage berichtet wird, müssen zwei Voraussetzungen erörtert werden, die Chemie der Kalktuffbildung und die Kenntnis der vertretenen Pflanzen.

An den Hauptstellen der heutigen Kalktuffbildung, auf schwach bis mittelstark geneigten Hangstellen, an denen der Bachlauf durch die eigene Kalktuffablagerung in sehr viele dünne Riesel- und Sickerfäden aufgelöst ist, gedeiht die aus ganz Nord- und Mitteleuropa bekannte *Cratoneuron commutatum*-Gesellschaft mit zwei *Cratoneuron*-Arten, *Bryum ventricosum* und einigen Algen, am häufigsten *Plectonema tomasinianum*, *Phormidium retzii*, *Aphanothece*- und *Chroococcus*-Arten. Im Sprühbereich dieser Kalktuffflächen überwiegt die Gesellschaft von *Eucladium verticillatum*, welche im mediterranen Gebiet oft die Stelle des *Cratoneuron* einnimmt. In den Bachbetten finden sich die Wassermoosgesellschaften von *Eurhynchium rusciformis*, Ufergesellschaften mit *Brachythecium rivularis* bzw. *Seligeria pusilla* und Algenkrusten von *Pleurocapsa*, *Gongrosira* u.a. Sowohl in den Bachbetten, als auch auf den Rieselstellen entwickeln sich zwei Aufwuchsgesellschaften, im Kaltwasser die Kieselalgen-Gesellschaft von *Diatoma hiemale* var. *mesodon* und *Meridion circulare*, im Sommer die Gesellschaft von *Coconeis placentula* und *Plectonema tomasinianum*.

Unter den Limnologen sind zwei Irrtümer über das Verhalten von Calciumhydrogencarbonat teilweise verbreitet: Es wird noch mancherorts freies Kohlendioxid im Wasser mit Natriumcarbonat oder -hydroxid nach AUERBACH u.a. "bestimmt", obwohl alle diese Verfahren inzwischen als nutzlos erwiesen wurden. Zum anderen wird gelegentlich übersehen, daß die Gleichgewichtseinstellung in CO_2 - Ca^{++} -Systemen sehr viel Zeit erfordern kann. In unseren Untersuchungen wurde die Tendenz der Wasser, Calciumcarbonat aufzulösen oder aber abzuscheiden ermittelt durch Berechnung der Gleichgewichtskohlensäure nach AXT 1962 aus

$$K_1 = \frac{a_{\text{H}^+} \cdot a_{\text{HCO}_3^-}}{a_{\text{CO}_2}}$$

unter Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit nach POPP 1942 und Vergleich mit der komplexometrisch ermittelten Ca^{++} -Konzentration.

Der erste Ansatz betrifft die Erwärmungstheorie der Kalktuffbildung. Vergleiche von Messungen im Sommer und im Winter bei Unterschieden der Lufttemperatur von bis zu 40°C ergaben nicht signifikante Streuungen der Calciumionenstärke von bis 4%. Andersartige Angaben früherer Autoren beruhen offenbar auf Temperaturstörungen der damals angewandten Titrationsverfahren.

Ein zweiter Ansatz betrifft den CO_2 -Entzug durch Wasserpflanzen bei der Photosynthese. Er sollte durch fortlaufende Meßreihen bei Tag und Nacht aufgedeckt werden. Auch hier ergaben sich keine signifikanten Schwankungen der Calciumcarbonatverlustkurve des Wassers. Die Wassertemperatur veränderte sich dagegen deutlich: die Meßreihe bestätigt damit auch gleichzeitig die im ersten Ansatz gefundene Erkenntnis.

Mit einem dritten Ansatz sollte ermittelt werden, ob die Pflanzen überhaupt auf die tatsächlich stattfindende Kalktuffablagerung einwirken können. Zu diesem Zweck wurde die Kalkaggressivität des Wassers am Anfang der mehrere hundert Meter langer deltaförmigen mit *Cratoneuron commutatum* bewachsenen Fläche ermittelt, auf der das Wasser verteilt wird und augenscheinlich den Hauptteil des rezenten Kalktuffes abgibt. Es ergab sich schon am Anfang dieser Strecke ein so deutlicher Kalküberschuß, daß kein wie auch immer gearteter CO_2 -Entzug der Wasserpflanzen für die Gleichgewichtseinstellung mehr erforderlich ist.

Ein vierter Befund eröffnet einen neuen Einblick in die Kalktuffbildung: Entlang einer genau vermessenen Strecke am Breitenbach wechseln viele Stellen von Kalktuffneuanatz ab mit Abschnitten ohne rezenten Kalktuff. Die Gesamtionenstärke einschließlich der CO_2 -Aktivität im freien Wasser variieren bei der hohen Fließgeschwindigkeit nicht meßbar, auf jeden Fall nicht auf Zentimeter genau wie der Neuanatz von Kalktuff. Die Stellen des Kalktuffansatzes sind identisch mit den Abschnitten höheren Gefälles und mit dem Bewuchs an Algen!

Fünfte Untersuchung: Kalkhaltiges Bachwasser wurde über Latten mit und ohne Algenbewuchs geleitet. Ergebnis: Signifikante Abnahme der Ca^{++} -Konzentration auf der pflanzenbewachsenen Latte.

Nachdem aus den vorhergehenden fünf Feststellungen der Schluß gezogen werden könnte, die Wasserpflanzen seien ausschließlich für den Niederschlag von Calciumcarbonat verantwortlich, nicht aber für die Bildung von Calciumcarbonat durch Kohlendioxidzug, wurde eine sechste Untersuchung zur grundsätzlichen Abklärung der Möglichkeit einer biogenen Kalkbildung veranstaltet: In der quellnahen Zone des Baches ist das Wasser dauern kalkaggressiv. In Algenhalli dieses Bereiches konnten jedoch Kalktuffablagerungen gefunden werden, z.B. in Lyngbya y aeruginosa, in Pleurocapsa spec., in Gongrosira spec. u.a.,

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Wasserpflanzen nicht für massenhafte Calciumcarbonatausfällung aus Bachwasser verantwortlich sind, sondern die Gefällsverhältnisse im Liegenden.

Die Bedeutung der wasserlebenden Kryptogamen für die Entstehung von Kalktuff liegt im Niederschlag und in der Fixierung von bereits ausgefälltem Calciumcarbonat. Niederschlagsmedien sind die von den Membranen der Algen gebildeten Schleime. Dafür sprechen außer dem erwähnten Versuch mit algenbewachsenen Latten folgende Tatsachen: Die ersten Calcitkristalle an allen Arten von Kalktuffbildungsstätten wurden stets in der Gallerte epiphytischer und bodenbewohnender Algen gefunden. Die Wassermoose üben auf die Kalktuffbildung einen dreifachen Einfluß aus: a) Sie fangen als Reusen herangetriebene Kalzitkristalle auf, b) Sie bieten gallertauscheidenden Algen Lebensraum, c) Sie gestalten im inkrustierten Zustand das Kleinrelief in für die Kalktuffablagerung förderlicher Weise um. Die frühere Definition (PIA 1934 u.a.) von "kalktuffbildenden Pflanzen" kann nicht mehr aufrechterhalten werden in Anbetracht der Inkrustierung von allen lebenden und toten Gegenständen im Kalktuffbildungsraum. Man kann als Kalktuffpflanzen der Fließgewässer vielmehr solche Kryptogamen bezeichnen, welche die Inkrustierung durch Kalktuff zu überleben vermögen und aus diesem Vermögen einen Vorteil über Konkurrenten erlangen.

Meßwerte, weitere Belege und Literatur in W. GRÜN INGER 1965, Rezente Kalktuffbildung im Bereich der Uracher Wasserfälle, Abh. Karst- und Höhlenkunde, E, 2, München.

Summary

In the valley of the Erms (Suabian Alb) investigations have been made to determine whether the formation of calcareous tufa in flowing water is caused by cryptogames in the same manner as the formation of "seekreide" (limestone) in oligotrophic lakes, i.e. by the taking of CO_2 from the water. Three findings are contradictory to this assumption: (1) Despite the interruption of photosynthesis during the night, no variations of the loss in calcium carbonate of the water have been observed during continuous measurements over 26 hours. (2) Already at the beginning of the section of main tufa-deposition with its length of several hundred meters, the water shows a striking shortage in carbon dioxide. (3) On a meticulously measured section of the river there are to be found several well marked successions of deposition of tufa and places without recent tufa, although the activity in CO_2 of the floating water does not change. But the possibility of biogene decalcification of water has been shown by the observation of recent tufa in the thalli of microscopic algae growing in carbonated water which neutralises CaCO_3 . Obviously the role of the algae in the formation of tufa consists in the deposition of floating crystals of calcium carbonate within the mucus on the membranes of the algae. This is shown by the titration with Titriplex A (MERCK 8419) of waters overrunning strike-boards with and without algae, as well as by microscopic observations in the association of epiphytic cryptogames "Diatometo-Meridionetum" with its two seasonal aspects.

Resumé

Dans la vallée de l'Erms sur l'Alb Souabe des recherches ont été entreprises pour savoir si la formation du tuf calcaire dans l'eau courante était causée par des cryptogames comme l'est la formation de "Seekreide" (calcaire lacustre) dans les lacs oligotrophes, c.a.d. par l'absorption du CO_2 de l'eau. Trois expériences contredisent cette affirmation: (1) Bien que la photosynthese n'ait pas d'action pendant la nuit il n'a pas été observé des variations de la perte de carbonate de calcium de l'eau pendant des mesures régulières répétées toutes les deux heures pendant 26 heures. (2) Déjà au commencement du véritable dépôt du tuf calcaire, qui a plusieurs centaines de mètres de longueur l'eau avait un déficit de CO_2 très important. (3) Sur une grande surface il y a des variations entre les dépôts de calcaire et sans calcaire, ainsi que l'activité en CO_2 de l'eau ne varie pas suivant les endroits. Bienque certaines eaux contiennent tellement de CO_2 , qu'elles en dissolvent le CaCO_3 , on trouve dans les thalles des certains Algues du récent tuf calcaire. Le rôle des algues dans la formation de tuf calcaire consiste évidemment à faire déposer des cristaux flottants de CaCO_3 dans la gélatine des membranes des algues. Ceci était démontré par la titration avec Titriplex A (MERCK 8419) des eaux qui avait courues sur des lattes avec algues et sans algues et par des observations microscopiques, surtout dans l'association cryptogamique du Diatometo-Meridionetum, qui présent deux aspects différents suivant les saisons.

Faune des grottes suisses.

PIERRE STRINATI et WILLY AELLEN (Genève/Suisse)

Pour le spéléologue qui visite pour la première fois des grottes de la Suisse et qui s'intéresse à leur faune, il nous paraît judicieux, à titre d'initiation, de passer en revue ses 4 éléments constitutifs principaux:

l'association pariétale

les troglobies aquatiques

les troglobies terrestres

les chauve-souris et les guanobies.

L'association pariétale

On désigne sous ce nom l'ensemble des invertébrés que l'on trouve sur les parois des grottes dans une zone généralement proche des entrées. Les cavernes de la Suisse abritent une faune pariétale semblable à celle que l'on observe dans les autres grottes d'Europe centrale et occidentale. Les principaux représentants de cette association sont les suivants:

Opilions (Nelima aurantiaca); Araignées (Meta menardi); Coléoptères (Choleva); Hyménoptères (Amblyteles); Trichoptères (Stenophylax permistus); Lépidoptères (Scoliopterys libatrix, Triphosa dubitata); Diptères.

Les troglobies aquatiques

De récentes recherches ont montré qu'il n'existait que très peu d'invertébrés aquatiques fréquentant exclusivement les grottes. La faune des eaux de nos cavernes n'est pas essentiellement différente de la faune interstitielle, de la faune des sources et de la faune du fond des lacs. De nombreuses espèces sont communes à plusieurs de ces milieux aquatiques. Les grottes suisses abritent les principaux invertébrés suivants:

Turbellaires (Dendrocoelum infernale, par exemple au Hüll-Loch); Gasteropodes (Bythiospeum charpyi et helvetica, grottes et sources du Jura, Bythinella Tacheineri, grottes du Tessin; Copépodes (Encyclops graeteri, par exemple grotte de Môtiers, Graeteriella unisetiger, grottes des gorges de l'Areuse); Amphipodes (Niphargus); Isopodes (Asellus cavaticus, par exemple gouffre du Chevrier Hüll-Loch).

Le ver Polychète Troglocheatus beranecki et le crustacé Syncaride Bathynella chappuisi ont comme localité typique la grotte du Ver, dans les gorges de l'Areuse, mais ils n'y ont pas été retrouvés depuis longtemps; ce ne sont pas des troglobies vrais, mais des représentants de la faune de la nappe phréatique. Il en est de même de l'Acarien Halacaride Soldanellynx chappuisi découvert pour la première fois dans la grotte du Chemin de Fer (gorges de l'Areuse).

Les grandes glaciations n'ont guère eu d'influence sur le peuplement des grottes suisses en ce qui concerne les formes aquatiques. C'est ainsi que le genre Niphargus existe actuellement dans des zones qui ont été soumises aux glaciations. Le repeuplement post-glaciaire a pu se faire à partir d'individus ayant survécu dans les massifs de refuge.

Les troglobies terrestres

Les troglobies terrestres ont une répartition plus limitée que les représentants de l'association pariétale et les troglobies aquatiques. Il est donc nécessaire de diviser la Suisse en plusieurs provinces biospéologiques: Jura, Plateau, Alpes et Tessin.

Jura - Le Jura constitue la région la plus riche en troglobies terrestres. Une grande partie de cette chaîne a été épargnée par les grands glaciers et une faune troglobie ancienne a pu y subsister. Les formes les plus caractéristiques et les plus intéressantes sont les suivantes:

Pseudoscorpions: Pseudoblothrus strinati (4 grottes du Jura neuchâtelois et bernois). Diploures: Pseudosonella vandeli, nombreuses espèces d'Onychiurus. Coléoptères: Trichaphaenops sollaudi et jurassicus (3 grottes du Jura Vaudois, neuchâtelois et bernois), Royerella villardi (dans plus de 20 grottes jurassiennes).

Plateau - Le Plateau est caractérisé par l'absence d'une faune cavernicole ancienne.

Alpes - Les rares troglobies des grottes des Alpes se rencontrent presque uniquement parmi les Collemboles (Pseudosinella et Onychiurus). Cependant, un intéressant Pseudoscorpion, Pseudoblothrus

thiebaudi, peut être considéré comme un troglobie ancien (Neuenburgerhöhle, Lucerne, et gouffre du chevrier, Vaud).

Tessin - La partie méridionale du canton du Tessin possède une intéressante faune troglobie. Les éléments les plus typiques en sont les suivants: Isopodes: Androniscus subterraneus, Leucocyphoniscus verruciger. Collemboles: Schaefferia subterranea, Pseudosinella insubrica. Coléoptères: Boldoria robiati.

Chauves-souris et guablies

16 espèces de chauves-souris ont été récoltées dans les grottes suisses. La plupart des espèces s'y retirent pour hiverner. Une seule espèce peut vraiment être qualifiée de cavernicole, c'est la Miniopterus schreibersi, qui constitue des essaims plus ou moins importants dans quelques grottes du Jura et du Valais.

Les grottes suisses abritent une faune guanoïde assez riche en espèces; mais il n'existe plus nulle part de vastes accumulations de guano semblables à celles de grottes de la région méditerranéenne. Dans le jura, la grotte du Chemin de Fer (gorges de l'Areuse) a abrité pendant longtemps une grande colonie de minioptères et par conséquent une masse assez importante de guano. Les principaux éléments caractéristiques du guano sont des vers Lumbricidés, des Acariens, des Collemboles (Hypogastrura, Mesachorutes), des larves de Diptères, des Coléoptères (surtout le staphylin Quedius mesomelinus).

Bibliographie

Strinati, P. - Faune cavernicole de la Suisse. Ann. Spéléol. 21: 5-268, 357-571, 1966.

Reproduction et mue chez les Décapodes souterrains du genre Troglolaris

Dormitzer, 1853.

L. JUBERTHIE-JUPEAU (Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis/France)

Résumé: Elevage au laboratoire de 2 espèces de Troglolaris. Etude des pontes, des oeufs, de la durée d'incubation et de l'influence de la ponte sur la longueur de l'intermue. Comparaison avec d'autres Crustacés.

Les Troglolaris sont des animaux bien connus de certaines grandes régions karstiques européennes. Ce sont de grands Crustacés Décapodes nageurs (Natantia) appartenant à la famille des Atyidae. Cette famille présente comme particularité de ne compter que des formes d'eau douce.

Les plus anciennement connus des Troglolaris, T. anophthalmus anophthalmus (KOLLAR, 1848) et les autres sous-espèces T. a. planinensis Birstein, 1948 et T. a. intermedia Babič, 1922 peuplent en grande partie les eaux souterraines des karsts de Vénétie Julienne, de Slovénie et d'Herzégovine. Troglolaris hercegovinensis (BABIČ, 1922) se rencontre également en Herzégovine et T. kutaissiana, comptant cinq sous-espèces. (T. kutaissiana (Sadovsky, 1930) T. k. ablaskiri Birstein, 1949, T. k. fagei Birstein, 1939 et T. k. jusbaschjani Birstein, 1948 et T. k. osterloffii Jusbaschjan, 1940) peuple en Russie, la région occidentale de la Transcaucasie. En France, le seul représentant actuellement connu, des Décapodes souterrains, T. inermis Fage, 1937, se localise dans les eaux karstiques des Cévennes méridionales (départements du Gard et de l'Hérault).

Le Décapode d'eau douce épigé, le plus voisin des Troglolaris souterrains est Atyaephyra desmaresti (Millet, 1832) petite Crevette qui peuple les cours d'eau et les canaux et dont l'aire de distribution s'étend du pourtour de la Méditerranée (Europe méridionale, Syrie, Afrique du Nord) aux pays de l'Europe du Nord (Allemagne, Pays-Bas).

Les Atyaephyra ont fait l'objet de travaux importants dans le domaine de la biologie, principalement en ce qui concerne leur reproduction et leur développement (JOLY, GAUTHIER, NOUVEL, VORSTMAN). Chez les Troglolaris en revanche nous n'avons actuellement que peu de données. Les premiers renseignements ayant trait au développement de T. anophthalmus ne sont que des observations extrêmement fragmentaires dues à MULLER (1931), puis à STAMMER (1932). Les résultats publiés bien plus tard, en 1957, par MATJASIC apportent des renseignements d'un intérêt bien supérieur du fait que cet auteur ayant eu en sa possession des femelles capturées ovigères, a pu obtenir et décrire les 5 premiers stades du développement post-embryonnaire. Malgré cet apport intéressant à la biologie de Troglolaris, il reste beaucoup à étudier notamment en ce qui concerne leur reproduction. Pour réaliser cette étude, j'ai entrepris l'élevage de ces animaux.

Réalisation des élevages au Laboratoire.

J'ai entrepris l'élevage de deux espèces très différentes quant à leur origine géographique, leur taille, leur morphologie et aussi leur réaction vis-à-vis de ce milieu confiné que constitue un élevage; la première espèce T. inermis provient de la grotte des Cent Fons (Hérault), la seconde T. anophthalmus planinensis a été récoltée dans la grotte de Planina (Yougoslavie). A ce jour seul Troglolaris anophthalmus s'est reproduit dans mes élevages, aussi les résultats que je présente ne concernent-ils que cette espèce.

Les animaux ont été placés soit par couples, soit par groupes de 3 animaux des 2 sexes dans des cuves de verre de 5 à 20 litres de capacité, dans la grotte laboratoire de Moulis (Ariège). Les récipients sont remplis d'une eau choisie pour le fait qu'elle renferme relativement peu d'ions cuivre; une certaine quantité de cette eau est renouvelée régulièrement chaque semaine. Le fond des récipients est garni de limon en provenance de l'un des siphons de la grotte des Cent Fons et de cailloux. La nourriture est distribuée journellement. La température que supportent les animaux, qui est de 11°5, est voisine de celle de l'eau de leur grotte d'origine. Il semble que ces conditions d'élevage, offertes actuellement aux Troglolaris anophthalmus leur conviennent, les phénomènes biologiques qu'elles permettent pouvant être pris comme des critères de bonne marche d'un élevage; j'ai pu obtenir, en effet, la maturation des ovaires, la ponte et l'éclosion des oeufs.

Etude des pontes.

J'ai, à ce jour, obtenu la ponte de 10 femelles; ces pontes ont été effectuées en octobre, novembre, décembre, février, mai et juillet.

Les oeufs pondus sont portés par la femelle dans la poche incubatrice; celle-ci se forme au cours des mues précédant la ponte et principalement à la mue qui la précède immédiatement; il se produit, en effet, à ce moment, un élargissement très net des plaques épimérales du pléon.

Chaque ponte ne compte qu'un petit nombre d'oeufs, de 25 à 40; il arrive que quelques-uns se détachent des pléopodes peu de temps après la ponte ce qui réduit encore le nombre d'oeufs que porte la femelle. Dans 2 cas la perte des oeufs a été totale. Les oeufs venant d'être pondus sont très blancs, apparemment sphériques et très tassés. Dans les 24 heures qui suivent la ponte ils subissent un gonflement et deviennent ovoïdes; ils mesurent alors de 1,4 à 1,6 mm dans leur grand axe et de 0,9 à 1 mm dans leur petit axe.

Le nombre d'oeufs pondus par les femelles de Troglolaris est beaucoup moins élevé que celui qui est pondu par des femelles

d'Atyaephyra de taille équivalente; le nombre d'oeufs pondus par des femelles d'Atyaephyra atteignant 3 cm de long varie, en effet de 300 à 1250 d'après GAUTHIER et VORTSMAN. La taille des oeufs d'Atyaephyra, en revanche, est relativement faible puisqu'ils mesurent de 550 à 720 μ dans leur grand axe et 250 à 410 μ dans leur petit axe; de ce fait, la quantité de vitellus accumulée dans les oeufs d'une ponte de Troglocaris est peu inférieure comparativement à celle qui semble synthétisée par Atyaephyra.

Durée d'incubation

La durée d'incubation des oeufs varie de 7 mois et demi à 8 mois; l'éclosion pour une ponte comptant 13 oeufs gardés par la femelle s'étale sur une semaine. L'animal sortant de l'oeuf possède, en gros, le même aspect que l'adulte, toutefois ses deux premières paires de péripodopes qui sont réduites à des moignons bifides ne sont pas fonctionnelles.

En ce qui concerne les durées d'incubation de Troglocaris et d'Atyaephyra on constate qu'elle est beaucoup plus longue chez Troglocaris que chez la Crevette épigée, pour des températures proches vraisemblablement de l'optimum thermique du développement embryonnaire de chacune de ces espèces. Le NOUVEL note qu'à Toulouse au moment des fortes chaleurs, la durée d'incubation est de 35 jours environ et JOLY constate une durée de 20 à 25 jours suivant "le degré plus ou moins élevé de la température".

Durée de l'intermue d'incubation

Ainsi que je l'ai signalé, une mue qui réalise l'achèvement de la poche incubatrice se produit peu de temps avant la ponte. Cette mue a lieu, en effet, de 1 à 3 jours après celle-ci. Après l'éclosion des oeufs une autre mue se produit entraînant des modifications inverses de la précédente, amenant la disparition de la poche incubatrice. Cette mue se produit une douzaine de jours après l'éclosion du dernier oeuf. De ce fait, la durée de l'intermue d'incubation varie entre 8 mois et 8 mois 1/2. Il se produit donc chez les femelles incubantes un allongement considérable de la durée de l'intermue. En effet, les femelles non incubantes et même les femelles dont la vitellogenèse est en cours ont des intermues qui varient entre 1 mois 1/2 et 2 mois. Chez les mâles également les intermues présentent une durée du même ordre de grandeur. On constate donc que chez les femelles la ponte se produit au début d'une intermue relativement très longue qui permet le développement des oeufs.

Il semble que chez les femelles de Troglocaris le seul fait de pondre induise la durée de cette intermue. On sait en effet que chez Pachygrapsus marmoratus d'après VERNET-CORNUBERT, chez Crangon armillatus d'après HESS et chez Artemia salina d'après VEILLET et REYNIER, si les oeufs disparaissent prématurément soit qu'ils ne soient pas fécondés, soit qu'ils soient enlevés par l'opérateur, les femelles ont des intermues plus courtes que les femelles incubant normalement leurs oeufs. Au contraire chez Troglocaris, j'ai constaté dans le cas des 2 femelles ayant perdu tous leurs oeufs peu de temps après la ponte, une durée d'intermue équivalente à celle des femelles incubantes.

Conclusions

Il semble que les méthodes d'élevages de Troglocaris anophthalmus mises au point dans la grotte laboratoire de Moulis conviennent pour réaliser une étude biologique de ces animaux. Elles permettent en effet la vitellogenèse, la ponte et l'éclosion de ces Crustacés. Les premières données qu'elles fournissent concernant la ponte, le nombre et la faillite des oeufs, la durée d'incubation et les durées d'intermue des adultes. En ce qui concerne les pontes et la durée du développement embryonnaire, on peut constater que les caractères biologiques de cette espèce s'accordent avec ceux qui ont été mis en évidence chez d'autres animaux souterrains.

- 1) Le nombre d'oeufs pondus par la femelle est inférieur à celui qui est pondu par des femelles appartenant au genre voisin Atyaephyra; en revanche, la taille des oeufs est plus grande chez l'espèce souterraine que l'espèce épigée.
 - 2) La durée d'incubation est considérablement plus longue chez l'espèce souterraine que chez l'espèce épigée pour des températures vraisemblablement proches de l'optimum thermique du développement embryonnaire de chacune des espèces.
- Les observations faites sur les durées d'intermues posent d'intéressants problèmes sur le contrôle endocrinien de ce phénomène, problème dont l'étude rejoint les problèmes généraux de l'endocrinologie.

Bibliographie

- GAUTHIER H. 1924- Recherches sur le développement larvaire d'Atyaephyra desmaresti (Millet 1832). Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord, 15, 337-376.
- HESS W.N. 1941- Factors influencing moulting in the Crustacean, Crangon armillatus. Biol. Bull. 81, 215-220
- JOLY H. 1943- Etudes sur les mœurs, le développement et les métamorphoses d'une petite Salicoque d'eau douce (Caridina desmarestii), suivies de quelques réflexions sur les métamorphoses des Crustacés Décapodes en général. Ann. Sc. nat. Zool., 19, 34-86
- MATJASIC J. 1958- Postembrionalni razvoj jamske kozice Troglocaris. Biol. Vest. Jugosl. 6, 76-79
- MULLER G. 1931- Sopra due Crostacer delle nostre acque carsiche (Troglocaris schmidti Dorn. e Sphaeromides virei Brian). Atti. Mus. Stor. nat. Trieste, 11, 206-216
- NOUVEL L. 1940- Observations sur la biologie d'Atyaephyra desmaresti. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 75, 243-251
- STAMMER H.J. 1932- Die Fauna des Timavo. Ein Beitrag zur Kenntnis der Höhlengewässer, des Süß- und Brackwassers im Karst. Zool. Jb. Syst., 63, 521-656
- VEILLET A. et REYNIER M. 1953- Note sur les rapports entre la mue et la ponte chez les Crustacés. Congrès de l'A.F.A.S.
- VERNET-CORNUBERT G. 1958- Recherches sur la sexualité du Crabe Pachygrapsus marmoratus (Fabricius). Arch. Zool. Exp. Gén. 96, 101-276
- VORSTMAN A.G. 1955- Investigation on the life cycle of Atyaephyra desmaresti (Millet) Verh. Int. Ver. Limnol., 12, 469-477

V e r ö f f e n t l i c h u n g e n

des Verbandes der deutschen Höhlen- und Karstforscher e.V., München

zu beziehen durch die FR. MANGOLD'SCHE BUCHHANDLUNG, D 7902 Blaubeuren, Karlstrasse 6, Postfach 37

JAHRESHEFTE FÜR KARST- UND HÖHLENKUNDE (Mitgliederpreise in Klammern)

1. Heft 1960: "Karst und Höhlen im Gebiet der Brenz und der Lone (Schwäb. Alb)" - XXIII u. 274 S., 143 Abb., 1 Karte 1 : 50 000. - 8,- DM (6.80 DM).
2. Heft 1961: "Karst und Höhlen in Westfalen und im Bergischen Land" - XXII u. 297 S., 106 Abb., 1 Falkarte. - 8.20 DM (6.90 DM).
3. Heft 1962: "Das Laubsteingebiet im Chiemgau - seine Landschaft, seine Höhlen und Karsterscheinungen" - XVIII u. 338 S., 90 Abb., 12 Beil. (1 geol. Karte 1 : 12 500). - 11.50 DM (9.50 DM).
4. Heft 1963: "Vom Wasser und von den Höhlen der mittleren Schwäbischen Alb (östl. Teil)" - XXXII u. 384 S., 153 Abb., 1 Karte 1 : 50 000 u. 5 Beil. - 12.80 DM (10.90 DM).
5. Heft 1964: "Fachwörterbuch für Karst- und Höhlenkunde (Speläologisches Fachwörterbuch)" - vergriffen.
6. Heft 1965: "Die Alplandschaft zwischen Rosenstein und Wasserberg" - XX u. 192 S., 72 Abb., 1 Karte 1 : 50 000 - 7 Beil. - 12,- DM (10.50 DM).
7. Heft 1966: "Die nördliche Frankenalb - ihre Geologie, ihre Höhlen und Karsterscheinungen", 1. Bd. - XVIII u. 118 S., 30 Abb., 1 Karte 1 : 50 000 - 13.50 DM (11.50 DM).
8. Heft 1967: "Die nördliche Frankenalb - ihre Geologie, ihre Höhlen und Karsterscheinungen", 2. Bd.: "Die Höhlen des Karstgebietes A Königstein" - XVIII u. 196 S., 1 Abb. - 11.50 DM (10,- DM).
9. Heft 1966/69: "Der Südharz - seine Geologie, seine Höhlen und Karsterscheinungen" - XVI u. 112 S., 27 Abb., 2 Tab., 4 Beil. - 10.80 DM (9.50 DM).
10. Heft : "Mittlere Schwäbische Alb (Arbeitstitel).

BIBLIOGRAPHIE FÜR KARST- UND HÖHLENKUNDE IN DEUTSCHLAND

Nr. 1 (1959) vergriffen, Nr. 2 (1960) - Nr. 10 (1969) 1.20 - 2.40 DM (-.80 - 1.60 DM).

SCHAUHÖHLEN DER BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND (vergriffen)

ABHANDLUNGEN ZUR KARST- UND HÖHLENKUNDE

Reihe A (Speläologie)

- Heft 1 (1966): HENNE & KRAUTHAUSEN: "Eine seismische Methode zur Ortung geologischer Feinstrukturen des Untergrundes" - 16 S., 6 Abb. - 3,- DM.
- Heft 2 (1966): GERSTENHAUER & PFEFFER: "Beiträge zur Frage der Lösungsfreudigkeit von Kalkgesteinen" - 46 S., 10 Diagr. - 5,- DM.
- Heft 3 (1968): ADAM, BINDER, BLEICH & DOBAT: "Die Charlottenhöhle bei Hürben" - 54 S., 32 Abb., 3 Tab., 1 Plan - 2,- DM.
- Heft 4 (1969): BINDER, BLEICH & DOBAT: "Die Nebelhöhle (Schwäbische Alb)" - 55 S., 36 Abb., 1 Tab., 1 Plan - 2.50 DM.
- Heft 5 (1969): GERSTENHAUER: "Die Karstlandschaften Deutschlands" - 8 S., 1 zweifarbige Karte - 3.50 DM.
- Heft 6 (1972): "Das Gipskarstgebiet bei Düna" (Arbeitstitel).
- Heft 7 (1972): SCHMID, STIRN & ZIEGLER: "Die Ölgahöhle in Honau" - 53 S., 28 Abb., 4 Tab., 1 Plan - 2.50 DM.

Reihe B (Hydrologie)

Heft 1 (1969): HERRMANN: "Die geologische und hydrologische Situation der Rhumequelle am Südharz" - 6 S., 2 Abb. - 1,- DM.

Reihe C (Vor- und Frühgeschichte, Anthropologie)

Heft 1 (1971): DOMNING: "Zur Technik der Eiszeitmalereien im franco-cantabrischen Raum" - 26 S., 12 Abb. (4 farbig) - 5,- DM.

Reihe E (Botanik)

- Heft 1 (1964): STIRN: "Kalktuffvorkommen und Kalktufftypen der Schwäbischen Alb" - 92 S., 23 Abb., 3 Prof. - 7.50 DM.
- Heft 2 (1965): GRÜNINGER: "Rezente Kalktuffbildung im Bereich der Uracher Wasserfälle" - 113 S., 31 Abb., 9 Tab. - 8,- DM.

Heft 3 (1966): DOBAT: "Die Kryptogamenvegetation der Höhlen und Halbhöhlen der Schwäbischen Alb" - 153 S., 79 Abb., 21 Tab. i. Text, 14 Tab. u. 1 Karte als BEIL. - 13,50 DM.

Reihe F (Geschichte der Speläologie, Biographien)

Heft 1 (1967): BERGER: "David Friedrich Weinland" - 32 S., 1 Abb. - 3,- DM.

Heft 2 (1967): BAUER: "Alte Höhlenansichten der Fränkischen Alb" - 36 S., 19 Abb. auf Tafeln - 7,- DM.

Heft 3 (1969): GRIEP, LAUB & STOLBERG: "Harzer Höhlen in Sage und Geschichte" - 34 S. - 3,- DM.

Kleiner Führer zu den Exkursionen der 14. Jahrestagung des Verbandes der Deutschen Höhlen- und Karstforscher e. V., München, vom 8. bis 10. Oktober 1971 in Kolbingen, Kreis Tuttlingen - 21. S., 8 Abb. - 2,50 DM (2,- DM).

5. INTERNATIONALER KONGRESS FÜR SPELÄOLOGIE STUTTGART 1969

Exkursionsführer Schwäbische Alb, Fränkische Alb, Bayerische Alpen, Dachstein, Tennengebirge - 92 S., 14 Abb. 10,-DM (3,80 DM).

Exkursionsführer Schweiz - 47 S., 25 Abb. - 5,- DM (2,- DM).

Abhandlungen

Band 1: Morphologie des Karstes

Band 2: Speläogenese I

Band 3: Speläogenese II / Höhlenbesiedelung

Band 4: Biospeläologie

Band 5: Hydrologie des Karstes

Band 6: Dokumentation / Höhlentouristik.

