

FEDERATION YUGOSLAVE DE SPELEOLOGIE  
SPELEOLOGICAL FEDERATION OF YUGOSLAVIA

## ACTES

DU IV<sup>e</sup> CONGRES INTERNATIONAL DE SPELEOLOGIE  
EN YUGOSLAVIE (12—26 IX 1965)

## PROCEEDINGS

OF THE 4<sup>th</sup> INTERNATIONAL CONGRESS OF SPELEOLOGY  
IN YUGOSLAVIA (12—26 IX 1965)

4-5

BIOSPELEOLOGIE — SPELEOLOGIE PREHISTORIQUE  
BIOSPELEOLOGY — PREHISTORIC SPELEOLOGY



Actes IVe CIS, 4-5, 1-408, Ljubljana, 1969

Comité de rédaction — Editorial Board

R. Gospodarič, F. Osole, E. Pretner

Rédacteur en chef — Chief Editor

V. Bohinec

Revision des textes — Revision of Texts

V. Bohinec, Maja Kranjc, E. Pretner

Imprimé par l'imprimerie — Printed by the printing-house

Tiskarna »Toneča Tomšiča« Ljubljana

september 1969

FEDERATION YUGOSLAVE DE SPELEOLOGIE  
SPELEOLOGICAL SOCIETY OF YUGOSLAVIA

## ACTES

DU IV<sup>e</sup> CONGRES INTERNATIONAL DE SPELEOLOGIE  
EN YUGOSLAVIE (12—26 IX 1965)

## PROCEEDINGS

OF THE 4<sup>th</sup> INTERNATIONAL CONGRESS OF SPELEOLOGY  
IN YUGOSLAVIA (12—26 IX 1965)

4-5

BIOSPELEOLOGIE — SPELEOLOGIE PREHISTORIQUE  
BIOSPELEOLOGY — PREHISTORIC SPELEOLOGY



Comité de rédaction — Editorial Board  
R. Gospodarič, F. Osole, E. Pretner

Rédacteur en chef — Chief Editor  
V. Bohinec

Revision des textes — Revision of Texts  
V. Bohinec, E. Pretner, Maja Kranjc

Imprimé par l'imprimerie — Printed by the printing-house  
Tiskarna »Toneža Tomšiča« Ljubljana  
september 1969

## AVANT-PROPOS PREFACE

*Dans le livre présent sont recueillies les communications de la 2<sup>ème</sup> (Biospéléologie) et 3<sup>ème</sup> (Paléontologie et Préhistoire dans les grottes) section du IV<sup>ème</sup> Congrès International de Spéléologie qui eut lieu en 1965 à Postojna, Ljubljana et Dubrovnik.*

*A cause des difficultés techniques et financières l'édition de ces tomes retardait, mais nous espérons que les participants au Congrès, spécialement les auteurs des communications, auront une pleine compréhension.*

*Les matériaux très variés, quant à ses contenus, langage et formes, nous avons rédigé à la même façon que le troisième tome, Spéléologie physique, publié en 1968. Malgré nos efforts et la coopération des auteurs nous n'avons pas réussi d'imprimer les communications sans fautes. En avance nous prions les auteurs et les lecteurs de bien vouloir nous les excuser.*

*La subvention financière du Fonds d'édition à Ljubljana et du Conseil fédéral pour la coordination des activités scientifiques à Belgrade a rendu possible la publication de ces tomes. A tous les deux institutions nous remercions et exprimons notre reconnaissance. De même, nous rendons grâce aux Messieurs: V. Bohinec, R. Gospodarič, F. Osole et E. Pretner pour la rédaction.*

*In this volume the reports of second (Biospeleology) and third (Paleontology and Prehistory in Caves) section of the IV<sup>th</sup> International Congress of Speleology in Postojna, Ljubljana, Dubrovnik in 1965 are collected.*

*For technical and financial reasons the publishing of these volumes retarded. But we hope that the authors of the reports and other participants of the Congress would take note of that delay with full comprehension.*

*Various material, as to contents, language, and form, we put in order, selected and printed in the same manner like third volume, Physical Speleology, published in 1968. In spite of scrupulous work and co-operation of the authors of the reports we probably didn't succeed to print*

*the book without mistakes. Beforehand we apologize to the authors and other readers.*

*The edition of the 4<sup>th</sup> and 5<sup>th</sup> volume would not be possible without the financial subvention of Publishing-fund of Ljubljana and Federal Council for the Co-ordination of Scientific Activities of Belgrade; we feel greatly obliged to the both institutions. We also wish to thank the redactors: V. Bohinec, R. Gospodarič, F. Osole and E. Pretner for trouble they have in publishing the book.*

La rédaction des publications  
du Congrès

Editorial Board of Congress  
Publications

**TABLE DES MATIERES DU TOMES 4-5**  
**INDEX OF VOLUMES 4-5**

SECTION 2:

BIOSPÉLÉOLOGIE — BIOSPELEOLOGY

Aljančič M. — Contribution à la connaissance de l'écotope du Protée . . . . .	11
Bernasconi R. — Pigmentierung von <i>Antrocharis querihaci</i> ( <i>Bathysciinae</i> ) und anderen troglobionten Käfern . . . . .	15
Бей-Биенко Г. Я. (Bey-Bienko G. J.) — О пещерных кузнечиках из рода <i>Dolichopoda</i> Bol. ( <i>Orthoptera</i> ). On the cavernicolous Grasshoppers of the Genus <i>Dolichopoda</i> Bol. ( <i>Orthoptera</i> ) from the Caucasus . . . . .	19
Бирштейн Я. А. (Birstein J. A.) — <i>Malacostraca</i> ПОДЗЕМНЫХ ВОД СССР. <i>Malacostraca</i> der unterirdischen Gewässer in USSR . .	27
Canu E. — Sulla presenza del <i>Proteus anguinus</i> Laurenti nelle acque della provincia di Gorizia (Italia) e sulla sua presumibile presenza in quelle del bacino del fiume Timavo Inferiore (Carso di Trieste) . . . . .	35
Chodorowski A. et M. Aljančič — Études expérimentales sur les niches écologiques de quelques cavernicoles aquatiques de Yougoslavie . . . . .	41
Coman D. — Considérations sur les Nématodes des biotopes aquatiques souterrains . . . . .	49
Dancu D. et I. Tabacaru — Contributions à la connaissance de l'origine et de la répartition de la faune cavernicole des Carpates Méridionales . . . . .	53
Dizdarević M. — Periodicity in the activity of <i>Marifugia cavatica</i> Absolon et Hrabě . . . . .	63
Dumitrescu M. et Tr. Orghidan — Observations sur les variations quantitatives et qualitatives périodiques de la faune cavernicole . . . . .	65
Durand J. et Fr. Gasser — Thyroïde larvaire et étude des Protéines sériques chez <i>Proteus anguinus</i> Laur., Urodéle cavernicole . . . . .	75
Dulić B. — Les températures corporelles chez quelques chauves-souris cavernicoles et la question de leur thermorégulation . .	81

Español Fr. — Los Goetrechus de la vertiente Española de los Pirineos ( <i>Col. Trechidae</i> ) . . . . .	87
Ginet R. — Expérience de colonisation souterraine aquatique par <i>Niphargus</i> ( <i>Crust. Amphipodes</i> ); premiers résultats biologiques . . . . .	95
Gogala M. — Die Photorezeption bei <i>Troglophilus neglectus</i> Kr. . . . .	93
Gounot A.-M. — Activité productrice de la microflore de limons argileux souterrains . . . . .	103
Gueorguiev V. B. — La répartition des coléoptères troglobies en Bulgarie . . . . .	109
Hamilton-Smith E. — Studies of the Australian cavernicolous fauna . . . . .	113
Henry J.-P. — Remarques sur le cycle biologique d' <i>Asellus cavaticus</i> Leydig ( <i>Crustacé Isopode troglobie</i> ) . . . . .	121
Husson R. — Existence d'individus pigmentés dans l'espèce troglobie <i>Caecosphaeroma burgundum</i> Dollfus ( <i>Crustacea-Isopoda</i> ) . . . . .	125
Jefferson G. Th. — British cave faunas and the problem of their food supply . . . . .	129
Jegla Th. C. — Cave Grayfish: annual periods of molting and reproduction . . . . .	135
Juberthie Chr. et M. Meštrov — Données sur la biologie des Oligochètes terrestres des grottes . . . . .	139
Лёвшин С. И. (Ljovuschkin S. I.) — О подземной фауне советской средней Азии. La faune souterraine de l'Asie Moyenne U. R. S. S. . . . .	145
Magniez G. — Sur deux types d'anomalies chez <i>Stenasellus virei</i> Dollfus ( <i>Crustacé Isopode troglobie</i> ) . . . . .	155
Mason-Williams A. — Comments on the bacterial populations of small pools in caves . . . . .	161
— A note on the effects of tracer dyes on microbial populations of streams . . . . .	167
Matjašič J. — Die epizoische Höhlenfauna und ihre Beziehung zu den Wirtstieren . . . . .	173
Parentzan P. — Universalità biospeleologica . . . . .	177
— Fondamenti per una biospeleologia marina nel quadro generale della scienza oceanografica . . . . .	181
Poulson Th. L. — Population size, density, and regulation in cave fishes . . . . .	189
Poulson Th. L. and Th. C. Jegla — Circadian rhythms in cave animals . . . . .	193
Poulson Th. L. and Ph. M. Smith — The basis for seasonal growth and reproduction in aquatic cave organisms . . . . .	197
Riser-Cooper M. — Sensory specialization and allometric growth in cavernicolous Grayfishes . . . . .	203



Schmid M. E. — Die blinden <i>Trechinae</i> Österreichs . . . . .	209
Skalski A. and B. — The recent fauna of the Polish caves . . . . .	213
Sket B. — Über einige mit der Evolution der Höhlentiere verbundene Probleme . . . . .	225
Strinati P. — Faune cavernicole de la Haute-Savoie (France) . . . . .	231
Strouhal H. — Die ökologische Gruppierung der Höhlentiere (Makrokavernikolen) . . . . .	241
Tabacaru I. — Einige Bemerkungen über die Verbreitung der Höhlendiplopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete . . . . .	245
Tarman K. — The origine of cave Acarofauna . . . . .	253
Tupinier Y. — Chiroptères cavernicoles des Monts-Cantabriques (Espagne) . . . . .	257
Vandel A., J. Durand et M. Bouillon — Observations sur le développement du Protée . . . . .	263
Vattier G. et J.-P. Adam — Les <i>Ceratopogonidae</i> (Diptera) des grottes de la Republique du Congo . . . . .	269
Woloszyn Br. W. — The postglacial fauna of Bats ( <i>Chiroptera</i> ) from the caves of Tatra Mountains . . . . .	277

SECTION 3:

Paléontologie et spéléologie préhistorique — Paleontology and Prehistoric Speleology	
Бачинский Г. А. (Bačinskij G. A.) — Результаты палеозоологического исследования карстовых пещер Украины . . . . .	283
Бачинский Г. А. (Bačinskij G. A.) — Тафономические особенности местонахождения среднеплиоценовых позвоночных одесских „катакомб“ . . . . .	289
Бадер О. Н. (Bader O. N.) — Изучение следов палеолита в пещерах СССР . . . . .	293
Brodar S. — Die Spuren des altsteinzeitlichen Menschen in der Höhle Postojnska jama . . . . .	301
Бурчак-Абрамович Н. И. (Burčak-Abrahamovič N. I.) — Фауна пещерных стоянок южной Абхазии . . . . .	307
Ehrenberg K. — Ergebnisse und Probleme der Erforschung der Salzofenhöhle — ein vorläufiger Schlussbericht . . . . .	315
Guegolini G. — Speleologia e preistoria in provincia di Grosseto . . . . .	321
Hougs F. — Le problème de l'apparition du Paléolithique supérieur dans le Proche-Orient . . . . .	327
Ilming H. — Höhlen und Burgen . . . . .	333
Каландадзе А. (Kalandadze A.) — Цонская пещера и ее культура . . . . .	339

Kanellis A. & Marinou G. — Die Höhle von Petralona . . .	355
Любин В. П. (Ljubin V. P.) — Краткий очерк древнего и среднего палеолита Кавказа . . . . .	363
Malez M. — Über das Paleolithikum der Höhle Velika Pećina auf der Ravna Gora in NW Kroatien . . . . .	371
Osole F. — Das Spätgravettien Sloweniens . . . . .	379
Terzea E. — Nouvelles données sur la dentition lactéale de <i>Ursus spelaeus</i> . . . . .	383
Tratman E. K. — The Pleistocene Bone Caves of the Mendip Hills Somerset, England . . . . .	393
Watson P. J. — Archeological Investigations in Salts Cave, Mammoth Cave, National Park, Kentucky, USA . . . . .	403

SECTION 2  
BIOSPÉLÉOLOGIE  
BIOSPELEOLOGY



## CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE DE L'ÉCOTOPE DU PROTÉE

Marko Aljančič

Institut biologique de la faculté de médecine

Ljubljana

L'écotope du protéé (*Proteus anguinus* Laur.) est bien décrit dans le dernier temps par Briegleb (1962, 1963). Mais cet auteur allemand se limite dans ses descriptions au système des grottes de Postojna qui ont un caractère différent des autres grottes, des autres stations du protéé en Slovénie.

Au thème Écologie des cavernicoles (commencé à l'Institut de biologie de l'Université de Ljubljana) je me suis occupé de l'écologie du protéé et j'ai posé mes études sur une base plus grande. J'ai recherché au cours des années 1962—1965 six stations du protéé:

1. la Grotte de Planina, les populations dans la Pivka;
2. la Grotte de Planina, les populations dans le Rak;
3. la Grotte de Podpeč;
4. la Grotte de Kompolje;
5. la Grotte à Šahen (près de Kočevje);
6. la Grotte Vodna jama à Klinja vas (près de Kočevje).

Ces stations se trouvent dans trois régions différentes de la Slovénie: la région du Notranjsko [la Carniole Intérieure (1, 2)], Dobrepolje (3, 4) et Kočevje (5, 6) en Dolenjska (la Basse Carniole).

Jusqu'ici nous n'avons pas encore des données exactes sur la composition chimique des eaux souterraines et c'est pourquoi j'ai commencé ce travail.

Les analyses chimiques des eaux souterraines de ces 6 stations, faites au Laboratoire pour la chimie analytique de l'Université de Ljubljana (prof. L. Guzelj), ont montré que toutes les eaux recherchées sont pleines d'oxygène (de 7,6 mg/l à la temp. de 11,5° C dans la Pivka, de 12,0 mg/l à la temp. de 4° C dans la Rinža dans la Grotte à Šahen). Elles ont beaucoup de CaO (72,8 à 130,0 mg/l), tandis que l'eau de la grotte Vodna jama près de Klinja vas avec ses 528,6 mg/l est une exception frappante. Au contraire, il y a beaucoup moins de MgO (de 8,6 à 36,9 mg/l, Vodna jama 87,8 mg/l). La proportion de CaO:MgO est env. de 8 à 1, fait qui correspond à la structure des rochers des régions respectives. Tandis qu'elles n'ont pas beaucoup de CO<sub>2</sub> libre (de 0,0 à 9,4 mg/l, Vodna jama 79,7 mg/l), les eaux recherchées ont beaucoup de CO<sub>2</sub> lié (de 81,9 à 131,6 mg/l). Il y a env. 3 mg/l de chlorure, à l'exception de la Rinža (dans la Grotte à Šahen), où nous avons trouvé 22 mg/l de Cl lié (très probable à cause de l'eau de canalisation). A cause de la canalisation il y a dans la Rinža peut-être aussi trois fois plus de nitrate au six à dix fois plus de sulfate. Une exception

est l'eau de la grotte Vodna jama (Grotte d'eau) près de Klinja vas ( $\text{SO}_3$  670 mg/l). La composante principale de cette eau est  $\text{CaSO}_4$ , dont nous avons trouvé 1140 mg/l. L'hydrographie de cette région n'est pas encore bien recherchée, c'est pourquoi nous ne pouvons pas encore dire le dernier mot d'où vient cette composition chimique extraordinaire. Mais en ce qui concerne nos études écologiques, dans une telle eau vit le protée.

La dureté totale (exprimée en degrés allemands) de ces eaux est entre 10,1 et 14,2, Vodna jama 65,1! La valeur du pH est entre 7,14 et 7,58.

Pour la comparaison, voilà ici encore quelques données sur les eaux en Herzégovine. Au cours de notre expédition biospéologique en Herzégovine et Bosnie, en automne 1962, j'ai trouvé dans la Grotte Vjetrenica (Canal de Absolon, station du protée, trouvé par Sket\*): dureté totale seulement 6,4, valeur du pH 7,99, et à la source de Lukavac (une ancienne station de protée, Boikay 1929) près de Vjetrenica: dureté totale 8,2, valeur du pH 7,82. La température est là-bas un peu plus haute.

La parade nuptiale du protée est bien connue grâce aux différents auteurs (Vandel et Bouillon 1959, Briegleb 1962, Vandel, Durand et Bouillon 1964). Mais ma contribution à ce problème concerne la répartition des protées dans leurs populations mêmes.

Occupant leur place de la reproduction au cours de la parade nuptiale les mâles deviennent très agressifs. Ils pourchassent constamment de leur secteur des rivaux intrus ou les passants occasionnels, ce que j'ai souvent observé au laboratoire et une fois par hasard aussi dans une grotte.

Le secteur comporte plusieurs mètres carrés. On se pose ici la question suivante: si l'espace principal de la reproduction est dans les fentes des grottes, inaccessibles à nous (selon Briegleb), à travers lesquelles coule une véritable eau de grotte qui se distingue en bien des points des eaux intermittentes, les mâles en activité sexuelle ne sont-ils pas ceux qui font sortir de ces fentes les autres animaux pour assurer aux femelles une ponte sans trouble? Les animaux chassés se réfugient dans la périphérie qui nous est accessible.

\* Communication orale.

**Tableau des analyses chimiques des eaux souterraines**

Station	Grotte de Planina P i v k a	R a k	Grotte de Fodpeč	Grotte de Kompolje	Vodna jama près de Kolečje	Grotte à Sahen près de Kolečje
Date	30. VII. 62. 11 h	15. VIII. 62. 11 h	11. VIII. 62. 11 h	11. VIII. 62. 13 h	20. VII. 62. 20 h 61. 13 h	15. II. 64. 16 h
Température	11,5° C	9,25° C	9,6° C	9,4° C	10,2° C	4° C
Composés (mg/l)						
SiO <sub>2</sub>	1,7	2,1	5,1	4,9	—	4,3
CaO	94,6	88,1	72,8	91,9	528,6	130,0
MgO	9,4	9,0	36,9	24,9	87,3	8,6
CO <sub>2</sub> libre	4,4	0,0	6,7	8,5	79,7	9,0
CO <sub>2</sub> lié	81,9	77,2	95,4	96,2	131,6	94,9
Cl lié	3,6	2,3	2,5	2,5	—	22,0
NO <sub>2</sub>	4,1	3,1	5,0	4,9	—	12,1
SO <sub>3</sub>	5,0	1,0	4,1	5,3	670,3	30,0
O <sub>2</sub>	7,0	11,3	11,2	10,5	9,5	12,0
Déficit d'O <sub>2</sub>	3,3	0,0	0,0	0,8	1,7	—
Consommation de KMnO <sub>4</sub>	5,7	5,4	3,6	3,5	—	4,1
Dureté du Ca	9,5° A	8,8° A	7,3° O	9,2° A	52,9° A	13,0° A
Dureté du Mg	1,9° A	1,9° A	5,1° A	3,5° A	12,2° A	1,2° A
Dureté totale	10,8° A	10,1° A	12,4° A	12,7° A	65,1° A	14,2° A
Dureté des carbonates	10,4° A	9,9° A	12,1° A	12,2° A	16,9° A	12,1° A
Durauté des non-carbonates	0,4° A	0,2° A	0,3° A	0,5° A	48,3° A	2,1° A
pH	7,48	7,58	7,45	7,51	7,14	—

## Travaux cités

Bolkay, St. J., 1929: Ein Beitrag zur geographischen Verbreitung des *Proteus anguinus cararrae* Fitzinger. Glasnik Zem. muz. Bosne i Herzeg., Sarajevo, 41: 27—28.

Briegleb, W., 1962: Zur Biologie und Oekologie des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). Z. Morph. Oekol. Tiere, Berlin, 51: 271—334.

Briegleb, W., 1963: Zur Kenntnis eines Oekotops von *Proteus anguinus* Laur. 1768. Acta carsologica SAZU, Ljubljana, 3: 149—196.

Briegleb, W. et J. Schwartzkopff, 1961: Verhaltensweisen des Grottenolmes (*Proteus anguinus* Laur.) und das Problem des Fortpflanzungsraumes. Die Naturwissenschaften, Berlin, 48: 701—702.

Vandel, A. et M. Bouillon, 1959: La reproduction du Protée, *Proteus anguinus* Laurenti. C. R. Acad. Sci., Paris, 248: 1267—1272.

Vandel, A., J. Durrand, M. Bouillon, 1964: Observation sur le développement du Protée (*Proteus anguinus* Laurenti) [Batracien Urodèle]. C. R. Acad. Sci., Paris, 259: 4801—4804.



**PIGMENTIERUNG VON ANTROCHARIS QUERILHACI  
(BATHYSCIINAE) UND ANDEREN TROGLOBIONTEN KÄFERN**

Reno Berasconi

Bern

Das wichtigste Insektenpigment ist das Melanin, welches als histologisch differenzierte Körperchen in der Cuticula eingelagert ist. Bei manchen Troglobionten können solche Melaninkörperchen, auch wenn mengenmässig reduziert, vorhanden sein, wie dies bei Crustaceen, Arachniden und anderen der Fall ist. Auch sind manchmal Carotenoide für die Färbung von Troglobionten verantwortlich. Höhlenkäfer gelten indessen als pigmentlos, weil ihnen die histologisch differenzierten Melaninkörperchen fehlen, andererseits sind sämtliche bekannte Höhlenkäfer hellbis rotbraun gefärbt. Untersuchungen über diese Färbung lagen bisher nicht vor. Es wurden deshalb grössere Mengen des troglobionten *Antrocharis querilhaci*, eines Bathysciten der Pyrenäen, aufgearbeitet, um die Natur der für die rotbraune Färbung der Cuticula verantwortlichen Pigmente zu ermitteln.

Der daraus gewonnene dunkelbraune Farbstoff-Extrakt konnte säulenchromatographisch in eine gelbe und eine braun-schwarze Fraktion aufgetrennt werden. Die spektrophotometrische Analyse, die Redox-Eigenschaften sowie das Fehlen freier phenolischer Hydroxylgruppen deuten auf eine Benzochinon-Struktur. Die gelbe Fraktion besteht aus Monobenzochinonen und die braun-schwarze Fraktion aus Di-oder Polybenzochinonen, die teilweise an Proteine gebunden sind. Vermutlich handelt es sich vorwiegend um p-Benzochinone. Die Protein-Benzochinon-Struktur der braun-schwarzen Fraktion lässt sich durch die saure Hydrolyse, welche 16 Aminosäuren liefert, und durch die grosse Retentionszeit an Floridin ableiten. Eine Polyindochinon-Struktur, wie sie für die echten schwarzen Melanine zutrifft, konnte nach dem oxydativen Abbau im alkalischen Medium ausgeschlossen werden.

Biogenetisch reihen sich diese Benzochinon-Pigmente in den Tyrosin-Stoffwechsel. In *Antrocharis* wurden tatsächlich auch Tyrosin, Tyramin, Dopa und Dopamin sowie eine spezifische o-Diphenoloxydase festgestellt. Als weiterer Metabolit konnte ein phenolischer Stoff dünn-schichtchromatographisch und spektrophotometrisch charakterisiert werden: er liess sich mit keinem der bekannten Tyrosinmetaboliten, wie Derivaten der Protocatechusäure und des Aethylhydrochinons, identifizieren.

Physiologisch sind die Monobenzochinone für die Härtung der Cuticula verantwortlich: dabei entstehen farblose Skleroproteine. Die Färbung der Cuticula ist auf unverbrauchte Chinone mit intakter Chinoidstruktur zurückzuführen, wobei ein Anteil di-oder polymerisiert und

teilweise an Proteine gebunden wird. Diese Erkenntnisse stehen im Einklang mit der neueren Auffassung, dass Härtung und Pigmentierung zwei unabhängige Erscheinungen sind, und klären teilweise die Struktur der sogenannten »gelben und braunen Melanine« früherer Autoren auf.

Zweifellos stehen Härtung und Pigmentierung der troglobionten Käfer unter hormonaler Kontrolle, wie dies bereits bei oberirdischen Käfern festgestellt wurde: doch fehlen zur Zeit jegliche Angaben über ihr neuroendokrines System.

Das Fehlen der echten Melanine kann nur auf eine Blockierung der spontanen Zyklisierung des Hydroxytyrosins zurückgeführt werden, sei es durch Azetylierung oder Methylierung, weil wir die Voraussetzungen zur Melaninsynthese bei *Antrocharis* intakt aufgefunden haben. Die tieferen Ursachen dafür sind wohl im Fehlen der ultravioletten Strahlungen in den Höhlen zu suchen. Tatsächlich sind manche Beispiele bekannt, wo die Melaninbildung in sonst farblosen Troglobionten einsetzt, sei es nach Aussetzen ans Tageslicht (*Caecospheroma*, *Urodela*, *Pisces*), sei es nach traumatischen Ereignissen (*Niphargus*).

Bei den Höhlenkäfern endet der Tyrosinstoffwechsel also ausschliesslich auf der Stufe der Benzochinone. In dieser Beziehung bestehen den oberirdischen Käfern gegenüber nur quantitative Unterschiede: die geschwächte Sklerosierung und Pigmentierung der Höhlenkäfer dürfte auf der Tatsache beruhen, dass die hohe Feuchtigkeit des Höhlenklimas eine starke Abdichtung der Cuticula überflüssig macht. Diese Erscheinung kann man als eine Hydrophylisierung der Cuticula auffassen: ob dies eine Anpassungserscheinung oder eher eine Folge der ontogenetischen Entwicklung darstellt, ist noch abzuklären. Neben diesen Benzochinon-Pigmenten wurden aus *Antrocharis* mehrere Pterinpigmente isoliert. Diese konnten ebenfalls in weiteren Bathyscini (*Boldoria* und *Speonomus*) sowie in Trechini (*Trechus* und *Aphaenops*) festgestellt werden. Aus dem Pigmentkomplex von *Antrocharis* haben wir die Pterine säulen- und papierchromatographisch gereinigt und isoliert. Zwei davon wurden papierchromatographisch und spektrophotometrisch als Leukopterin und Xanthopterin identifiziert.

Diese beiden Pterine stehen als Trihydroxy- bzw. Dihydroxy-Derivate des 2-Aminopteridins in einem Redoxverhältnis zueinander. Die violett fluoreszierenden Begleitpterine deuten, dass es sich vermutlich um Metaboliten der Pteroylglutaminsäure handelt. Diese, als Folsäure bekannte Substanz, bildet die prosthetische Gruppe eines Aminosäureoxydasehemmendes Fermentes und fördert dadurch den Aufbau der Nukleinsäuren und der Proteine. Wahrscheinlich bildet das Paar Leukopterin-Xanthopterin ein Redox-System, welches als Sauerstoffüberträger die gleiche Rolle übernimmt wie die Flavine in höheren Organismen.

## Literatur

Bernasconi R., 1963: Sur la présence de ptérines dans insectes cavernicoles. *Experientia*, Basel, **19**: 148.

Bernasconi R., 1963: Ueber das Vorkommen von Pterinen in Höhlenkäfern. *Actes 2ème congrès suisse spél.*, Sörenberg: 20—22.

Bernasconi R., 1964: Recherches biochimiques sur les pigments des insectes cavernicoles. 1ère communication: généralités et pigments fluorescents. — *Ann. spél.*, Moulis, **19** (3): 553—572.

Bernasconi R., 1965: Recherches biochimiques sur les pigments des insectes cavernicoles. 2ème communication: les pigments mélaniques d'*Antrocharis querilhaci*. — *Ann. spél.*, Moulis, **20** (1): 133—140.

Bernasconi R., 1965: Recherches biochimiques sur les pigments des insectes cavernicoles. 3ème communication: pigmentation mélanique et sclérisation cuticulaire d'*Antrocharis querilhaci*. Caractérisation des »mélanines jaunes et brunes«. — *Ann. spél.*, Moulis, **20** (1): 141—149.

Discussion: A. Vandel.



**О ПЕЩЕРНЫХ КУЗНЕЧИКАХ ИЗ РОДА  
*DOLICHOPODA* VOL. (ORTHOPTERA)  
НА КAVKAZE**

Г. Я. Бей-Биенко

Зоологический институт Академии наук СССР

Ленинград

Кузнечики из рода *Dolichopoda* Vol. являются характерными обитателями пещер в средиземноморских странах. Ареал рода разбит на ряд отдельных участков, охватывает Испанию, Южную Францию, Корсику, Италию, Балканский полуостров, Малую Азию и Кавказ. Среди почти 15 известных видов наибольшее число свойственно Балканскому полуострову.

Систематически род *Dolichopoda* относится к подсемейству *Rhaphidophorinae*, выделяется в самостоятельную трибу *Dolichopodini*, отдаленно родственную индо-малайской трибе *Rhaphidophorini*. В целом же все подсем. *Rhaphidophorinae* распространено по земному шару фрагментарно и имеет своих изолированных представителей также в фауне южной Африки, Австралии, южной части Южной Америки и в Северной Америке.

Все сказанное заставляет считать род *Dolichopoda* очень древним представителем фауны Средиземноморья вообще и Кавказа в частности. Несомненно этот род является на Кавказе остатком первичной тропической фауны, существующей здесь с начала третичного времени или даже с верхнего мезозоя. Благодаря своему скрытному, особенно пещерному образу жизни, эти кузнечики смогли изолироваться от непосредственного влияния внешней среды и сохранились до наших дней.

На Кавказе до сих пор был известен единственный вид — *D. euzina* Sem., но недавно наш лепидоптеролог А. К. Загуляев нашел в Ленкоранском районе Азербайджана второй вид — *D. hursana* sp. n. (см. карту на рнс. 1).

*Dolichopoda euzina* Sem.

Описан из пещер близ Сухуми (Новый Афон и Цебельда) в Абхазии (Семенов, 1901). Затем был указан из других пунктов (Бирштейн, 1950) как вдоль Черноморского побережья на северо-запад до Гагра (Уваров, 1912), Гагрского хребта (Столяров, 1960) и Сочи (Савенко, 1947), так и из горных частей восточной Грузии (Кутанси и Ткибули; Шугуров, 1907; Уваров, 1912) и Артинского округа северо-восточной Турции (Ардануч; Шелкановцев, 1914).

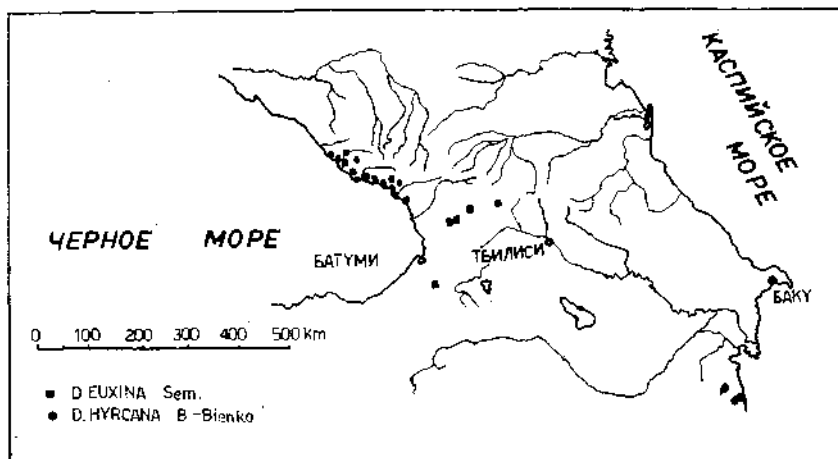


Рис. 1

Новыми местонахождениями (по коллекциям Зоологического института АН СССР, Ленинград) являются: Хоста (в 15 км на юго-восток от Сочи), 20 VI 1930, 1 ♀ и 9 larvae (3 ♂♂, 6 ♀♀) на стенах темного погреба (О. М. Мартынова); с. Квайси, Южная Осетия, 1700 м, 16 X 1956, 12 larvae (6 ♂♂, 6 ♀♀) в пещере Кударо (К. Б. Гордков).

Таким образом ареал этого вида охватывает только западное Закавказье, именно Колхиду и прилежащие горные районы — от Черноморского побережья до с. Квайси (43° 40' зап. долготы) на востоке и Артевинского округа в Турции на юге. Несомненно это древний колхидский эндемик.

Интересно нахождение этого вида на абс. высоте 1700 м у с. Квайси в Южной Осетии, а также в темном погребе в Хосте. Последнее обстоятельство говорит о возможности приспособления *D. euxina* к жизни близ человека в качестве своеобразного синантропа — обитателя погребов.

Взрослые особи известны лишь по немногим экземплярам и отличаются из разных пунктов ареала мелкими морфологическими особенностями. Значение этих отличий, до накопления большого коллекционного материала, остается неясным.

#### *Dolichopoda hyrcana* sp. n.

Юго-вост. Закавказье, Ленкорань: с. Арчеван, абс. выс. 20 м, 29—30 VI 1962, 5 ♂♂, включая тип, 2 ♀♀ (А. К. Загуляев); дорога Ленкорань—Лерик, абс. выс. 600 м, 5—6 VII 1964, 2 ♂♂, 3 ♀♀ (А. К. Загуляев); Сарак, 26 V 1964, 1 larva (А. К. Загуляев).

Близок к *D. euzina* Sem., но несколько крупнее. Тело темнобурое, ноги и низ желтовато-бурые. Вершина лба (между основаниями усиков) слабо выражена, не выделяется по окраске, в виде неясного округлого бугорка, не подразделенного или едва подразделенного на два бугорка, без вертикальной бороздки. Бершинный членик челюстных шупалец у ♂ и у ♀ немного, но ясно длиннее половины данного предвершинного членика (как 0.61:1). Все бедра с резко выделяющейся светлой коленной частью, снизу без шипиков; передние и средние бедра на вершине сверху с шипиком снаружи и изнутри, задние бедра сверху лишь с одним слабо заметным наружным вершинным шипиком; коленные лопасти средних и задних бедер с одним шипиком. Передние голени сверху снаружи и изнутри с немногими слабыми шипиками, снизу по обеим сторонам также с немногими, по более заметными шипиками, на вершине снизу с парой умеренно длинных шпор и сверху снаружи и изнутри по одному шипу. Средние голени снизу по обоим краям с немногими шипами, сверху по обеим сторонам, кроме вершинной трети, с более многочисленными шипами; вершина снизу с парой удлиненных шпор, из которых наружная чуть короче внутренней. Задние голени сверху снаружи с 17—18, изнутри с 16—20 шипами, снизу снаружи с 3—4 шипами, включая вершинный; длинная наружная вершинная шпора чуть короче внутренней. Последний тергит брюшка ♂ короткий, сзади по бокам над парапроктами слегка ребровидно выступает; анальная пластинка треугольная, почти отвесная, с треугольным вдавлением, парапрокты коротко-овальные, по середине не перетянутые. Титаллятор в виде плоской, торчащей вверх узкой пластинки, чуть суженной к вершине; сама вершина поперечно обрублена, но чуть закруглена, в очень мелких бугорках. Позади основания титаллятора располагается пара гладких блестящих треугольных пластинок, разделенных остроугольным промежутком (обычно эти пластинки скрыты под мембранозным покровом и снаружи невидимы); их острый конец направлен назад и чуть загнут книзу. Генитальная пластинка ♂ сзади с глубокой треугольной выемкой, грифельки очень маленькие, бугорковидные, плохо заметные; у ♀ генитальная пластинка поперечно-треугольная, боковые стороны сильно скошены, прямые, задний край слегка дуговидно выемчатый. Яйцеклад ♀ в 2—2.4 раза длиннее переднеспинки, в основной трети широкий, но сильно сужен к основанию срединной трети, сама срединная треть прямая, с почти параллельными краями; вершинная треть слегка загнута вверх, верхняя створка с шиповидной вершиной, нижняя створка по нижнему краю вооружена 19 зубчиками. Длина тела ♂ 13—20, ♀ 14—20; переднеспинка ♂ 3.8—4.3, ♀ 4—4.5; задние бедра ♂ 18—21, ♀ 19—21.5; яйцеклад ♀ 8—11 мм.

Сходен с *D. euzina* Sem. и несомненно очень близок к нему по основным признакам, в том числе по вооружению ног, строению

титиалатора и яйцеклада. Отличия между этими видами показаны в следующей определительной таблице:

1 (2). Вершина лба слабо выражена, в виде неясного округлого бугорка, без вертикальной бороздки. Яйцеклад ♀ более короткий, лишь в 2.2—2.4 раза длиннее переднеспинки. Тело более крупное, но с относительно более короткими задними бедрами; пропорция заднее бедро / переднеспинка как 4.5—4.9:1 . . . . . *D. hirsuta* В.-Віенко, sp. n.

2 (1). Вершина лба явственная, с резкой вертикальной бороздкой, нередко темно окрашена. Яйцеклад ♀ более длинный, в 2.4—3 раза длиннее переднеспинки. Тело более мелкое, но задние бедра относительно длиннее; пропорция заднее бедро / переднеспинка как 5.3—5.8:1 . . . *D. euzina* Sem.

*D. hirsuta*, sp. n. обнаружена А. К. Загуляевым в дуплах и на стволах различных деревьев в условиях густого и сырого широколиственного леса с характерными третичными гирканскими эндемиками — каштанолистным дубом (*Quercus castaneifolia*) и железного дерева (*Parrotia persica*). Часть особей поймана на столах и в дуплах названных и других деревьев ночью при свете фонаря, другие вечером на закате или днем; при опасности кузнечики прячутся в дупле. Особи, найденные на абс. высоте 600 м по дороге Ленкорань-Лерик, были пойманы в дупле грецкого ореха (*Juglans regia*) и отличаются несколько меньшими размерами нежели особи из Арчевани (в приведенных выше измерениях тела минимальные показатели относятся к этим особям).

Ценотическая связь с влажным лесом гирканского типа, отсутствие каких-либо родичей в местной фауне, генетическая близость к *D. euzina* и разорванность ареалов этих двух видов говорят о древнем и реликтовом происхождении данных насекомых. Несомненно в конце мезозоя — в палеогене представители тропического подсем. Rhabdiphorinae достигали на севере широт современного Кавказа и заселяли существовавшие в то время тропические и субтропические леса. Некоторые Rhabdiphorinae проникали и на Кавказский палеогеновый остров. Можно представить себе, что один из представителей рода Dolichopoda был прежде широко распространен, но с усыханием и похолоданием климата в неогене оказался дифференцированным на два вида — колхидскую *D. euzina* и гирканскую *D. hirsuta*. При этом первый из названных видов приспособился в новых условиях к жизни в пещерах и тем самым ушел от воздействия самого опасного фактора среды — зимних температур. Для второго же вида сложились более благоприятные условия, так как местная природа в Ленкоранском районе и сопредельных территориях очевидно подверглась менее сильному воздействию неблагоприятных условий среды, нежели колхидская часть. Поэтому здесь сохранились богатые влажные леса с третичными организмами, например, древнейший реликт — жуковосек *Parandra caspia* Мёл., все ближайшие родичи которого свой-



ственно палеарктической фауне (Семенов-Тянь-Шанский, 1936; Крыжановский и Тер-Минасян, 1958); *D. hirsana* сохранила здесь свое древнее качество — связь с густыми влажными лесами, где живет в дуплах деревьев.

Нет сомнения, что *D. hirsana* в последующем будет найдена и в иранской части Гирканской зоогеографической провинции (Семенов-Тянь-Шанский, 1936), т.е. вдоль южного берега Каспийского моря.

Тип и паратипы этого нового вида хранятся в коллекциях Зоологического института Академии наук СССР в Ленинграде.

#### Литература

Бирштейн Я. А. 1950: Пещерная фауна западного Закавказья. Зоол. журн., 29.

Крыжановский О. А. и М. Е. Тер-Минасян. 1958: Жесткокрылые — Coleoptera Кавказа. Животн. мир СССР, V: 384—431.

Савенко Р. Ф. 1947: Материалы к фауне кузнечиковых (Tettigoniodea) Грузии. Труды Зоол. инст. АН Груз. ССР, VII: 43—58.

Семенов А. П. 1901: Кавказский пещерный представитель рода *Dolichopoda* Vol. Русск., энтом., обзор., I: 5—9.

Семенов Тянь-Шанский А. П. 1936: Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. Изд. АН СССР, Москва-Ленинград: 1—16, карта.

Столяров М. В. 1960: Особенности географического распространения, экологии и биологии кузнечиков Абхазии. Энт. обзор., 39: 761—774.

Уваров Б. П. 1912: Заметки по фауне прямокрылых Кавказа. Русск. энтом. обзор., 12: 60—64.

Шугуров А. М. 1907: К фауне Orthoptera Имеретии. Извест. Кавказ. отдела. Русск. географ. общества, 19, № 4: 270—272.

Щелкановцев Я. П. 1914: Заметки о некоторых Locustodea в коллекциях Кавказского музея. Извест. Кавк. музея, 8: 95—126.

Дискуссия: Я. А. Бирштейн, Б. Конде, А. Вандел.

## Summary

ON THE CAVERNICOLOUS GRASSHOPPERS OF THE GENUS  
*DOLICHOPODA* BOL. (ORTHOPTERA) FROM THE CAUCASUS

Grigorij Ja. Bey-Bienko

Zoological Institute

Leningrad

Grasshoppers of the genus *Dolichopoda* Bol. known as very peculiar and endemic cave insects in the Mediterranean countries from Spain to the Caucasus. Only one species, *D. euzina* Sem., was previously known from the Caucasus, distributed only in the western, or Pontian, part of the country, i. e. in the so called Colchis, where it lives not only in caves, but in dark cellars too.

The second representative of the genus, *D. hyrcana* sp. n., was recently discovered by A. K. Zugulajev in the Lenkoran (Talysh) district, Eastern Transcaucasia. The new species is closely allied to *D. euzina*, but is not a cave insect, as it lives on trunks and in hollows of trees in the humid woods.

Both these species are relics of the very ancient, primary tropical fauna of the Caucasus, of Tertiary or even Upper Mesozoic origin.

It is very possible that *Dolichopoda* is primarily associated with humid woods and lives in hollows of trees and similar habitats; thus, the cavernicolous habits are of secondary origin and the caves represent the most favourable refuge for these relic insects (Fig. 1).

*Dolichopoda hyrcana* sp. n.

SE. Transcaucasia, Lenkoran distr.: Artchevan, elev. 20 m, 29—30 VI 1962, holotypus ♂ and 4 ♂♂ and 2 ♀♀ paratypes (A. K. Zagulajev); between Lenkoran and Lerik, elev. 600 m, 5—6 VII 1964, 2 ♂♂ and 3 ♀♀ paratyp (A. K. Zagulajev); Sarak, 26 V 1964, 1 larva paratypus (A. K. Zagulajev). — Holotypus and paratyp are in the Zoological Institute, Leningrad.

Related to *D. euzina* Sem., but somewhat larger. Body dark-brown, legs and lower surface of body yellowish-brown. Fastigium of front feeble, without vertical sulcus. All femora unarmed below, with knee part light; anterior and median femora with apical upper spinule on both sides. Hind femora relatively short with a single feeble external upper spinule on the apex; knee lobes of the median and hind femora with a single spinule. Hind tibiae above with 17—18 external and 16—20 internal spines; the longest external apical spur a little shorter than internal spur. Last abdominal tergite on ♂ short, supra-anal plate triangular, practically vertical with triangular impression; paraproctes short, oval, not constricted at the middle. Titillator in a form of flat, narrow upright plate, slightly narrowed apically; the immediate apex transversely truncate, scarcely rounded, very finely tuberculate. There are two smooth shining triangular plates placed behind the base of titillator and separated by acute angular excision; the sharp apex of these plates produced backwards and scarcely decurved. Subgenital plate of ♂ with a profound triangular excision, styles very small, tuberculiform; subgenital plate of ♀ transversely triangular, hind margin slightly bow-shaped excised. Ovipositor of ♀ relatively short, 2—2.4 times as long as the pronotum, broad at the basal third, but strongly narrowed to the base of the median third, median third straight, practically parallel-sided; apical part of the lower valvula armed with 19 spinulae. Length of body ♂ 13—20, ♀ 14—20; pronotum ♂ 3.8—4.3, ♀ 4—4.5; hind femora ♂ 18—21, ♀ 19—21.5; ovipositor ♀ 8—11 mm.

The main differences of the new species from the related *D. euzina* Sem. are indicated in the following key:

- 1 (2). Fastigium of front feebly indicated, in a shape of indistinct rounded tubercle, without vertical sulcation. Ovipositor shorter, only 2—2.4 times as long as pronotum. Body larger, but hind femora shorter: ratio hind femur/pronotum as 4.5—4.9:1 . . . . . *D. hyrcana* sp. n.
- 2 (1). Fastigium of front distinct, often dark with a hard vertical sulcus. Ovipositor longer, 2.4—3 times as long as pronotum. Body smaller, but hind femora proportionally longer: ratio hind femur/pronotum as 5.3—5.8:1 . . . . . *D. euxina* Sem.

Discussion: J. A. Birstein, B. Condé, A. Vandel.



## MALACOSTRACA ПОДЗЕМНЫХ ВОД СССР

Я. А. Бирштейн

Московский Университет

Москва

Фауна подземных вод СССР изучена ещё недостаточно и неравномерно. Тем не менее, в настоящее время подземные *Malacostraca* известны из различных районов нашей огромной страны. Они представлены 4 отрядами.

Отряд *Bathynellacea*. Из рода *Parabathynella* описано 2 вида — *P. mesasiatica* Birst et Ljov. из пещеры Хайдаркан в Киргизии и *P. tjanschanica* Jank. из колодца на берегу озера Иссык-куль. Оба вида близки между собой. Мы выделили их, вместе с рядом японских видов и *P. malaya* G. O. Sars с Малайского полуострова в подрод *Eobathynella*, хорошо отличающийся от подрода *Parabathynella s. str.*, населяющего Европу, Африку и Мадагаскар. Род *Bathynella* имеет в СССР разбросанное распространение. Типичная *B. natans natans* найдена в Ущельной пещере близ г. Хоста (Западное Закавказье), подвид *B. natans ciscaucasica* Birst. et Ljov. в Фанагорийской пещере близ Краснодара (Предкавказье). Кроме того, *B. natans* (без подвидового определения) указана для колодца близ г. Калач (на Дону) и подвид *B. natans issykkulensis* Jank. описан из колодца на северном берегу из Иссык-куль, т. е. далеко на восток от всего ареала *B. natans*. Самостоятельные виды *Bathynella* открыты в озере Байкал (*B. baicalensis* Bazikalova), в Макрушинской пещере на Дальнем Востоке (*B. gregaria* Birst. et Ljov. sp. n.) и в Ледяной пещере в Хабаровском крае (*B. glacialis* Birst. et Ljov. sp. n.). Описанную из Байкала *B. magna* Baz. мы предлагаем выделить в новый род *Baicalobathynella*, характеризующийся рядом примитивных признаков (2 пары плеоподов, отчлененный дистальный эндит II максилы).

Отряд *Isopoda*. Сем. *Asellidae* представлено родами *Stenasellus* и *Asellus*. *Stenasellus asiaticus* Birst. et Star. обитает только в термальном карстовом источнике Ходжа-Кайнар в восточной Туркмении. Род *Asellus* в Закавказье населяет грунтовые воды близ г. Сухуми (*A. infirmus* Birst.), а также пещеры окрестности г. Хосты и источник в окрестностях г. Гелеиджика, где недавно были найдены 3 новых вида группы *A. anophthalmus*. Из ключей бассейна Уссури описан *A. dentifer* Birst. et Lev., близкий к японским подземным видам, выделяемым Matsuoto (1962) в род *Nipponasellus*. В последнее время удалось обнаружить в СССР и сем. *Microparasellidae*, а именно род *Microcharon*. Один из видов этого рода (*M. tantalus* Birst. et Ljov. sp. n.) обитает в интерстициальных водах близ г. Сочи, другой (*M. kirghisicus*

Jank.) — в интерстициальных водах северного берега озера Иссык-Куль и третий (*M. halophilus* Birst. et Ljov. sp. n.) в пещере Каптархана в восточной Туркмении. Наконец, в зоогеографическом отношении интересно нахождение нового вида рода *Mackinia* (сем. *Janiridae*) в пещере на берегу реки Сучан (Приморский край). Единственный ранее известный вид этого рода (*M. japonica* Matsumoto) указан для подземных вод Японии.

Отряд *Amphipoda*. Сем. *Gammaridae* широко распространено в подземных водах СССР. Род *Synurella* известен из ключей центральной России (*S. meschtscherica* Borutzky), колодцев г. Саратова (*S. derzhavini* Behning), ключей низовьев Дона (*S. donensis* Martynov), ключей и пещер Кавказа (*S. apscheronica* Derzh., *S. wachushtii* Behning, *S. behningi* Birst.), озёр низовьев р. Лены (*S. jakutana* Mart.), ключей северного побережья Охотского моря (*S. stadukhini* Derzh.), Крыма и Украины (*S. ambulans* Müll.). Род *Crangonyx* представлен *Cr. chlebnikovi* Bor. в пещерах Урала, *Cr. schizurus* Birst. в ключе Гиссарского хребта (Таджикистан), *Cr. arsenjevi* (Derzh.) в бассейне р. Уссури и ещё неописанным видом из Тянь-шаня. К роду *Stygobromus*, широко распространённому в подземных водах Америки, надо отнести *S. pusillus* (Mart.) с больших глубин Телецкого озера (Алтай). Из ключей бассейна Уссури, Камчатки и других подземных вод Дальнего Востока известно 5 видов рода *Pseudocrangonyx*, найденного также в подземных водах Японии и северного Китая. Наиболее богат видами, хотя и ограничен в своём распространении род *Niphargus*. Самое восточное его нахождение — залив Кендерли (Средний Каспий) (*N. caspius* Derzh.), куда бокоплав проникает, вероятно, из подземных пресных вод. Около 20 видов и подвидов, систематическое положение которых частично ещё недостаточно точно установлено, описано из различных частей Кавказа. Многие из этих форм относятся к группам *stygius*, *puteanus* и *kochianus*, и близки к европейским. Фауна *Niphargus* Черноморского побережья Кавказа неоднородна. По видимому составу различаются северо-западный и юго-восточный участки, с границей, проходящей в районе г. Гудауты. Вдоль почти всего побережья живёт *N. abchasicus* Mart., принадлежащий к подроду *Phaenogammarus* и отличающийся от остальных видов приуроченностью к водоёмам со сравнительно высокой температурой. Кроме того, 3 вида *Niphargus* (*N. vadimi* Birst., *N. dimorphus* Birst. и *N. tatrensis tauricus* Birst.) описаны из Крыма. Они ближе родственны балканским, чем кавказским формам. Несколько подвидов *N. stygius* и *N. puteanus* найдены в ключах верховьев Днестра и Закарпатья и два вида подрода *Phaenogammarus* в подземных водоёмах и прудах бассейнов Дона и Кубани. Наиболее своеобразными бокоплавами подземных вод СССР следует считать эндемичные кавказские монотипические роды *Lyurella* Derzh., *Anopogammarus* Derzh. и *Zenkevitchia* Birst. Первый близок к *Synurella*, второй найден только в карстовом Голубом озере близ озера

Лица, третий, широко распространённый в пещерах юго-восточного Закавказья, по строению ротовых придатков напоминает *Niphargus*, но по остальным признакам принадлежит к родам группы *Gammarus*, также как и *Anopogammarus*. Бокоплавы поверхностных вод, в частности *Gammarus balcanicus*, в некоторых карстовых районах, в особенности в Крыму, глубоко проникают в подземные воды, причём, как правило, вытесняют из них виды рода *Niphargus*. Между *Gammarus* и *Niphargus* существуют антагонистические взаимоотношения.

Представитель второго семейства *Amphipoda* — *Bogidiellidae* — открыт недавно в термальном источнике Ходжа-Кайнар. Этот ещё не описанный новый вид рода *Bogidiella* близок к *B. lindbergi* Ruffo из соседнего Афганистана.

Отряд *Decapoda*, в отличие от рассмотренных, имеет в подземных водах СССР очень узкое распространение. В пещерах и грунтовых водах черноморского побережья Кавказа, а также в районе г. Кутанси, обитают подвиды *Troglocaris anophthalmus* Koll. С. М. Юзбашьян и L. Holthuis считают возможным выделять их в кавказский вид *Tr. kutaissiana* (Sad.) на мой взгляд их можно отнести в качестве подвидов к европейскому виду *Tr. anophthalmus*.

Изложенные данные указывают на неоднородность фауны *Malacostraca* подземных вод СССР. Присутствие *Troglocaris*, *Niphargus* и *Asellus* группы *A. anophthalmus* позволяет сблизить Кавказ с Средиземноморскими странами, в первую очередь с Балканским полуостровом, тем более, что многие кавказские бокоплавы и все креветки должны рассматриваться лишь как подвиды южно-европейских видов. Однако к южно-европейским элементам кавказской подземной фауны добавляются эндемики — *Zenkevitchia*, *Anopogammarus*, *Lyurella*. Крым характеризуется обеднённой средиземноморского происхождения, причём обитающие там формы *Niphargus* теснее связаны с балканскими, чем с кавказскими. Как Крым, так и Кавказ можно рассматривать в качестве восточных форпостов единой средиземноморской подземной фауны с центром видовой разнообразия на Балканском полуострове.

Сходные западные связи свойственны фауне подземных *Malacostraca* советской Средней Азии. Об этом свидетельствует присутствие двух видов *Microcharon* и одного вида *Stenasellus*, т. е. родов, имеющих преимущественно средиземноморское происхождение. Обращает на себя внимание высокий процент родов морского происхождения в фауне *Malacostraca* Средней Азии (*Bogidiella*, *Microcharon*, возможно, *Bathynella* и *Parabathynella*) и отсутствие эндемичных родов.

Иной характер имеет фауна подземных *Malacostraca* советского Дальнего Востока. Она тесно связана с японской, что следует из находки родов *Pseudoscamponyx*, *Mackinia* и *Asellus dentifer*, близкого к японским видам.

На остальной огромной территории СССР разбросаны отдельные местонахождения единичных видов широко распространённых родов *Synurella*, *Crangonux*, *Bathynella*. Даже в таких обширных карстовых районах, как Урал, отсутствует самобытная подземная фауна. Дальнейшее накопление материалов и анализ палеогеографических и экологических данных позволяет продолжить выяснение своеобразных особенностей характера и формирования фауны подземных *Malacostraca* СССР.

Дискуссия: Р. Хиссон, С. Матвейев, А. Скалки.



## Résumé

## MALACOSTRACA DER UNTERIRDISCHEN GEWÄSSER IN USSR

J. A. Birstein

Moskauer Universität

Moskau

Die Fauna der unterirdischen Gewässer in USSR ist mangelhaft und ungleichmässig erforscht. Doch sind Malacostraca aus verschiedenen Gegenden unseres grossen Landes bekannt. Vertreten sind vier Ordnungen dieser Krebse.

Ordnung *Bathynellacea*. *Parabathynella mesasiatica* Birst. et Ljov. ist aus der Höhle Peštera Hajdarkan und *P. tjanschanica* Jank. aus einem Brunnen am Ufer des Sees Issyk-kul in Kirgisien beschreiben. Beide Arten stehen einander nahe. Wir haben sie zusammen mit einer Reihe japanischer Arten und mit *Parabathynella malaya* G. O. Sars von der Halbinsel Malacca aus der Untergattung *Parabathynella* s. str., die Europa, Afrika und Madagaskar besiedelt, ausgeschieden und in der Untergattung *Eobathynella* vereinigt. Die Gattung *Bathynella* hat in USSR eine zerstreute Verbreitung. Die typische *B. natans* ist in der Höhle Uščeljna peštera in der Nähe der Stadt Hosta am Kaukasus-Ufer des Schwarzen Meeres, die Unterart *B. natans ciscaucasica* Birst. et Ljov. in der Höhle Fanagorijska peštera bei Krasnodar (Predkavkaze — Vorkaukasus) gefunden worden. Ferner wird *B. natans* (ohne Angabe der Unterart) aus einem Brunnen in der Nähe der Stadt Kalač (am Don) angeführt und die Unterart *B. natans issykkulensis* Jank. ist aus einem Brunnen am Nordufer des Sees Issyk-kul in Kirgisien, d. i. weit im Osten vom Gesamtareal der *B. natans*, beschrieben. Besondere *Bathynella*-Arten sind im Baikal-See (*B. baicalensis* Bazikalova), in der Höhle Makrušinska peštera im Fernen Osten (*B. gregaria* Birst. et Ljov.) und in der Eishöhle Ledjana peštera in der Gegend von Habarovsk (*B. glacialis* Birst. et Ljov.) entdeckt worden. Für *B. magna* Baz. schlagen wir die neue Gattung *Baicalobathynella* vor, die durch ein Reihe primitiver Merkmale charakterisiert ist (2 Paare Pleopoden, abgeteilter distalter Endit der II. Maxille).

Ordnung *Isopoda*. Die Familie *Asellidae* ist durch die Gattungen *Stenasellus* und *Asellus* vertreten. *Stenasellus asiaticus* Birst. et Star. bewohnt nur die Thermalkarstquelle Hodža-Kajnar im östlichen Turkmenien. Die Gattung *Asellus* besiedelt im Transkaukasus (Zakavkaze) das Grundwasser der Stadt Suhumi (*A. infirmus* Birst.), Höhlen in der Umgebung der Stadt Hosta und eine Quelle in der Umgebung der Stadt Gelendžik, wo vor kurzem drei neue Arten aus der Gruppe des *A. anophthalmus* entdeckt worden sind. Aus Quellen des Bassins Ussuri ist *A. dentifer* Birst. et Ljov. beschrieben, welcher den japanischen Arten nahe steht, die Matsumoto (1962) in der Gattung *Nipponasellus* vereinigt hat. In letzter Zeit ist auch die Gattung *Microcharon* aus der Familie *Microparasellidae* entdeckt worden. Eine Art dieser Gattung (*M. tantalus* Birst. et Ljov. sp. n.) lebt in den interstitialen Gewässern in der Nähe der Stadt Soči, die zweite (*M. kirghisicus* Jank.) in den Interstitialgewässern am Nordufer des Sees Issyk-kul und die dritte (*M. halophilus* Birst. et Ljov. sp. n.) in der Höhle Peštera Kaptar-han im östlichen Turkmenien. Zoogeographisch interessant ist der Fund einer neuen Art der Gattung *Mackinia* (Familie *Janiridae*) in einer Höhle am Ufer des Flusses Sučan (Primorskij kraj — Küstenland) im Fernen Osten. Bisher war nur eine Art dieser Gattung (*M. japonica* Matsumoto) aus den unterirdischen Gewässern Japans bekannt.

Ordnung *Amphipoda*. Die Familie *Gammaridae* ist in den unterirdischen Gewässern USSR weit verbreitet. Die Gattung *Synurella* kennen wir aus Quellen Zentral-Russlands (*S. meschtscherica* Borutzky), aus Brunnen der Stadt Saratov (*S. derzhavini* Behning), aus Quellen des unteren Don (*S. donensis* Martynov), aus Quellen und Höhlen des Kaukasus (*S. apsche-*

*ronica* Derzh., *S. wachushtii* Behning, *S. behningi* Birst.), aus den Seen der unteren Lena (*S. jakutana* Mart.), aus Quellen des nördlichen Ufers des Ochotskischen Meeres (*S. stadukhini* Derzh.), des Krim und der Ukraine (*S. ambulans* Müll.). Die Gattung *Crangonyx* ist mit *Cr. chlebnikovi* Bor. in Höhlen des Urals, *Cr. schizurus* Birst. in einer Quelle des Bergrückens Gissar (Gissarskij hrebét) in Tazikistan, *Cr. arsenjevi* (Derzh.) im Bassin des Flusses Ussuri und mit noch einer neuen Art aus Tjan-šan vertreten. Der Gattung *Stygobromus*, die in den unterirdischen Gewässern Amerikas weit verbreitet ist, gehört *St. pusillus* (Mart.) aus grossen Tiefen des Sees Teleckoe ozero (Altai) an. Aus Quellen des Bassins Ussuri, der Halbinsel Kamtschatka und aus anderen unterirdischen Gewässern des Fernen Ostens sind 5 Arten der Gattung *Pseudocrangonyx*, welche auch in den unterirdischen Gewässern Japans und Nordkinas vorkommt, bekannt. Am artenreichsten, obwohl in seiner Verbreitung begrenzt, ist die Gattung *Niphargus*. Dessen östlichster Fundort ist die Kenderli Bucht am Ostufer des Kaspischen Meeres (*N. caspius* Derzh.), wohin sich dieser Flohkrebs wahrscheinlich aus unterirdischen Süssgewässern verirrt. Bei 20 Arten und Unterarten, deren systematische Stellung teilweise nicht genügend bestimmt ist, sind aus verschiedenen Gegenden des Kaukasus beschrieben worden. Viele von diesen Formen gehören der Gruppe *stygius*, *puteanus* und *kochianus* an und stehen den europäischen nahe. Die *Niphargus*-Fauna des Kaukasus-Ufers am Schwarzen Meer ist nicht einheitlich. Der nordwestliche Teil dieses Ufers unterscheidet sich nach der Zusammensetzung der Arten vom südöstlichen Teil, die Grenze derselben befindet sich im Gebiet der Stadt Gudauta. Fast längs des ganzen Ufers lebt *N. abchasicus* Mart., welcher der Untergattung *Phaenogammarus* angehört und sich von den anderen Arten durch seine Anpassung an Wasser mit relativ hoher Temperatur unterscheidet. Ausserdem sind 3 Arten (*N. vadimi* Birst., *N. dimorphus* Birst. und *N. tauricus* Birst.) von Halbinsel Krim beschrieben. Sie sind den Balkanformen näher verwandt als denen vom Kaukasus. Einige Unterarten des *N. stygius* und *N. puteanus* sind in Quellen des oberen Dnjester und in Transkarpatien (Zakarpatskaja Ukraina) und zwei Arten der Untergattung *Phaenogammarus* in unterirdischen Wasseransammlungen und Fischteichen des Don- und Kuban-Bassins gefunden worden. Die eigenartigsten Flohkrebse der unterirdischen Gewässer USSR sind die endemischen monotypischen Gattungen *Lyurella* Derzh., *Anopogammarus* Derzh. und *Zenkevitchia* Birst. aus dem Kaukasus. Die erste Gattung steht der Gattung *Synurella* nahe, die zweite ist nur im Karstsee Golubovo ozero in der Nähe des Sees Rica gefunden worden, die dritte ist in den Höhlen des südöstlichen Transkaukasus (Zakavkaze) weit verbreitet und erinnert infolge des Baues der Mundteile an *Niphargus*, doch infolge anderer Merkmale nähert sie sich den Gattungen der Gruppe *Gammarus* als auch *Anopogammarus*. Die Flohkrebse der oberirdischen Gewässer, besonders *Gammarus balcanicus*, dringen in Kartsgegenden, besonders auf dem Krim, weit in die unterirdischen Gewässer, in welchen sie in der Regel die *Niphargus*-Arten verdrängen. Zwischen *Gammarus* und *Niphargus* besteht ein gegenseitiger Antagonismus.

Ein Vertreter der zweiten *Amphipoda*-Familie, *Bogidiellidae* ist unlängst im Thermalursprung Hodža-Kajnar entdeckt worden. Diese noch unbeschriebene Art der Gattung *Bogidiella* steht der *B. lindbergi* Rouffo aus dem benachbarten Afganistan nahe.

Ordnung *Decapoda*. Diese besitzt zum Unterschied zu den früher behandelten Ordnungen in den unterirdischen Gewässern USSR ein sehr enges Verbreitungsgebiet. In Höhlen und im Grundwasser des Kaukasus-Ufers am Schwarzen Meer als auch im Gebiet der Stadt Kutaisi leben Unterarten des *Troglocaris anophthalmus* Koll. S. M. Juzbašjan und L. Holthuis sind der Meinung, dass dies eine selbständige Art, *Tr. kutaisiana* (Sad.) ist, doch ich betrachte sie nur als Unterart des *Tr. anophthalmus*.

Aus dem über die vorigen Ordnungen Erwähnten ist ersichtlich, dass die Fauna der *Malacostraca* der unterirdischen Gewässer USSR ganz und gar

nicht homogen ist. *Troglocaris*, *Niphargus* und *Asellus* der Gruppe *A. anophthalmus* nähern den Kaukasus dem Mediterran, vor allem der Balkan-Halbinsel, umso mehr, da wir viele Flohkrebse aus dem Kaukasus und alle *Troglocaris* nur als Unterarten der südeuropäischen Arten betrachten müssen. Doch gesellen sich den südeuropäischen Elementen der unterirdischen Fauna des Kaukasus noch die Endemiten *Zenkevitchia*, *Anopogammarus* und *Lyurella* zu. Charakteristisch für den Krim ist die eher arme Fauna zirkummediterranean Ursprungs, wobei jedoch die dort lebenden *Niphargus*-Formen mit den Balkanformen viel enger verbunden sind als mit denen des Kaukasus. Die Halbinsel Krim und den Kaukasus können wir als Exposituren einer einheitlichen zirkummediterranean unterirdischen Fauna betrachten, deren Mittelpunkt die Balkan-Halbinsel mit ihrem Artenreichtum ist.

Ähnliche westliche Beziehungen sind den *Malacostraca* der unterirdischen Fauna Mittelasiens der Sowjetunion eigen. Dies bezeugt die Anwesenheit zweier *Microcharon*-Arten und einer *Stenasellus*-Art, Gattungen zirkummediterranean Ursprungs. Auffallend ist der hohe Prozentsatz der Gattungen marinen Ursprungs in der *Malacostraca*-Fauna Mittelasiens (*Bogidiella*, *Microcharon*, wahrscheinlich auch *Bathynella* und *Parabathynella*) und auch der vollkommene Mangel endemischer Gattungen.

Einen anderen Charakter hat die unterirdische *Malacostraca*-Fauna des sowjetischen Fernen Ostens. Sie ist mit der japanischen eng verbunden, stehen doch die daselbst gefundenen Gattungen *Pseudocrangonyx*, *Machinia* und *Asellus dentifera* den japanischen Arten nahe.

Über das restliche Riesenterritorium USSR sind die Fundorte einzelner Arten der weit verbreiteten Gattungen *Synurella*, *Crangonyx* und *Bathynella* zerstreut. Selbst in so umfangreichen Karstgebieten wie im Ural fehlt eine eigenartige unterirdische Fauna. Weitere Aufsammlungen biologischen Materials und Analysen paleographischer und ökologischer Daten werden ermöglichen, die Erklärungen der Eigenheiten und des Ursprungs der unterirdischen *Malacostraca*-Fauna USSR fortzusetzen.

Diskussion: R. Husson, S. Matvejev und A. Skalski.



**SULLA PRESENZA DEL *PROTEUS ANGUINUS* LAURENTI NELLE  
ACQUE DELLA PROVINCIA DI GORIZIA (ITALIA) E SULLA SUA  
PRESUMIBILE PRESENZA IN QUELLE DEL BACINO DEL FIUME  
TIMAVO INFERIORE (CARSO DI TRIESTE)**

Edi Canu

Società Speleologica Italiana. — Circolo Naturalisti Triestini

Trieste

**Sommaire**

L'Auteur, en réfèrent sur le retrouvement du *Proteus anguinus* Laur. dans le district de Sagrado d'Isonzo (Gorizia — Italia), en considération de la particulière distribution géographique du *Proteus* formule la hypothèse que l'animal en question soit présent aussi dans les eaux du »Carso triestino«, en dérivent une continuité hydrique parmi le »Carso di Trieste« et ce de »Gorizia«.

**Premessa**

Il presente lavoro si riferisce ad una serie di ricerche bio-speleologiche iniziate dallo scrivente fin dall'anno 1959, nel Carso di Gorizia durante le quali con la scoperta di varie cavità nuove, si sono trovate pure nuove stazioni di dimora del noto anfibio troglobio *Proteus anguinus* Laurenti, il quale conta una ristrettissima area geografica di distribuzione limitata ai Balcani ed alla parte estrema orientale della Venezia Giulia, in Italia.

Purtroppo, per esigenze di spazio, ho dovuto modificare alquanto la nota presente, lasciando solo la parte più importante e riservandomi di pubblicare in seguito l'originale.

La presenza del Proteo nei territori carsici del Goriziano non è assolutamente un fatto nuovo, anzi si conosce ivi questo anfibio fin dal 1700, ma quello che risulta strano è il lungo silenzio che questa presenza ha sopportato fino ai giorni nostri, nonostante che insigni Autori abbiano dedicato qualche tempo a questo argomento; certamente nessuno ha mai svolto indagini concrete sul Proteo monfalconese, per il fatto che nel passato tutte le attenzioni erano rivolte a quello di Postojna, più facilmente reperibile. D'altra parte troviamo la mancanza di notizie precise quali esatte posizioni topografiche, dei siti monfalconesi, dei quali per tutta la seconda metà dello secolo scorso ne parlarono in ordine di tempo Berini 1826, Tommasini 1874, Marchesetti 1875, Schiavuzzi 1885, Ninni 1887 e Pocar 1892.

Questi Autori stabiliscono la presenza dell'anfibio nei pozzi e cisterne di quasi tutti i centri abitati che partendo da Gradisca, vanno lungo il margine meridionale dell'altopiano calcareo con piana alluvionale, fino a Monfalcone.

A questi viene così ad aggiungersi la zona di Sagrado dove lo scrivente ha constatato esservi presente l'animale, piuttosto copioso ed in varie cavità. Queste sono il »Pozzo del Castelvecchio«, la »Grotta del Proteo« ed un altro pozzo di origine semiartificiale nei pressi delle altre due grotte.

Il »Pozzo di Castelvecchio« è una cavità verticale profonda m. 25, dei quali 18 occupati dall'acqua, che si apre nella cantina del Castelvecchio stesso e risulta sfruttato da tempo memorabile. Dati catastali:

Nome: »Pozzo del Castelvecchio« — U. T. M. 8270—8118 — Quota d'ing. + 29 s. l. m. Prof. m, 25 — Carta IGM 1 : 25 000 F. 40 a IV SO — Gradisca D'Isonzo.

A pochi metri da questa cavità fra i ruderi di un caseggiato si apre inizialmente artificiale la »Grotta del Proteo« che è una galleria lunga una trentina di m. con al fondo un laghetto sifonante.

Dati Catastali: Nome: »Grotta del Proteo« o »Grotta presso il Castelvecchio di Sagrado« U. T. M. 8271—8126, quota: m. + 26 Svil. m. 66. Prof. m. 8 — Carta IGM 1 : 25 000 F. 40 a IV SO Gradisca D'Isonzo; Rilevatore: CANU Edi — 1960.

La terza cavità che a mio giudizio è la più interessante è un pozzo nella tenuta dei Tarabocchia, al quale ho dedicato diverso tempo. In questo assieme ai Protei che vi erano nelle prime visite alquanto numerosi, ho notato alcuni altri anfibi (*Triturus cristatus* e *Rana dalmatina*) oltre al crostaceo troglobio *Troglocaris schmidti*, gentilmente determinato dal prof. B. SKET di Lubiana che qui ringrazio.

Con questo ulteriore importante rinvenimento resta così confermata la presenza del Proteo nei territori della provincia di Gorizia, dove il noto anfibio ha potuto trovare un ambiente biologico connaturale al suo sviluppo, differenziandosi peralcuni caratteri dal Proteo tipico della regione di Postojna.

Ciò considerato mi rivolgo ora a tutte le sagge persone di studio affinché si procuri di conservare alla fauna italiana ipogea un così speciale rappresentante, impedendo che i soliti vandali operino ai danni di questo animale, con fini tutt'altro che naturalistici.

#### Sulla presumibile presenza del proteo nel bacino Idrico del Timavo inferiore

Osservando attentamente la distribuzione del Proteo nelle acque ipogee e dando uno sguardo alla geografia generale della Carsia Giulia, sorgono evidenti due interrogativi: da dove proviene il Proteo del Goriziano? Perché non esiste nel bacino idrico del Timavo, mentre è presente in tutti gli altri bacini limitrofi e tributari? Soddisfare alla prima domanda significa stabilire un nesso idrologico partendo da una base biologica, in forza dell'importanza che certe specie animali hanno nello studio delle comunicazioni idriche sotterranee. Considerando gli studi idrici fatti nel Carso di Gorizia dal Timeus e dal Boegan, constatiamo che le

acque ipogee di questa zona vengono alimentate in gran parte dalle perdite del Vipacco, le quali si accentuano nella zona tri Bilje a Renče, dove il fiume suddetto scorre sui calcari. Queste acque alimentano il sistema Doberdò—Pietrarossa—Lisert e se escludiamo come molti autori la provenienza dal bacino del Timavo, dovremo per forza ammettere la derivazione dal Vipacco se non vorremo sostenere argomenti difficili quali l'isolamento del Proteo goriziano in quel territorio per motivi oscuri che avrebbero impedito il suo estendersi al bacino del Timavo. Ma il Proteo goriziano non rappresenta una specie a sè e appare logica la sua appartenenza al ceppo comune.

Resta l'ipotesi della provenienza dal bacino del Vipacco, dove questo anfibio è presente in alcune grotte. Ma dopo un attento esame geologico della zona bisognerà escludere anche questa possibilità, perchè il Vipacco è un fiume del tutto superficiale, che scorre in un alveo impermeabile, in sinclinale di terreni marno-arenacei, che cessano soltanto verso Renče dove i calcari vengono messi allo scoperto, provocando le note perdite. Da escludere che questi animali dunque seguano questa via per giungere nel Carso di Gorizia. Pertanto è più logico cercare la provenienza di questi animali dal limitrofo bacino del Timavo che allo scrivente è sembrata la vera ed unica soluzione del problema. E discutiamo sul secondo interrogativo che ci si era posto in precedenza. Tutti gli autori hanno finora escluso la presenza del Proteo da questo bacino ed il Marchesetti stesso, che si occupato più volte del Proteo, pensava a queste acque, ma il suo augurio fatto un'ottantina di anni fa è rimasto infruttuoso, perchè nessuno ha finora pescato un solo esemplare in acque che fossero di certo del Timavo! Esistono peraltro dei ritrovamenti che a prima vista sembrano validi ma che lo scriventi si permette di discutere e contestare. Mi riferisco al primo: quello fatto nel 1908 dal signor De Verna della Soc. Alpina delle Giulie, nella risorgiva di Randaccio (Sardoč) di un esemplare. Di questo ne parla anche il Boegan nel »Timavo« (op. cit.) Altro rinvenimento quello di cui ne parla recentemente D'Ambrosi (1962) nel suo lavoro idrologico sul »Pozzo di Polazzo« (v; b). Codesto Autore indica nella I risorgiva del Timavo a San Giovanni di Duino un sito dove sarebbero stati pescati alcuni Protei.

Analizzando il primo dei ritrovamenti, ossia quello relativo alla sorgente Randaccio, vediamo che esso non può essere impugnato, che per un 50 % di probabilità, per affermare la presenza del Proteo in questo bacino e ciò per il fatto che sebbene questa sorgente appartenga (Boegan e Timeus) al sistema idrico del Timavo, essa è pure alimentata dalle acque del Vipacco; questo stando a varie esperienze e studi fatti dai succiati autori ed inoltre per il fatto che trovandosi in terreni calcarei frantumati, a quota bassissima s. l. m., è ovvio che non esista una vera e propria separazione tra le acque del settore Lisert, (Vipacco) con quelle delle risorgive del Timavo. Se ne deduce che il Proteo del Randaccio può essere giunto in questa sorgente sia dal Vipacco, sia dal Timavo, restando così il fatto improbatario.

Per il rinvenimento di Proteo invece, nel ramo I del Timavo, citato dal D'Ambrosi, è stata raccolta la voce di taluni che per giustificare il possesso di esemplari provenienti dalla regione di Postojna (proibito secondo una legge jugoslava del 1949, che vieta la cattura e distruzione di questo anfibio), non hanno saputo fare di meglio che dire di averli trovati in quel sito, dove invece il Proteo non è mai stato trovato e segnalato. D'altra parte ho i miei dubbi sul fatto che un simile delicato animale, riesca a sopravvivere nelle acque di questo fiume, che trasporta molte sostanze torbide e non ha le prete caratteristiche delle acque carsiche ipogee.

Ma nonostante questi due fatti negativi, la convinzione dello scrivente è quella che il Proteo debba trovarsi egualmente anche nel bacino del Timavo e questa idea esposi già nel 1963, in un articolo sul quotidiano «Messaggero Veneto» di Trieste.

Per giungere a questa conclusione, è necessario dare uno sguardo alla geologia della regione, con particolare riguardo agli studi sul fenomeno carsico, i quali ci permettono d'individuare un sistema principale di lito-clasizzazione in direzione del Friuli, cioè verso Nord-Ovest ed'è in questo senso che avviene il drenaggio delle acque ipogee del Carso triestino.

D'altra parte questo drenaggio è favorito dalla tamponatura di terreni impermeabili che limitano a meridione la zona calcarea carsica, quasi fino a Sistiana.

Altre osservazioni di carattere idrologico sul comportamento delle acque carsiche desunte dagli innumerevoli studi fatti sull'argomento, rivelano una evidente continuità tra le acque del Carso di Gorizia e quelle del Carso triestino.

Ne deriva così il fatto importante della fusione delle acque di fondo, quindi la possibilità che il Proteo circoli e colonizzi tranquillamente tutte le acque.

Esaminiamo ora perchè molti autori hanno finora escluso il Proteo dal Timavo.

Ciò è avvenuto per il semplice fatto che nessuno ha mai trovato e cercato il Proteo in questo fiume. Ciò che è servito per negare invece può ovviamente servire anche per rafforzare l'ipotesi della presenza. Le cavità carsiche del Carso triestino, ammontano ormai a diverse migliaia, talune molto vaste e profonde, ma solamente alcune sparute raggiungono la zona cosiddetta del «livello di base» delle acque ipogee e risultano essere le seguenti:

1. L'Abisso di Trebiciano N. 17 V. G.
2. Il Pozzo dei Colombi N. 227 V. G.
3. Il Pozzo presso S. Giovanni di Duino N. 226 V. G.

Assieme a queste tre cavità citeremo come località dove si possa reperire il proteo pure: la Grotta di S. Canziano, le risorgive di Aurisina, quelle di Duino e le grotte di Comarie (Iamiano); luoghi e acque questi tutti appartenenti al bacino del Timavo. Il Proteo non è mai stato trovato



in nessuna di queste acque e forse non è neanche mai stato cercato; i motivi di questa assenza sono evidenti: nelle Grotte di San Canziano, il fiume Timavo che ivi s'inabissa con cascate, vortici, trasportando materiali alloctoni originanti le note torbide, non rappresenta certo l'ambiente ideale per un animale come il Proteo «che ama le acque tranquille e limpide di rami laterali ai grandi corsi d'acqua». Lo stesso vale per l'abisso di Trebiciano, dove il Valle ha svolto ricerche con esito negativo (Boegan, 1910, 125) e dove però esistono le voci di alcuni speleologi triestini secondo i quali, in periodi di calma e limpidezza delle acque sarebbe stato visto un non identificato animale bianchiccio. Probabilmente per gli stessi motivi o perchè esistono delle notevoli correnti ipogee, il Proteo manca in tutti gli altri siti citati eccezione per Randaccio. Ora nonostante questi fatti, esistono delle buone probabilità che l'animale viva anche nel sottosuolo carsico triestino, perchè le acque considerate sono appena una piccola parte di quelle reali non accessibili ed oltre al collettore principale del Timavo, debbono pure esistere varie altre canalizzazioni per giustificare in parte l'enorme portata delle risorgive di Duino. Queste canalizzazioni, che per la natura tipica della roccia calcarea debbono presentare una infinità di diramazioni laterali ed intersecanti al collettore principale, rappresentato dal corso ipogeo del Timavo, offrono senz'altro la possibilità ambientale di sopravvivenza del Proteo il quale favorito da leggere correnti e dalla direzione delle litoclasti, evitando le zone dove le acque risorgono può evidentemente vorticoso, si dirige verso quelle relativamente più tranquille del Carso goriziano ed in questi spostamenti hanno notevole importanza il flusso e riflusso delle acque in rapporto con i periodi di magra e piena.

Pertanto resta un assurdo il fatto di voler negare la presenza del Proteo nel bacino del Timavo, con la pretesa di non averlo trovato mai in acque dove evidentemente il suo ciclo vitale viene ostacolato dalla natura stessa di quest'ultime. A sostegno delle idee qui esposte esiste un altro argomento di natura biologica: cioè la presenza nell'habitat del Proteo, del crostaceo Decapodo *Troglocaris schmidti*, tipico troglobio delle acque ipogee di queste regioni carsiche.

Questo gamberetto abita i bacini ipogei del Timavo, del Risano e dell'Istria meridionale e di altri fiumi sloveni, costituendo una delle prede più ambite del Proteo che non esita per catturarli a inoltrarsi anche nelle acque in parte rischiarate dei pozzi carsici, verso i quali i gamberetti si dirigono attratti dalle scorie che cadono dall'alto. Questo fenomeno è stato notato dallo scrivente in tutti i pozzi del Goriziano. Nel Carso triestino-goriziano il *Troglocaris* si trova diffuso dall'Abisso di Trebiciano, alle grotte di Gradisca, acque di Duino e Sagrado comprese.

Importantissima la presenza di questo troglobio nelle zone sudette perchè ciò stabilisce che il Proteo assieme ad altri appartenenti del limnobio ipogeo goriziano proviene indiscutibilmente dal bacino del Timavo, il quale a sua volta è in comunicazione con il bacino di Castelnuovo, da dove il Proteo giunge pure nell'Istria meridionale.

In considerazione di ciò lo scrivente restando in attesa di procurare valida testimonianza delle ipotesi esposte, con ritrovamento del Proteo stesso nel Timavo ed augurandosi che tutti gli studiosi naturalistici vogliano intendere l'importanza di proteggere e conservare da distruzione questa specie (tanto importante anche dal punto di vista delle comunicazioni idrologiche), che in questi ultimi torni di tempo viene inconsciamente perseguitata nel nostro territorio, chiude la nota seguente ringraziando per le varie collaborazioni il prof. C. Lona del Museo di Trieste, gli amici E. Parmesan e L. Forti nonché la guardia comunale di Sagrado.

#### Bibliografia

- Alpi Giulie, 1909. Notizie. Alpi Giulie, Trieste, 1:14—24.  
 Boegan E. — Bertarelli L. V., 1926. Duemila Grotte, Milano (T. C. I.), 47—74.  
 Boegan E., 1938. Il Timavo. Memor. Ist. It. Speleologia, serie geologica e geofisica, Trieste, 2:1—251.  
 Configliacchi P. — Ruscona M., 1819. Del Proteo Anguino di Laurenti, Padova, 1:119.  
 D'Ambrosi C., 1962. Sul significato idrologico del Pozzo di Polazzo, Tecnica Italiana, Trieste, 7:483—489.  
 De Betta E., 1874. Rettili ed anfibi d'Italia, Vallardi Milano, 4:77—101.  
 Marchesetti C., 1875. Di alcune nuove località del Proteus Anguinus Laur. Boll. Soc. Adr. Sc. Natur., Trieste, 1: 192—193.  
 Marchesetti C., 1885. Nuove Località del Proteo Anguino. Boll. Soc. Adr. Sc. Natur. Trieste, 9:165—166.  
 Pocar G., 1892. Monfalcone e suo territorio. Udine, 1—204.  
 Schreibers E., 1875. Herpetologia Europea. Braunsweig, 10—15.  
 Tommasini M., 1975. Comunicazione sopra un interessante bivalve, e sulla diffusione del Proteus. Boll. Soc. Adr. Sc. Natur., Trieste, 1:152—156.  
 Valle A., 1910. Note sulla Fauna e Flora della grotta di Trebiciano, presso Trieste. Soc. Alpina delle Giulie, Trieste, 1: 4.  
 Vandoni C., 1814. Gli Anfibi d'Istria, Milano, Hoepli, 1: 86.

## ÉTUDES EXPÉRIMENTALES SUR LES NICHES ÉCOLOGIQUES DE QUELQUES CAVERNICOLES AQUATIQUES DE YOUGOSLAVIE

Andrzej Chodorowski et Marko Aljančič

Laboratoire biospéléologique de Tular

Kranj (Yougoslavie)

Le milieu aquatique souterrain présente, malgré son uniformité apparente au point de vue des conditions écologiques, une structure très hétérogène. La diversité des biotopes aquatiques sous terre se fonde avant tout sur l'hétérogénéité de l'habitat due aux substrats divers et à la présence de courants d'eau, puis sur l'accessibilité à la nourriture; et finalement sur les relations entre les espèces composant les biocénoses souterraines.

Ces trois facteurs prédominants, ainsi que la structure à l'intérieur même de la population étudiée, forment la niche écologique d'une espèce dans les eaux souterraines. Nous définissons donc la niche écologique comme le milieu intégral d'une espèce y compris ses relations avec les espèces coexistantes dans le même biotope. Ce point de vue a déjà été exposé par l'un de nous dans une publication précédente (Chodorowski V., 1963 b).

Nous avons effectué nos observations sur les niches écologiques de plusieurs espèces dans les nombreuses grottes de Slovénie, d'Herzégovine et de Montenegro au cours de l'année 1963. Puis, après avoir recueilli les informations préliminaires sur le terrain, nous nous sommes servis des expériences poursuivies au laboratoire pour mieux déterminer les divers éléments des niches écologiques. Au fur et à mesure de l'acquisition des résultats, nous les avons confrontés avec les observations prises sur le terrain.

Nos études expérimentales bien que purement écologiques ont été poursuivies grâce à des méthodes éthologiques: tout en fournissant aux animaux diverses possibilités pour réaliser leurs niches écologiques, nous avons apprécié la tendance prépondérante de leur comportement vis-à-vis de ces possibilités, d'après le pourcentage d'individus dans chaque réaction respective. Ce procédé diffère des méthodes utilisées normalement en éthologie; d'une part par le fait que l'on compare les résultats acquis au laboratoire avec les observations effectuées sur le terrain, et d'autre part par le fait que les expériences portent non pas sur des individus isolés mais sur des populations réintégrées, si possible dans les biocénoses maternelles.

Les expériences ont été menées au cours des années 1963/64 dans le Laboratoire biospéléologique de Tular, précédemment décrit par l'un de nous (Aljančič, 1960) et très bien conçu pour ce genre de travaux.

La communication présente comprend des résultats concernant les niches écologiques de cinq espèces de Crustacés et d'une espèce de Planaire.

*Monolistra caeca* Gerstaecker

Les animeaux étudiés proviennent de la grotte Podpeška jama (Basse Carniole) où cette espèce a été décrite par Gerstaecker en 1856. Une population très nombreuse de cette espèce vit dans la rivière qui coule dans la galerie gauche de la grotte, à 60 m. de l'entrée. Nous y avons trouvé plusieurs dizaines d'exemplaires par mètre carré sur les rochers et les pierres immergés. En 1918, Jeannel et Racovitz a ont souligné que ce milieu était très riche à cause des débris apportés par l'homme et les animaux domestiques. La température de l'eau d'après l'étude de Kenk et Seliškar (1931), varie entre 7,4 et 10,4° C au cours d'une année. D'autres populations, en quantité beaucoup plus restreinte, vivent sur le fond limoneux des petits lacs situés dans la galerie droite à une distance comprise entre 65 et 80 m. de l'entrée. La température de l'eau observée par Kenk et Seliškar varie entre 8,15 et 9,8° C.

La population de *Monolistra* recueillie dans la rivière de la grotte Podpeška jama a été soumise au laboratoire à l'examen de son comportement vis-à-vis du substrat. Nous avons constaté que cette population mise en eau calme manifeste une préférence pour le substrat limoneux et non pas pour les rochers et les pierres ce qui a eu lieu dans l'eau courante. Son comportement pourrait donc être comparé à celui des populations vivantes dans les mares limoneuses de la galerie droite.

Nous avons observé en eau calme (sur 2772 cas):

- de 56 à 57 % des individus sur le limon
- de 13 à 24 % des individus sur les pierres
- de 11 à 25 % des individus sur le gravier
- de 6 à 8 % des individus sur le sable

Nous considérons que le limon riche en substances organiques est plus qu'un simple substrat du fait de sa valeur nutritive. En effet, nous avons mis en évidence dans les expériences sur le choix de la nourriture, que les animaux sont très souvent attirés davantage par le limon même que par les différentes sortes de débris organiques comme les feuilles décomposées, les brins de mousse et les petites mottes de terre.

Au cours de nos expériences nous avons noté (sur 1973 cas):

- de 32 à 48 % des individus sur le limon
- 17 % des individus sur les feuilles décomposées
- de 1 à 16 % des individus sur les brins de mousse
- de 1 à 12 % des individus sur les mottes de terre
- de 23 à 24 % des individus sur les autres substrats

L'activité de *Monolistra caeca* est assez faible. La plupart des individus reste immobilisée sur le limon; certains s'enroulent en boule. *Mono-*

*listra caeca* ne creuse jamais de véritables terriers bien que certains individus fassent de petites logettes dans le limon.

Nous avons observé (sur 1305 cas):  
de 37 à 43 % des individus en activité  
de 57 à 63 % des individus au repos,  
dont de 20 à 25 % dans les logettes

La coexistence avec les autres espèces modifie le comportement de *Monolistra caeca*: en présence de Planaires, elle évite tous les substrats durs qui constituent l'aire de chasse de ce carnassier. Ceci limite la zone d'activité de *Monolistra*, qui se retire alors sur les substrats limoneux; nous avons ainsi constaté que le nombre d'observations de *Monolistra* sur ce substrat augmentait de 56 jusqu'à 96 % des cas. Toutefois nous n'avons pas observé de prédation de Planaires sur *Monolistra*.

La présence de terriers creusés par certaines espèces de *Niphargus* peut attirer *Monolistra caeca* qui se cache dedans, mais le va-et-vient de *Niphargus* à travers ces terriers stimule son activité. Dans ce cas, nous avons observé jusqu'à 57 % des individus actifs, contre 37 à 43 % normalement. Nous n'avons pas non plus constaté de prédation de *Niphargus* sur *Monolistra caeca* vivante, même pour les grands *Niphargus balcanicus*. En outre, dans un seul cas, nous avons constaté la nécrophagie.

De plus, nous avons effectué plusieurs observations sur la durée des périodes d'accouplement qui est exceptionnellement longue chez *Monolistra caeca*. Il est d'ailleurs très intéressant de remarquer que déjà en 1910, Racovitza avait prévu la manière de s'accoupler, uniquement d'après la morphologie des deuxièmes péréiopodes mâles. Dans nos expériences, nous avons observé pendant 69 jours le comportement de 16 couples de *Monolistra* isolés auparavant. Au cours de cette période, 8 couples se sont accouplés de façon permanente, trois se sont séparés respectivement après: 1 jour, 16 jours et 43 jours; trois autres se sont séparés immédiatement, et ont repris leur accouplement après une période d'environ un mois (de 27 à 31 jours); les deux autres couples enfin se sont séparés et accouplés de nouveau plusieurs fois, mais chaque fois pendant un temps très court.

#### *Microlistra spinosa*<sup>1</sup> Racovitza

La population étudiée provient de la source à Tomincev mlín (Basse Carniole) où l'espèce a été décrite par Racovitza en 1929. On trouve cet Isopode sur les éboulis immergés et couverts de mousses.

D'après nos observations, *Microlistra spinosa* reste de préférence dans les volumes d'eau entre les granules de gravier, si ces volumes sont assez grands pour que l'espèce puisse y pénétrer facilement. Elle s'attache

<sup>1</sup> Nous croyons pouvoir conserver pour cette espèce, contrairement à l'avis de Karaman (1952), le genre *Microlistra* créé par Racovitza en 1929, car la disparité de sa niche écologique est assez nette pour justifier ce nouveau genre.

également, bien que moins souvent, à la surface des pierres et des rochers. Par contre, elle évite presque toujours le substrat limoneux même dans les eaux calmes.

Dans nos expériences nous avons constaté:  
61 % des individus dans le gravier  
31 % des individus à la surface des rochers  
8 % des individus sur le limon

*Niphargus balcanicus* (Absolon)

Syn: *Stygodytes balcanicus* Absolon

Nous avons étudié les populations de *Niphargus balcanicus* provenant de la grotte Obod (Fatniško polje, Herzégovine) et de la grotte Vjetrenica (Popovo polje, Herzégovine). Dans cette dernière grotte, nous avons trouvé *Niphargus balcanicus* dans la partie basse (Donja Vjetrenica) au fond des galeries submergées où cette espèce se tient à la surface des rochers, en compagnie des Athyidés et des Monolistras. La température de l'eau était de 11,6° C (le 6 septembre 1963).

D'après Karaman (1932), *Niphargus balcanicus* vit de préférence dans les systèmes aquatiques souterrains assez larges pour s'y déplacer facilement sans pénétrer dans le réseau de fentes trop étroites pour lui. De même, il évite les grands lacs à fond vaseux et les bassins calcifiés. Il fuit également les courants d'eau, domaine de *Niphargus orcinus*. *Niphargus balcanicus* nage uniquement quand il est dérangé, et rarement sur une distance supérieure à un mètre. Son seul ennemi est *Proteus anguinus*.

Dans nos expériences, nous avons confirmé la plupart des observations de Karaman. Deux fois seulement, nous avons observé des individus adultes se mettant à nager spontanément sans être dérangés. Cependant nous avons vu une fois un exemplaire se déplaçant sous la surface de l'eau, accroché uniquement par ses pattes à la pellicule superficielle.

Mise dans un milieu expérimental, la population de *Niphargus balcanicus* occupe tous les endroits où les individus peuvent se déplacer facilement sans entrer dans les fissures. Son activité au cours de la première semaine de l'expérience est très grande, et nous avons observé au cours de cette période l'agitation de la totalité de la population. Après ce délai nécessaire pour s'habituer aux nouvelles conditions, nous avons constaté sa tendance à se grouper au voisinage des rochers et des pierres. L'activité baisse progressivement et la plupart des individus (84 % de la population en moyenne) demeure au repos. Les animaux s'acrochent aux rochers, ou restent dans les volumes d'eau enfermés entre les pierres, disposés de telle façon que les passages pour y pénétrer soient accessibles sans se plier. Plusieurs individus s'immobilisent sur les surfaces horizontales des rochers en évitant celles du limon où ils sont nettement moins représentés.

Nous avons observé dans nos expériences:

24 % des individus sur le substrat limoneux

73 % des individus sur le substrat rocheux

et en ce qui concerne la morphologie de l'habitat:

41 % des individus dans les volumes d'eau entre les pierres

33 % des individus sur les surfaces verticales

26 % des individus sur les surfaces horizontales

Toutefois, nous avons constaté, que les jeunes exemplaires, nés au laboratoire, nagent assez facilement et creusent de petits trous dans le limon. Les premiers trous apparaissent 5 jours après le début de l'expérience et leur nombre augmente jusqu'à 5 ou 6 par exemplaire au cours des deux premières semaines; nous n'observons pas d'augmentation jusqu'à la fin de l'expérience (10 semaines). Le nombre de trous étant assez élevé pour animal, il semble qu'il s'agisse là de cachettes temporaires plutôt que de véritables terriers. La préférence des jeunes pour le substrat limoneux où ils semblent également se nourrir est assez nette. Au début de l'expérience, nous avons observé 45 % des individus sur le limon, puis après le creusement des trous ce chiffre a augmenté jusqu'à 75 %. Nous avons constaté également le groupement des jeunes sur les feuilles décomposées où ils trouvent leur nourriture.

La présence des autres espèces ne modifie pas beaucoup le comportement de *Niphargus balcanicus*. Dans ses relations avec *Monolistra* nous pouvons parler surtout d'amensalisme biocénotique (Chodorowski 1963a) dans lequel l'espèce étudiée peut nuire aux autres espèces tout en restant indifférente à leurs activités. Dans ses rapports avec *Troglocaris*, l'activité de *Niphargus* oblige celui-là à se retirer sur les surfaces mois fréquentées par cet Amphipode. *Niphargus balcanicus* peut se nourrir des exemplaires moribonds de *Troglocaris*; une seule fois au cours de 79 jours d'observations, nous avons constaté son attaque sur un *Troglocaris* sain et actif.

#### *Synurella jugoslavica subterranea* Karaman

Nous avons étudié la population de *Synurella jugoslavica subterranea* de la grotte Podpeška jama (Basse Carniole) où cette sous-espèce a été décrite par Karaman en 1931. Nous l'avons observée dans le gravier tapissant le fond du ruisseau de la galerie droite, à 84 m. de l'entrée de cette grotte, en compagnie de larves de Trichoptères du genre *Wormaldia*. D'après Kenk et Seliškar (1931) la température de l'eau dans ce ruisseau varie au cours de l'année entre 7,9 et 10,1° C. Le débit est assez uniforme et la profondeur de son cours d'eau atteint 5 cm.

Dans les eaux calmes, *Synurella* creuse des terriers dans le limon. Les premiers terriers apparaissent le 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> jour de l'expérience, et on peut en compter au maximum 7 par 10 individus vers la fin des deux premières semaines. Au cours de cette période de «l'organisation du milieu», nous l'avons observée surtout dans le gravier, mais aussi sur les pierres, puis la plupart des individus s'attache au substrat limo-

neux creusé de terriers, bien qu'il y en ait encore beaucoup dans le gravier. Le nombre d'animaux restant dans les terriers varie de 25 à 30 % de tous les individus observés sur le limon.

La répartition des individus durant la deuxième période de l'expérience a été la suivante:

de 50 à 54 % des individus sur le limon	(au début 26 %)
de 30 à 31 % des individus dans le gravier	(au début 40 %)
de 10 à 19 % des individus sur les pierres	(au début 30 %)
de 1 à 5 % des individus sur le sable	(au début 4 %)

Nous avons constaté que *Synurella jugoslavica subterranea* est relativement peu attirée par les débris végétaux. Au cours des observations, de 3 à 17 % seulement des individus se déplacent vers les feuilles décomposées, les morceaux de bois ou les mottes de terre, pour y chercher leur nourriture.

#### *Troglocaris anophthalmus* Kollar

Cette espèce est très répandue dans les eaux souterraines du Karst Dinarique. On la trouve sur les rochers immergés des rivières souterraines, dans les endroits où le courant est faible ainsi que dans l'eau stagnante des différents bassins laissés par les crues.

Nous avons travaillé sur les populations des grottes: Kompoljska jama (Basse Carniole) et Planinska jama (Carniole intérieure). D'après Holthius (1956), la population de la première grotte appartient à la sous-espèce *Troglocaris anophthalmus anophthalmus* très répandue dans tout le Karst Dinarique, et celle de Planinska jama à la sous-espèce *Troglocaris anophthalmus planinensis* à répartition très restreinte. La population de la Kompoljska jama vit dans cette grotte à quelques mètres de l'entrée dans un lac calme mais en jonction avec le réseau d'eaux souterraines. Nous l'avons observé nageant entre deux eaux ou marchant sur les pierres et le limon déposés ou fond du bassin, en compagnie de *Proteus anguinus* et *Niphargus*. La population de la Planinska jama vit sur les rochers immergés de la rivière souterraine Pivka généralement là où le courant est moins fort. Les animaux se déplacent d'un rocher à l'autre par des sauts très énergiques, en arrière et à contre-courant pour éviter l'entraînement par les eaux.

En l'absence de courant, l'espèce nage facilement, bien que cela arrive assez rarement quand elle n'est pas dérangée. Dans la majorité des cas, *Troglocaris* se trouve sur les rochers et les pierres situées non loin de la surface de l'eau où il peut se déplacer en marchant. Nous avons constaté qu'il se pose moins souvent sur le fond du bassin, en évitant surtout le substrat limoneux. On les trouve rarement dans les volumes d'eau enfermés entre les pierres même relativement grands par rapport aux dimensions de l'animal, et nous n'avons surtout jamais observé de *Troglocaris* dans les fentes exigeant un passage en force.



Nous avons observé dans nos expériences:  
 de 76 à 81 % des individus sur les surfaces rocheuses  
 de 16 à 20 % des individus sur le limon  
 de 3 à 4 % des individus nageant

S'il s'agit de la position par rapport au fond,  
 nous avons noté:

47 % des individus sur les parois  
 39 % des individus sur les surfaces supérieures  
 11 % des individus sur le fond  
 3 % des individus entre deux eaux  
 1 seul individu dans le volume d'eau entre les pierres

Nous avons observé plusieurs fois la prise de nourriture à la surface des feuilles en décomposition couvertes d'une couche de microorganismes, et il est fort probable que les animaux puissent parfois trouver une nourriture semblable à la surface des rochers. Par contre les débris de mousse ou la terre les attirent très peu.

La coexistence avec les autres espèces est très souvent néfaste pour *Troglocaris anophthalmus*. *Niphargus balcanicus* par exemple occupe certaines zones à *Troglocaris*, ces derniers étant obligés de se retirer vers les surfaces verticales dans une zone souvent élevée par rapport au fond.

Nous avons constaté en présence de *Niphargus balcanicus*:

86 % des *Troglocaris* sur les surfaces verticales (47 % sans *Niphargus*)  
 12 % des *Troglocaris* sur les surfaces horizontales (50 % sans *Niphargus*)  
 2 % des *Troglocaris* nageant (contre 3 % sans *Niphargus*)

En présence des Planaires, il est également obligé de se retirer dans les zones moins fréquentées par ce prédateur, et nous avons observé d'avantage de *Troglocaris* sur le limon qui est généralement évité par les Planaires.

Nous avons constaté en présence des Planaires:

35 % des *Troglocaris* sur le limon (contre 16 à 20 % sans Planaire)  
 63 % des *Troglocaris* sur les surfaces rocheuses (76 à 81 % sans Planaire)  
 2 % des *Troglocaris* nageant (contre 3 à 4 % sans Planaire)

Cependant nous avons constaté que les Planaires descendent sur le substrat limoneux pour y trouver des exemplaires moribonds de *Troglocaris*.

#### *Dendrocoelum* sp. de la Planinska jama<sup>2</sup>

Nous avons étudié la population de cette espèce vivant sur les berges rocheuses de la rivière Pivka dans la grotta Planinska jama (Carniole intérieure), en compagnie de *Troglocaris anophthalmus planinensis* et *Asellus*. La température de l'eau le 29 novembre 1963 a atteint 8,4° C.

<sup>2</sup> Il s'agit probablement de *Dendrocoelum album* (Steinmann) trouvé plusieurs fois par Kenk (1936) dans le système hydrologique de l'Unica. Cette Planaire, bien qu'elle soit également commune dans les habitats épigés, est une des espèces la plus importante parmi les Planaires cavernicoles de Sloveenie qui habite les rivières souterraines de façon permanente.

Le *Dendrocoelum*, comme d'ailleurs toutes les grandes Planaires, se déplace de préférence sur les surfaces dures tandis qu'il fréquente rarement le gravier et évite généralement les surfaces couvertes de limon.

Nous avons observé dans nos expériences:

- 69 % des individus sur les surfaces dures
- 19 % des individus sous la pellicule d'eau
- 9 % des individus sur le gravier
- 3 % des individus sur le limon

Cependant la présence d'exemplaires moribonds de *Troglocaris* et d'autres Crustacés sur le limon et le gravier, attire les Planaires qui n'hésitent pas à descendre sur ces substrats, même à des endroits assez éloignés.

La coexistence avec les autres espèces est aussi néfaste pour les Planaires que pour les autres. La présence des populations de *Troglocaris* ou de *Monolistra* oblige les Planaires à partager leur surface «habitable» avec l'espèce cohabitante selon ses exigences écologiques. Au laboratoire, les Planaires placées en présence de *Monolistra* se retirent surtout vers les parois lisses des récipients où *Monolistra* ne va pas. Nous y avons observé jusqu'à 62 % des individus en présence de *Monolistra*, contre 35 % observés auparavant. Dans le milieu naturel, les Planaires restent dans les endroits difficilement accessibles à *Monolistra*, donc moins fréquentés par ce Crustacé.

#### Bibliographie:

- Aljančič, M., 1960: Biospeleološki laboratorij v jami Tular pri Kranju. Naše jame, Ljubljana, 2: 69—71.
- Chodorowski, A., 1963 a: Sur la coaction biocénotique chez les Cavernicoles aquatiques. C. R. Acad. Sci. Paris, 256: 2049—2051.
- Chodorowski, A., 1963 b: Problème des niches écologiques dans les eaux souterraines. Spelunca Mémoire, Paris, 3: 170—173.
- Holthuis, L. B., 1956: An enumeration of the Crustacea Decapoda Natantia inhabiting subterranean waters. Vie et Milieu, Paris, 7: 43—76.
- Jeannel, R., E. G. Racovitza, 1918: Enumération des grottes visitées 1913—1917 (6<sup>e</sup> série), Biospéologica XXXIX, Arch. Zool. expér. génér., Paris, 57: 203—470.
- Karaman, St., 1931: Ueber die Synurellen Jugoslawiens. Prirodoslovne razprave, Ljubljana, 1: 25—30.
- Karaman, St., 1932: 5. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser Amphipoden. Prirodoslovne razprave, Ljubljana, 2: 179—232.
- Karaman, St., 1954: Ueber die jugoslawischen Arten des Genus *Monolistra*. Acta Mus. Maced. Sc. Nat., Skopje, 2: 125—143.
- Kenk, R., 1930: Sladkovodni trikladi iz jam severozahodnega dela Dinarskega krša. Prirodoslovne razprave, Ljubljana, 3: 1—29.
- Kenk, R., A. Seliškar, 1931: Études sur l'écologie de la faune cavernicole. I. Observations météorologiques et hydrologiques dans la Podpeška jama 1929—1931. Prirodoslovne razprave, Ljubljana, 1: 5—24.
- Racovitza, E. G., 1910: Sphéromiens (1<sup>ère</sup> série) et Révision des *Monolistrini* (Isopodes sphéromiens), Biospéologica XIII, Arch. Zool. expér. génér., Paris (5) 4: 625—758.
- Racovitza, E. G., 1929: *Microlistra spinosa* n. g. n. sp., Isopode sphéromien cavernicole nouveau de Slovénie. Bul. Soc. Stint., Cluj, 4: 89—96.

## CONSIDÉRATIONS SUR LES NÉMATODES DES BIOTOPES AQUATIQUES SOUTERRAINS

Daniel Coman

Institut de Spéologie »Emile Racovitza« de l'Académie  
de la Roumanie, Section de Cluj

Cluj

En rédigeant la liste des Nématodes recueillis dans les grottes, l'éminent nématologue hongrois I. Andrassy (1959 a.) mentionne 97 espèces, appartenant à 17 familles différentes. Parmi celles-ci, 15 espèces, plus deux découvertes plus tard (Andrassy, 1959 b, 1964), ont été trouvées exclusivement dans les grottes. Ce chiffre est relativement faible, si on prend en considération le cosmopolitisme, la très large valence écologique et le nombre immense d'espèces de Nématodes connus.

Dans le même travail, Andrassy, en commentant la présence dans les grottes des Nématodes libres, se pose la question: «... existieren überhaupt Nematoden-Arten, die sich ausschliesslich den in den Höhlen befindlichen Umständen angepasst haben?» et comme réponse affirmative, il mentionne l'existence dans la Grotte Krška jama, près de Ljubljana (Yougoslavie), les espèces *Desmoscolex aquaedulcis*, *Halalaimus stammeri* et *Thalassoalaimus aquaedulcis*, décrites par Stammer (1935) et Schneider (1940).

En fait, l'origine marine et le caractère de relique tertiaire de ces trois Nématodes sont bien établis et confirment sans équivoques leur classification parmi les troglobiontes vrais, c'est-à-dire parmi les «fossiles vivants».

D'autre part, Andrassy mentionne, avec raison, l'impossibilité de mettre en évidence l'existence chez les Nématodes, de certains caractères morphologiques d'adaptation au milieu souterrain, leur majorité étant privée de pigments et de taches oculaires qui permettrait de distinguer une espèce cavernicole éventuelle d'une forme épigée.

Cette constatation, en apparence sans équivoque, soulève la question suivante: pour accorder le qualificatif de troglobionte aux 14 espèces de Nématodes trouvées jusqu'à présent exclusivement dans les grottes, et qui n'ont pas «d'actes d'identité cavernicole» de l'autenticité des espèces reliques mentionnées, est-il suffisant de prendre en considération le critérium purement statistique de leur présence exclusive dans le milieu souterrain?

Cette question est d'autant plus difficile, que: «Par ailleurs, rien ne permet d'affirmer que les Nématodes qui n'ont été recueillis jusqu'ici que dans les grottes, ne se retrouveront pas en surface» (Vandel, 1964).

Or, en face de ces incertitudes, dans quelques cas, le critérium statistique s'est avéré véridique, ayant été vérifié sur des critères écolo-

giques et zoogéographiques, à cause de découvertes récentes dont les conséquences touchent, en même temps, le problème de l'origine de la faune cavernicole.

Il s'agit de la redécouverte des espèces *Mylonchulus cavensis* (Schneider) Andrásy et *Stenonchulus troglodytes* Schneider, recueillis en même temps que *Desmoscolex*, *Halalaimus* et *Thalassolaimus* dans la grotte de Krška Jama.

C'est ainsi que *Mylonchulus cavensis* a été retrouvé par Andrásy (1959 a) dans la Grotte «Baradla» de Aggtelek de Hongrie et par l'auteur dans la Grotte «Peștera Vintului» (Transylvanie) et la Grotte «Gaura Porcarului» (Banat) de Roumanie.

En même temps, *Mylonchulus cavensis* a été redécouvert par Andrásy (1959 c) dans la nappe phréatique du fleuve Adige (Italie), dans un matériel recueilli par S. Ruffo, et par l'auteur dans le biotope phréatique de la rivière Motru d'Olténie (Roumanie).

A son tour, *Stenonchulus troglodytes* a été retrouvé par Andrásy (1962 a) toujours dans le phréatique de l'Adige, et par l'auteur dans la «Peștera Vintului» mentionnée ci-dessus.

En ce qui concerne ces nouvelles données, nous remarquons le fait que dans la Grotte «Peștera Vintului», ces deux espèces ont été découvertes dans la nappe phréatique du cours souterrain qui parcourt cette grotte, tandis que dans les autres grottes mentionnées, elles ont été trouvées dans des petits bassins d'eau stagnantes ce qui montre qu'en milieu cavernicole, elles n'ont pas de préférence pour tel ou tel biotope.

A ces découvertes, s'ajoute celle de *Nygolaimus husmanni* Meyl (1960) espèce très rare, dont l'habitat a été considéré comme étant exclusivement l'eau phréatique (Grundwasser), mais que j'ai retrouvée dans la Grotte «Peștera Mică de la lacul Dracului» dans le Banat (Roumanie).

Par conséquent, ces données, parmi lesquelles celles de l'auteur sont inédites, montrent, sans incertitudes, la relation étroite entre le biotope phréatique (s. lat.) et le biotope cavernicole, soutenant en ce qui concerne les Nématodes aussi, les conceptions préconisées par Cl. Delamare-Deboutteville (1960) et S. Ruffo (1961) sur le caractère de milieu de transition vers le biotope cavernicole, des nappes phréatiques.

D'autres part, le fait que les Nématodes reliques d'origine marine mentionnés, vivent en association avec des espèces d'origine dulcaquicole, plus précisément limnophréatique, d'après la terminologie introduite par C. Moțaș (1962), montre que les Nématodes cavernicoles ont probablement une double origine. Le fait que les formes reliques d'origine marine ont passé ou non par une phase dulcaquicole «c'est ce à quoi il est impossible de répondre dans l'état de nos connaissances» (Vandel, 1964).

En conclusion, on peut affirmer que *Mylonchulus cavensis*, *Stenonchulus troglodytes* et *Nygolaimus husmanni* sont eux aussi, de véritables troglobiontes.

En étendant cette constatation aux autres espèces trouvées jusqu'à présent exclusivement dans les grottes, nous croyons que beaucoup d'entre elles sont aussi troglobiontes, affirmation dont la vérification appartient à l'avenir, soit que l'on maintienne le critérium statistique, soit qu'elle soit démontrée par les critères relevés dans les trois cas mentionnés.

Ces conclusions permettent encore, en même temps, de constater qu'indifféremment de leur cosmopolitisme et leur valence écologique très large, les Nématodes troglobiontes aussi passent par cette «période de préparation» (Vandel, 1964) nécessaire au confinement définitif dans le milieu cavernicole de n'importe quelle forme animale, nécessité inéluctable, relevée déjà par Emil Racovitza dans ses célèbres «Essais» (1907).

D'autre part, parmi les Nématodes libres trouvés exclusivement dans le biotope phréatique et considérés comme typiques pour celui-ci, mais dont la présence dans les grottes (dans le sens de ce qui a été mentionné jusqu'ici) n'est pas exclue, peuvent être rappelées les espèces *Onchulus nollii* Goffart, des eaux phréatique de l'Allemagne, d'Italie et de Hongrie, (Goffart, 1950; Hirschmann, 1952; Andrassy, 1962 a, b), *Theristus ruffoi* Andrassy et *Mononchus italicus* Andrassy, d'Italie (Andrassy, 1959 c).

Le nombre d'espèces nouvelles de Nématodes recueillis du biotope phréatique croissante vertigineusement, Altherr, (1963) décrit seulement de la nappe phréatique de la Moselle et de ses affluents (France) 14 espèces nouvelles, il s'impose un exigence accrue dans l'attribution du qualificatif de phréatobionte à ces nouvelles formes.

Enfin, en nous référant au caractère historique du peuplement des grottes, nous considérons qu'en ce qui concerne les Nématodes, il est absolument indifférent de quel biotope spécial du domaine phréatique est partie la colonisation, fait pour lequel j'ai utilisé la notion de nappe phréatique dans son sens le plus large, sans atteindre la question vivement discutée (Motaş, 1962, Schwoerbel, 1963) de la synonymie entre cette notion et celle de biotope hiporhéique, préconisée par T. Orghidan (1959).

#### Bibliographie

Andrassy, I. (1959 a): Nematoden aus der Tropfsteinhöhle »Baradla« bei Aggtelek (Ungarn) nebst Übersicht der aus Höhlen bisher bekannten freilebenden Nematoden-Arten. Acta. Zool. Hung., 4.

Andrassy, I. (1959 b): Weitere Nematoden aus der Tropfsteinhöhle »Baradla«. Acta. Zool. Hung., 5.

Andrassy, I. (1959 c): Nematoden aus dem Psammon des Adige-Flusses, II. Mem. Mus. Civ. Storia Nat. Verona, 7.

Andrassy, I. (1962 a): Nematoden aus dem Psammon des Adige-II. Mem. Mus. Civ. Storia Nat. Verona, 10.

Andrassy, I. (1962 b): Nematoden aus dem Ufergrundwasser der Donau vom Bratislava bis Budapest. Arch. Hydrobiol. Suppl. Donauforschung., 27.

- Andrássy, I. (1964): Neue Nematoden-Arten aus Ungarn, III. Fünf neue Arten. Opusc. Zool. Budapest., 5.
- Delamare-Deboutteville, Cl. (1960): Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Paris.
- Goffart, H. (1950): Nematoden aus unterirdischen Gewässern. Deutsch. Zool. Z., 1.
- Hirschmann, H. (1952): Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. Zool. Jahrb. Syst., 81.
- Meyl, A. H. (1960): Die Tierwelt Mitteleuropas. Freilebende Nematoden, I, 5 a.
- Motaş, C. (1962): Procédé des sondages phréatiques — Division du domaine souterrain — Classification écologique des animaux souterrains — Le Psammon. Acta Mus. Maced. Sc. Nat., 8.
- Orghidan, Tr. (1959): Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers. Der hyporheische Biotop. Arch. Hydrobiol., 55.
- Racovitza, E. Gh. (1907): Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospéologica, I. Archiv. Zool. Exper. Gén. (4), 6.
- Ruffo, S. (1961): Problemi relativi allo studio della fauna interstiziale iporreica. Boll. Zool., 28.
- Schneider, W. (1940): Neue freilebende Nematoden aus Höhlen und Brunnen, Nematoden aus jugoslawischen Höhlen. Zool. Anz., 132.
- Schwöerbel, J. (1964): Fauna freatică din vecinătatea Dunării (Fauna hiporeică). Hidrobiologia., 5. Bucuresti.
- Stammer, H. J. (1935): Desmoscolex aquaedulcis n. sp. Zool. Anz., 109.
- Vandel, A. (1964): Biospéologie. Paris.

Discussion: Cl. Delamare-Deboutteville.

## CONTRIBUTIONS À LA CONNAISSANCE DE L'ORIGINE ET DE LA RÉPARTITION DE LA FAUNE CAVERNICOLE DES CARPATES MÉRIDIONAUX

Dan Dancău et Ion Tabăcaru

Institut de Spéologie de l'Académie de la R. S. Roumanie

București

Les grottes des Carpates Méridionales sont situées dans des régions karstiques, carpatiques ou sous-carpatiques, qui apparaissent comme des îles calcaires jurassiques ou crétaciques, entourées de roches cristallines et sédimentaires.

En étudiant la faune troglobie des Carpates Méridionales au point de vue de son origine, on peut constater, ainsi que l'a affirmé R. Jeannel (1931, 1943)<sup>1</sup> pour les coléoptères, que la vallée de l'Olt sépare deux régions nettement différentes. On connaît des régions karstiques situées à l'Est de l'Olt un seul élément troglobie, le coléoptère *Duvalius (Duvaliopsis) transilvanicus*, espèce d'origine hercynienne (Jeannel, 1943), répandue aussi dans les Carpates Orientales. Une abondante faune troglobie d'origine égéidienne caractérise les régions karstiques situées à l'Ouest de la vallée de l'Olt, entre celle-ci et le Danube. C'est de ces régions que l'on connaît de remarquables troglobies endémiques, particulièrement parmi les Coléoptères (*Sophrochaeta*, *Tismanella*, *Closania*) et les Diplopodes (*Antroleucosoma*, *Dacosoma*, *Trichopolydesmus*). Nous joignons un tableau des Arthropodes troglobies des Carpates Méridionales, signalés jusqu'à présent.<sup>2</sup> La majorité des espèces sont endémiques pour la région comprise entre l'Olt et le Danube, étant connues d'une ou de plusieurs grottes d'un seul noyau karstique, ou bien répandues dans quelques noyaux karstiques proches. Par leurs affinités taxonomiques ces troglobies démontrent qu'ils tirent leur origine des lignées dinariques (les Coléoptères *Bathysciinae* et *Trechinae*) ou balkaniques (les Diplopodes *Antroleucosomidae*).

Parmi les principales causes qui expliquent la grande richesse de la faune troglobie de la région comprise entre l'Olt et le Danube, nous pouvons prendre en considération: l'ancienneté de la terre émergée; la continuité paléogéographique et écologique avec les régions du Sud au long des différentes périodes; les nombreuses zones calcaires et leur forte

<sup>1</sup> Jeannel, R., 1931, Origine et évolution de la faune cavernicole du Bihar et des Carpathes du Banat. Arch. Zool. Ital., vol. XVI; 1943, La genèse des faunes terrestres, Paris.

<sup>2</sup> En ce qui concerne la bibliographie sur la faune cavernicole des Carpathes Méridionales, voir aussi le travail de D. Dancău et I. Tabăcaru «Observations zoogéographiques sur la faune cavernicole de l'Olténie et du Banat», Trav. Inst. Spéol. »Emil Racovitza«, t. III, 1964, Bucarest.

karstification; la succession des conditions climatiques qui ont favorisé la pénétration souterraine des ancêtres des troglobies et, par conséquent, leur évolution séparée en noyaux karstiques ou en systèmes de grottes isolées.

Les migrations des ancêtres de la faune cavernicole de la région qui nous intéresse, furent possibles à partir du moment où cette région a émergé se liant avec la zone exondée du Sud du Danube, sans être, ultérieurement, complètement recouverte par les eaux. Les données paléogéographiques connues<sup>3</sup> montrent qu'à la suite de la forte régression marine de la fin du Crétacée, la région en cause était une terre qui, déjà au début du Paléogène, se continuait avec les régions du Sud. Au Miocène, notamment au second Etage méditerranéen, la forte transgression de la mer tortonienne a fragmenté cette terre, en interrompant ainsi en grande partie la continuité avec le Sud. Au Buglovien et au Sarmatien, puis durant le Pliocène, les eaux se sont retirées graduellement, laissant s'établir de nouveau la continuité avec le Sud (fig. 1).

Il est difficile de préciser le moment quand s'est produite la migration, venant du Sud, des lignées qui ont donné naissance aux troglobies actuels de cette région, car il se peut qu'elle se situe au début même du Paléogène. L'étude de la répartition des troglobies dans notre pays, nous conduit à supposer que la migration des différentes lignées s'est produite successivement et non simultanément. Il est donc fort probable que la migration de certaines de ces lignées ait eu lieu avant la fragmentation de la terre au Tortonien et que cette fragmentation même ait contribué à la diversification des lignées, celles-ci évoluant indépendamment sur les différents massifs séparés par la mer. Dû au maintien de la continuité de cette zone émergée avec le Sud sous la forme d'une bande étroite de terre qui s'étendait à l'Est de la vallée de Cerna jusqu'au plateau Mehedinți, d'autres lignées ont pu aussi migrer durant le Tortonien. Enfin, il est possible d'envisager l'existence de lignées migrées après la régression de la Mer Tortonienne, mais avant le refroidissement du climat pendant le Pliocène et le Quaternaire. Ainsi donc, dans le cas des coléoptères *Bathysciinae* et *Trechinae*, qui sont représentés dans les grottes des monts Bihor par des genres [*Drimeotus*, *Pholeuon*, *Protopholeuon*, *Duvalius* (*Duvaliotes*) groupe *redtenbacheri*] appartenant aux mêmes lignées à affinités Sud-dinariques comme ceux des Carpates Méridionales [*Sophrochaeta*, *Tismanella*, *Closania*, *Duvalius* (*Duvaliotes*) groupe *budai*], nous devons supposer qu'ils proviennent à la suite de certaines

Fig. 1. Esquisses paléogéographiques du territoire de la Roumanie pendant l'Éocène, le Tortonien, le Sarmatien et le Pliocène inférieur; en hachures — l'extension de la mer (d'après N. Oncescu, 1959).

<sup>3</sup> Streckeisen, A., 1934, An. Inst. Geol. Rom., vol. XVI; Popescu-Voitești, I., 1935, Rev. Muz. Geol. Min. Univ. Cluj, vol. V; Macovei, G., 1958, Geologia stratigrafică, București; Oncescu, N., 1959, Geologia R. P. R., București.



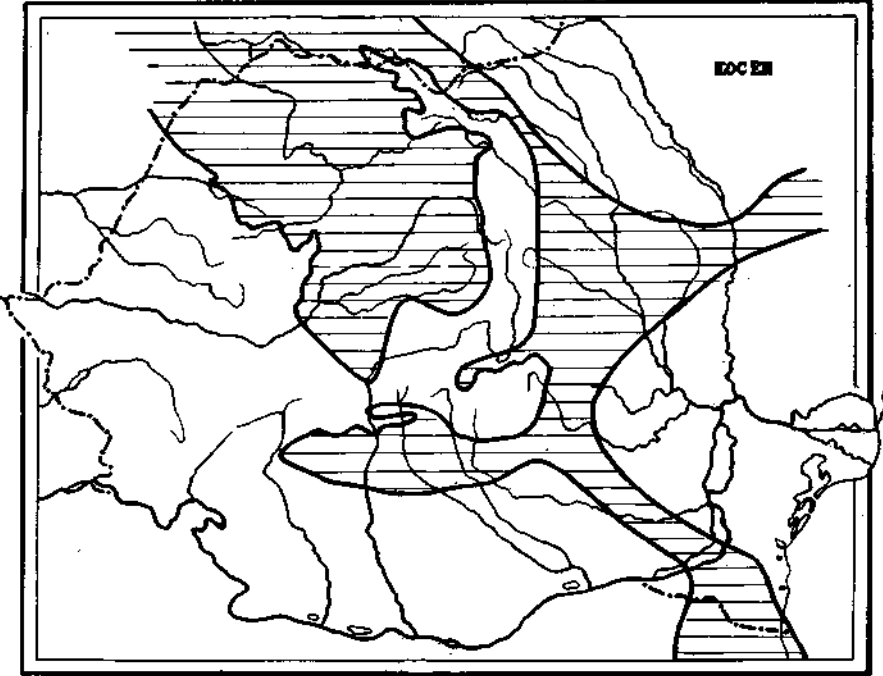
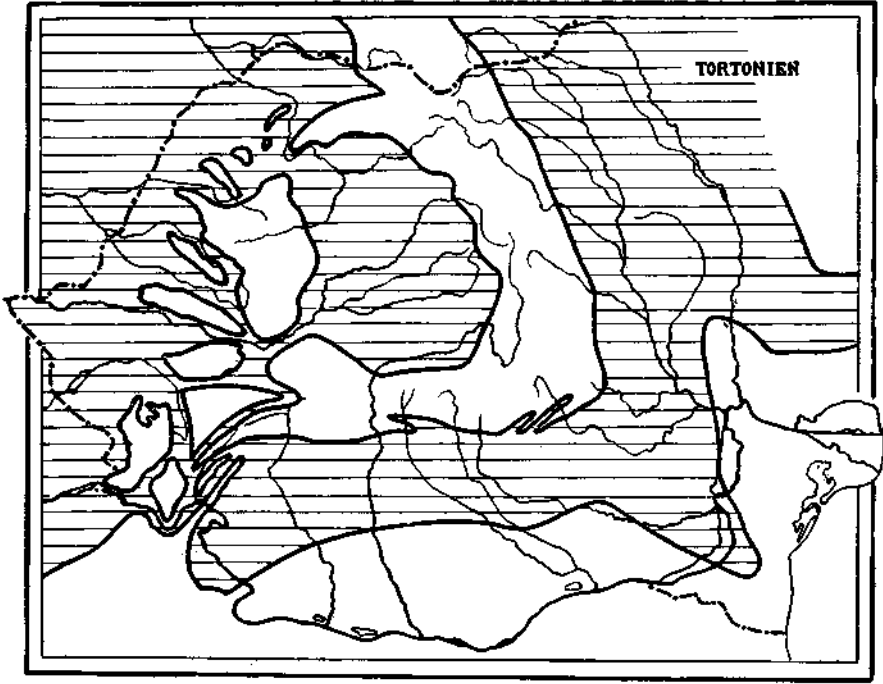


Fig. 1.

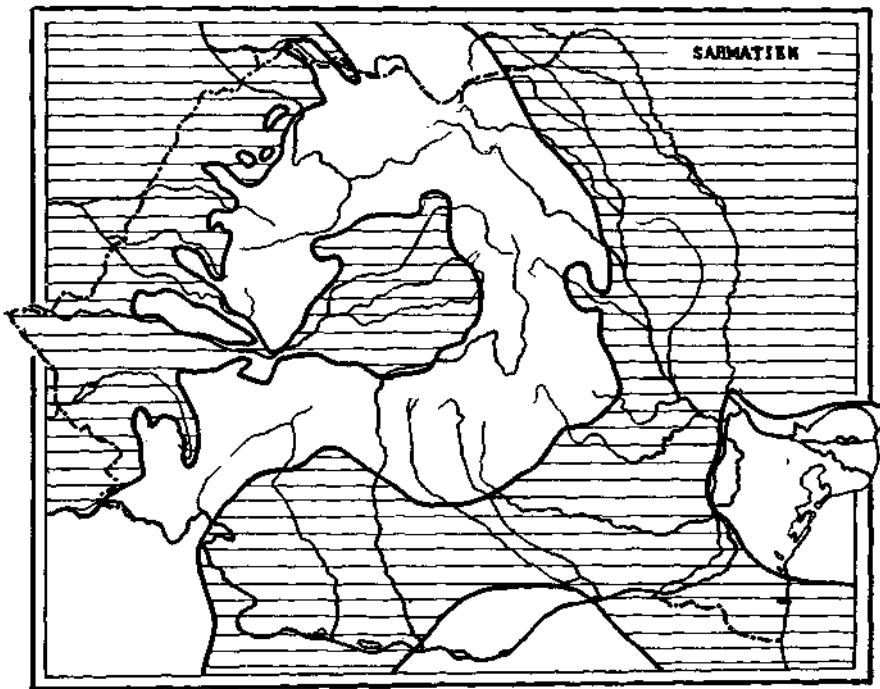
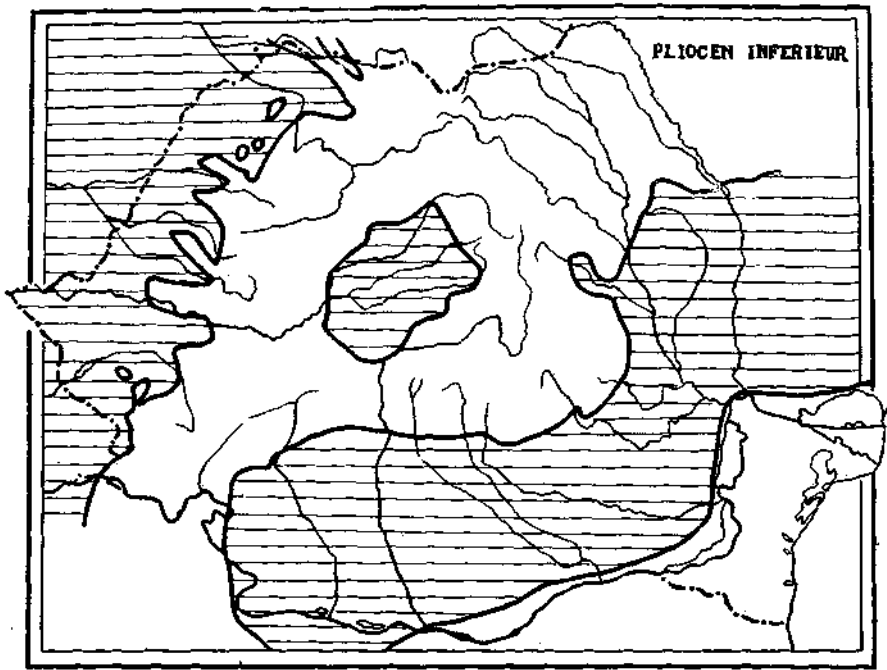


Fig. 1.

migrations venant du Sud-Ouest, antérieures à la transgression tortonienne qui a complètement isolé les massifs montagneux des monts Bihar. Quant à d'autres lignées de troglobies, comme par exemple les Diplopodes *Antroleucosomidae*, absente dans les monts Bihar, et qui ont d'affinités avec les formes existantes dans les grottes des monts Balkans, nous pouvons supposer des migrations venant du Sud, après l'isolement du Bihar par la mer tortonienne.

En analysant, au point de vue zoogéographique, la faune cavernicole de la région comprise entre l'Olt et le Danube, on peut remarquer que le couloir Timiș-Cerna (fig. 2) représente une ligne qui sépare des régions karstiques à faune troglobie nettement différente (tableau I). Les données paléogéographiques (loc. cit.) nous indiquent qu'à la place de l'actuel couloir Timiș-Cerna il a existé un bras de la mer tortonienne qui s'est maintenu jusqu'à la fin du Sarmatien. En tenant compte aussi de l'existence de ce bras qui, par conséquent, séparait les régions karstiques de l'Est de celle de l'Ouest du couloir Timiș-Cerna, nous pouvons supposer que les différences nettes entre la faune troglobie de ces deux régions (tableau I) sont dues soit à des migrations indépendantes, soit au fait que certaines conditions écologiques ont déterminé tout particulièrement la pénétration souterraine de certaines lignées seulement dans les régions karstiques situées à l'Est de ce couloir, en les y faisant donc persister seulement ici.

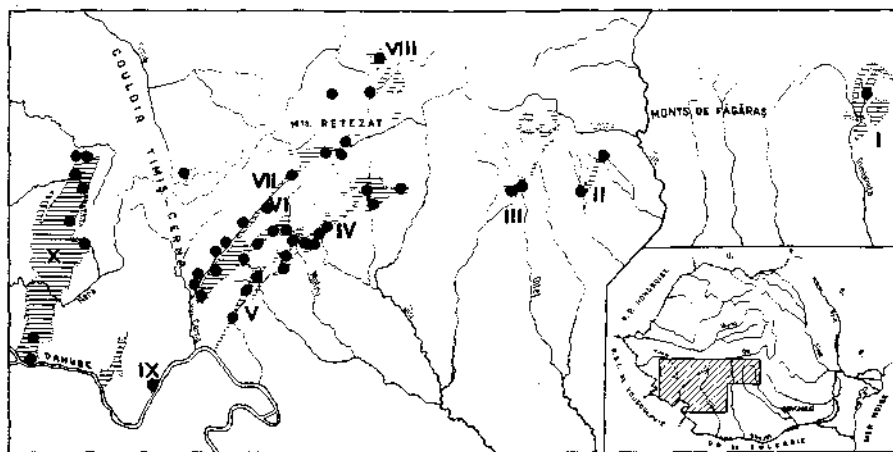


Fig. 2. Régions karstiques des Carpates Méridionales: I. Région karstique du bassin de la Dimbovița; II. Région karstique Bistrița-Stogu; III. Massif Polovragi-Cernădie; IV. Région karstique Șcheia-Isvarna; V. Le Plateau Mehedinti; VI. Région karstique Orzești-Cioșani-Isverna; VII. Région karstique du bassin de Cerna et du Jul Românesc; VIII. Région karstique de la depression du Hațeg; IX. Région karstique de Cazane; X. Région karstique Beșița-Moldova Nouă.

**Tableau I: Arthropodes troglobies connus des Carpates Méridionales**  
(Araneae, 1—4; Isopoda, 5—6; Diplopoda, 7—18; Chilopoda, 19—21; Colembola,  
22—26; Coleoptera, 27—72).

I—X Régions karstiques — voir la carte de la fig. 2.

- ♠ Espèces répandues à l'Est de l'Olt et dans les Carpates Orientales (origine hercynienne).  
 ○ Espèces endémiques pour les grottes de la région comprise entre l'Olt et le couloir Timiș-Cerna.  
 □ Espèces endémiques pour les grottes de l'Ouest du couloir Timiș-Cerna (Monts du Banat).  
 △ Espèces trouvées dans les grottes à l'Est et l'Ouest du couloir Timiș-Cerna.  
 ▽ Espèces trouvées aussi en dehors des Carpates Méridionales.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
1. <i>Centromerus chappuisi</i> Fage										+	▽
2. <i>Troglohyphantes herculanus</i> (Kulcz.)							+				▽
3. <i>T. kulczyński</i> Fage										+	△
4. <i>Nesticus simoni</i> Fage		+									○
5. <i>Trichoniscus inferus</i> Verh.							+				○
6. <i>Haplophthalmus tismanicus</i> Tab.				+							○
7. <i>Trachysphaera jonescui</i> (Bröl.)					+		+				○
8. <i>T. jonescui isvernae</i> Tab.						+					○
9. <i>T. jonescui tismanae</i> Tab.				+							○
10. <i>T. orghidani</i> Tab.				+		+	+				▽
11. <i>T. racovitzae</i> Tab.		+									○
12. <i>T. spelaea</i> Tab.			+								○
13. <i>Antroleucosoma banaticum</i> Verh.						+	+				○
14. <i>A. (Heteroant.) spelaea</i> Ceuca							+				○
15. <i>Bulgarosoma ocellatum</i> Tab.										+	□
16. <i>Dacosoma motasi</i> Tab.		+									○
17. <i>Polydesmus oltenicus</i> Negr., Tab.					+	+					○

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
18. <i>Trichopolydesmus eremitis</i> Verh.				+		+	+				○
19. <i>Lithobius decapolitus</i> Mat., Neg., Pr.		+	+	+		+	+				○
20. <i>L. (Thracolithobius) dacicus</i> Mat.										+	□
21. <i>Harpolithobius oltenicus</i> Negr.				+		+					○
22. <i>Hypogastrura jonescui</i> Bonet						+					○
23. <i>Mesachorutes spelaeus</i> (Ion.)						+					○
24. <i>M. quadripunctatus</i> (Gisin)		+			+	+					○
25. <i>Onychiurus spelaeus</i> Absolon						+					▽
26. <i>Pseudosinella sollaudi</i> Denis		+									▽
27. <i>Sophrrochaeta (S.) globosa</i> Jeann.				+							○
28. <i>S. (S.) chappuisi</i> Jeann.			+								○
29. <i>S. (S.) longicornis</i> Jeann.				+							○
30. <i>S. (S.) dacica</i> Ien.								+			○
31. <i>S. (S.) orchidani</i> Ien.							+				○
32. <i>S. (S.) motasi</i> Decou					+						○
33. <i>S. (S.) insignis</i> Friv.							+				○
34. <i>S. (S.) insignis zoltani</i> Csiki							+				○
35. <i>S. (S.) subaspera</i> Jeann.				+							○
36. <i>S. (S.) subasp. articollis</i> Jeann.				+							○
37. <i>S. (S.) oltenica</i> Jeann., Mall.						+					○
38. <i>S. (S.) olt. densepunctata</i> Jeann.						+					○
39. <i>S. (S.) obtusa</i> Jeann.				+							○
40. <i>S. (S.) racovitzae</i> Decou							+				○
41. <i>S. (S.) jeanneli</i> Decou						+					○

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
42. <i>S. (Cernella) reitteri</i> Friv.							+			○
43. <i>S. (C.) reitteri parallela</i> Jeann.				+						○
44. <i>S. (C.) reitteri mallaszi</i> Bokor							+			○
45. <i>S. (C.) reitteri retezati</i> Mall.							+			○
46. <i>Tismanella chappuisi</i> Jeann.				+						○
47. <i>T. chappuisi arcuata</i> Jeann.				+						○
48. <i>T. chappuisi convexipennis</i> Jeann.				+						○
49. <i>T. chappuisi diversa</i> Decou				+						○
50. <i>T. winkleriana</i> Jeann.				+						○
51. <i>Closania winkleri</i> Jeann.						+				○
52. <i>C. winkleri planicollis</i> Jeann.				+						○
53. <i>C. winkleri elongata</i> Jeann.						+				○
54. <i>C. orghidani</i> Decou					+					○
55. <i>Duvaliopsis transylvanicus</i> Csiki	+									◇
56. <i>Duvalius (Duvaliotes) milleri</i> Friv.									+	□
57. <i>D. (D.) herculus</i> Friv.							+			○
58. <i>D. (D.) stilleri</i> Reitt.							+			○
59. <i>D. (D.) stilleri longulus</i> Jeann.					+					○
60. <i>D. (D.) st. cernisorensis</i> Decou							+			○
61. <i>D. (D.) hegedüsi jonescui</i> Jeann.					+					○
62. <i>D. (D.) oltenicus</i> Jeann.				+						○
63. <i>D. (D.) spinifer</i> Jeann.						+				○
64. <i>D. (D.) spinifer tismanae</i> Jeann.				+		+				○
65. <i>D. (D.) spissi</i> Jeann.						+				○

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
66. <i>D. (D.) spissi grandis</i> Decou						+				○
67. <i>D. (D.) budai basnosanui</i> Mall.							+			○
68. <i>D. (D.) budai dioszeghyi</i> Mall.							+			○
69. <i>D. (D.) voitesti</i> Jeann.			+							○
70. <i>D. (D.) cicioarae</i> Jeann.				+						○
71. <i>D. (D.) nanus</i> Jeann.						+				○
72. <i>D. (Duvolidius) gaudi</i> Mall.							+			○





## PERIODICITY IN THE ACTIVITY OF *MARIFUGIA CAVATICA* ABSOLON AND HRABE

Muso Dizdarević

University

Sarajevo

### Summary

*Marifugia cavatica* does not show any change in its activities in laboratory in the course of the year. However, in the natural conditions, in the cave of Crnulja, the growth the tubes is periodical. Some tubes were plugged with paraffin and the organisms died in them. Their size was compared with the size of tubes with alive organisms. It was shown that the tubes grow better during a period when cave is filled with water (maximum increase is 12 mm). However, the increase of the tubes was noticed in the dry period too, but only at the places which the water drops fall from (maximum increase is 1 mm).

It is interesting that, in the laboratory, the marifugia are kept better in the group immersed in the water partly, than in the group immersed entirely.

It was found that the animals survived kept at 0° C over 24 hours.

Conditions of the cave Crnulja, in which a tremendous quantity of *Marifugia cavatica* is found, vary through a year because of two clearly distinguished periods, namely that of October—June, when the cave is filled with water, and that of July—September, when water withdraws from it. Therefore a certain periodicity in the activity of marifugia could be expected.

The researches I performed in connection with this problem were carried out partly in the laboratory and partly outside, under natural conditions. I found out that in the material which was kept in the laboratory the organisms showed comparatively equal activity and had eggs or spermatozoids during the whole year. While examining this I could not notice the least possible differences in the activity of these products: a considerable motion of spermatozoid was constantly present, and eggs, after mixing with spermatozoids began cleaving. True, this cleaving did not proceed to the end, but ceased after a while.

On the basis of these observations I was rather apt to suppose that it behaves the same way under natural conditions too, than to believe that the new conditions in the laboratory had caused the changes manifested in the deviation from the eventual periodicity existing under natural conditions.

I performed an experiment under natural conditions whose aim was primarily to help resolve the question of periodicity in the activity of this species, and secondly to show the speed of creation of tubes during a years period. Namely, I stuck a thin layer of paraffin on several groups of tubes so that the surface of paraffin was even with the surrounding tubes. This layer caused the extinction of marifugia in those tubes on

which it was stuck, and the activity of surrounding marifugia normally proceeded. During the period from September 12, 1963 (when the sticking of paraffin was performed) to July 7, 1964, the surrounding tubes were prolonged even to the length of 12 mm. I repeated the operation on July 7, 1964. The observations I made on September 8, 1964 showed that the length of tubes was prolonged only in those places which were constantly wetted during this period too. Its augmentation is of a comparatively lesser degree (within the limits of 1 mm), which I am apt to ascribe to the diminished supply of nourishment in this period. In the other places (those which were not wetted) the length of tubes did not augment, which means that in those places the activity of marifugia was highly reduced. The results of the experiment point out the possibility of the existence of a definite rhythm in activity of this species. The contradiction in the results obtained between the laboratory observation and the one performed under natural conditions may be explained by the fact that this species being exposed to unfavourable conditions, survives them by means of the diminishing of its activity. But since the period of the reduced activity is not necessarily repeated with the same organisms either in the course of several years (there are places which are wet enough during this period, too) or through generations, this characteristic could not have become a genetic constant of this species. Thus it seems more opportune to speak about the ability of a comparatively easy adaptation of this species to new conditions than about a constant periodicity in its activity.

In connection with this I noticed that the pieces of marifugia, when only partly sunk into a vessel containing water, are longer and better kept than when entirely sunk into it. Since I first kept them in fountain water I thought that this might have been due to a high concentration of chlorine. But later on I obtained the same results with those that I had kept in the basins of two caves in which existence of chlorine as the possible cause of their worse condition is out of question. This is why I presume that they are more active in water, and that their decay is quickened if the water does not contain enough nourishment.

An interesting fact about marifugia is that can survive a comparatively low temperature. After being kept on 0° C over 24 hours, the material contained live organisms which still showed normal activity. This fact becomes even more interesting if we bear in mind slight variations in temperature in the biotop of marifugia.

## OBSERVATIONS SUR LES VARIATIONS QUANTITATIVES ET QUALITATIVES PÉRIODIQUES DE LA FAUNE CAVERNICOLE

Margareta Dumitrescu et Trajan Orghidan

Institut de Spéologie «Ermil Racovitza» de l'Académie de la R. S. Roumanie

București

Les recherches intensives que nous venons d'effectuer pendant dix ans (1955—1965), sur la faune de la grotte «Pestera Liliecilor dela Gura Dobrogei» (Région de Dobrogea, rayon de Medgidia), ont mis en évidence le phénomène de la variation quantitative et qualitative de la faune cavernicole, existante outre les variations saisonnières connues depuis longtemps. Il s'agit des variations dont la période dépasse une année, pouvant être aperçues après plusieurs années d'études intensives. Ces variations, dont la période comprend plusieurs années, se manifestent:

*primo*, par le changement quantitatif de la composition faunistique dans certaines biocénoses et

*secundo*, par des changements qualitatifs, se manifestant par la disparition — totale ou presque — de certains éléments, ainsi que par l'apparition d'espèces apparemment nouvelles dans la faune de la grotte.

On peut en déduire, *a priori*, que jusqu'à un certain point le second cas est en liasion avec le premier, représentant un stade plus avancé de celui-ci.

Affirmons dès le début, que les causes de ces variations sont différentes, leurs explications définitives ne formant pas le but principal de ce travail; une plus longue période de recherches donnerait seule droit à des conclusions.

Pour décrire les variations étudiées et pour chercher à les expliquer, il est nécessaire de présenter tout d'abord les caractéristiques générales de la grotte, ses particularités microclimatiques, la nature des biotopes existents, ainsi que la méthode de travail que nous avons adoptée pour mettre en évidence les variations de longue périodicité.

La grotte de Gura Dobrogei — creusée dans des calcaires oxfordiens, d'une longueur totale de 480 m — à trois ouvertures, situées à petite distance l'une de l'autre, dans la partie superficielle du système souterrain. Celui-ci est représenté par deux galeries (G. P. et G. S.) se séparant à quelques mètres de distance de l'entrée principale (fig. 1). Pénétrant par cette ouverture ogivale (hauteur maxima 1,5 m, largeur 1 m), l'on peut continuer la route tout droit vers le sud par la galerie principale (G. P.), horizontale dans sa majeure partie, sauf les derniers mètres, où elle monte — ou bien vers l'Est, par la galerie secondaire (G. S.), horizontale sur tout son parcours.

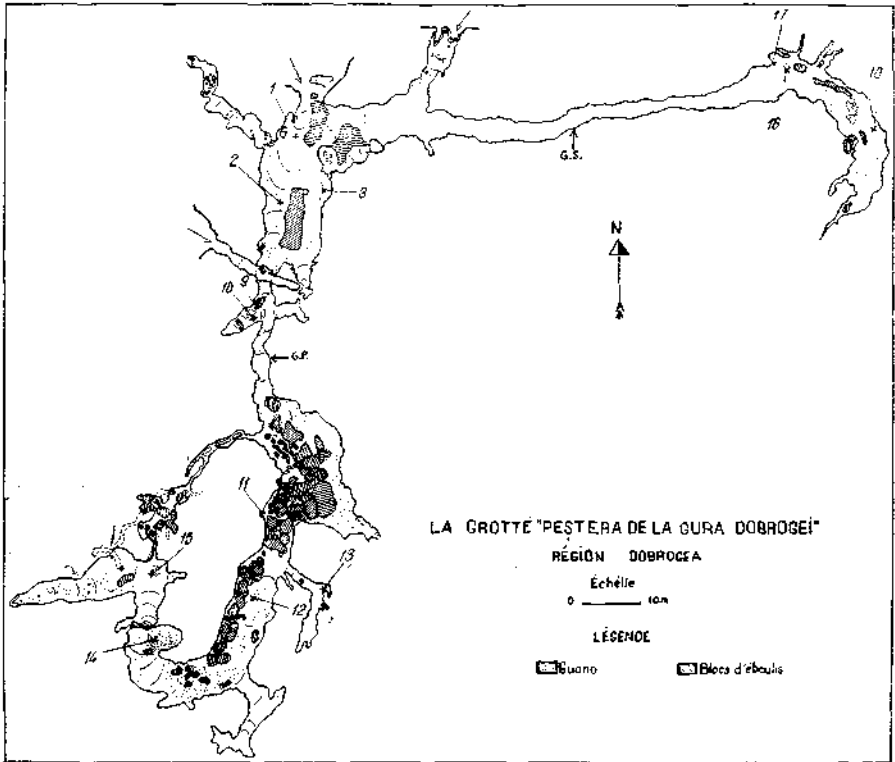


Fig. 1.

La grotte de Gura Dobrogei n'a ni stalagmites ni stalactites, sauf dans le partie terminale de la galerie secondaire, où l'on observe quelques petites stalactites existantes dans une niche située 2 m au-dessus de cette galerie. La paroi de la même galerie secondaire est couverte dans certains endroits par des cristaux de calcite, allongés et anastomosés, dont l'orientation est perpendiculaire sur la paroi, formant ainsi une couche compacte d'une épaisseur de 10—15 cm. D'autres portions de la paroi sont représentées, dans cette galerie, par le calcaire nu. Par contre, dans la galerie principale, la paroi est formée dans sa majeure partie de calcaire friable, presque schisteux, avec beaucoup de concrétions de silice, offrant partout des micro-niches où s'abritent de petites araignées dont nous parlerons dans ce travail.

Le substratum du plancher de cette grotte est formé par le guano de chauves-souris recouvrant plus de 80% de la surface du dépôt de remplissage, sauf quelques petits recoins où l'on trouve uniquement de

l'argile de décalcification. Comme une remarquable particularité de cette argile, nottons l'immense quantité de fossiles jurassiques qu'elle contient, représentés par des Brachiopodes, Echinoderms et Mollusques, fossiles découverts par nous en 1955 et qui ont permis au géologue Dan Patru-lius de préciser pour la première fois l'âge exact (Oxfordien) des calcaires affleurant dans la partie centrale de la Dobrogea. Nottons aussi que — durant le Quaternaire — ces fossiles se sont détachés du plafond et des parois, par le procès de décalcification, en passant dans le dépôt de remplissage de la grotte, où ils se trouvent dans un état de parfaite conservation. Nous allons voir que cette argile représente le milieu caractéristique d'un crustacé troglobiont.

Le guano — principal substratum de cette grotte — présente différents degrés d'humidité et de consistance selon son âge et la quantité de l'eau d'infiltration, le guano en formation étant toujours le plus humide, tandis que le plus ancien est le plus sec, tassé ou non.

Le microclimat de la grotte dépend tout d'abord de sa situation géographique: la steppe, appartenant à une région de climat tempéré avec influences méditerranéennes. De plus, le microclimat s'y trouve en dépendance des trois entrées dont la position provoque la ventilation continue de la grotte.

Le courant — que nous avons mesuré avec un anémomètre normal (G. Rosenmüller No. 6) à l'entrée principale de la grotte — s'est avéré assez puissant non seulement pendant l'été, mais aussi en plein hiver, marquant une direction de l'intérieur vers l'extérieur. Il est intermittent — se manifestant deux fois par minut — et atteignant une vitesse maxima de 28 m par minut. Sans expliquer le mécanisme de ce courant, dû aux positions des trois entrées, ajoutons qu'il est sensible dans la partie vestibulaire de la grotte, affectant indirectement l'atmosphère des galeries profondes, laquelle par conséquent est toujours en renouvellement, mais sans que l'on puisse déceler le mouvement d'air avec des instruments.

La température de la grotte présente des variations marquantes, en rapport avec les variations thermiques saisonnières, mais seulement aux voisinages des entrées. Dans les profondeurs des galeries l'amplitude des variations ne dépasse pas deux degrés — entre 9,5—11,5° — la température plus basse se manifestant au printemps et la plus haute, en automne.

Cette température, à peu près constante, correspond à la température atmosphérique moyenne annuelle de la région (fig. 2).

L'humidité varie entre 85 % et 95 %, en dépendance des précipitations atmosphériques. L'humidité monte dans la grotte avec un retardement de 3 à 4 semaines.

Pour faciliter l'étude des variations qualitatives et quantitatives de la faune d'invertébrés, nous avons choisi à la surface des dépôts de remplissage, sur les plateformes, ainsi que dans les niches et sur les

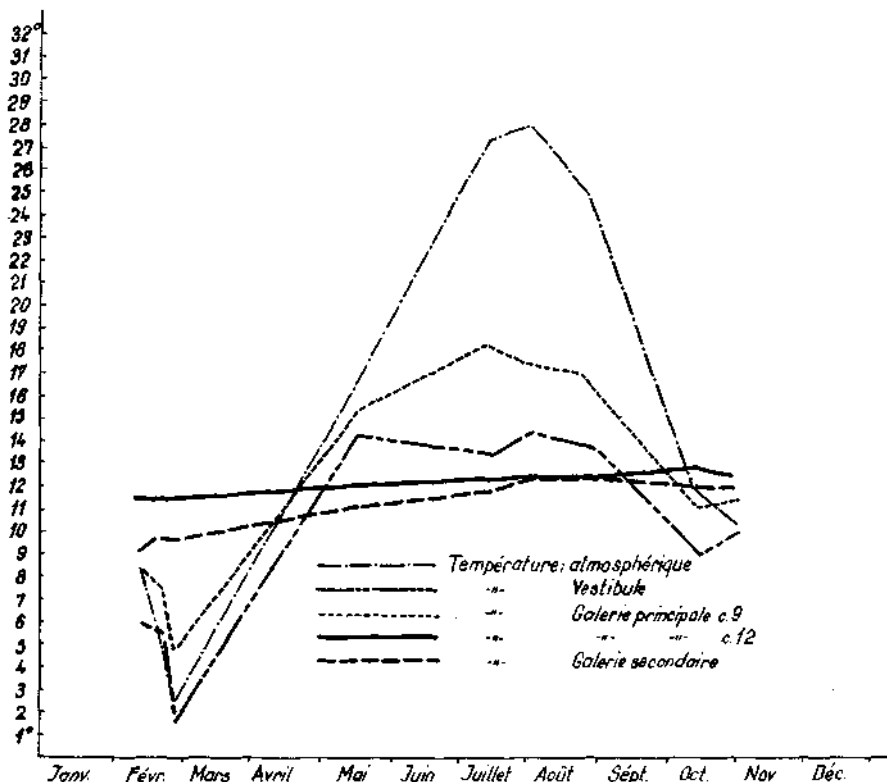


Fig. 2.

parois, 18 endroits, représentant différents biotopes échelonnés depuis l'entrée jusqu'aux extrémités les plus profondes des galeries (fig. 1).

Les biotopes choisis sur le plancher diffèrent assez peu entre eux par la constitution du substratum, puisque, comme nous l'avons déjà dit, environ 80 % de la surface des galeries est couverte de guano. De ce point de vue ces biotopes ont été groupés dans les catégories suivantes:

1. La couche superficielle des amas de guano, qui peut-être fraîche, desséchée ou humectée ultérieurement par l'eau d'infiltration.
2. La couche profonde de guano tassé, avec la limite de séparation poussiéreuse.
3. Guano tassé, mélangé avec de l'argile de décalcification.
4. Argile sans guano.
5. L'eau des très rares bassinets.

Le biotope partiétal varie, lui aussi, avec la structure des parois et l'état de leur humidité (biotope hygropétrique et pseudohygropétrique).

Dans les biotopes tassés, la fréquence des espèces a été enregistrée seulement à la surface, sur un carré de 1 m<sup>2</sup>. Dans les amas de guano la fréquence est donnée pour 125 dm<sup>3</sup>.<sup>1</sup>

La particularité biologique qui domine les manifestations vitales de cette grotte est étroitement liée à l'ancienneté et à la perpétuelle présence des colonies de chauves-souris.

L'accumulation du guano a donné une empreinte caractéristique au peuplement de la grotte, déterminant l'immigration — ou plutôt l'invasion — des espèces guanophiles. Trouvant ici de larges possibilités de développement et de dispersion, elles ont constitué des populations extrêmement riches en individus.

Quelques-unes d'entre elles ont acquis des caractères de stricte spécialisation, devenant des populations guanobies comme, par exemple, celles qui appartiennent aux espèces: *Limosina flaviceps* Zetter, *Atheta macroptera* Bernh., et *Monopis crocicapitella* Clem.

Les populations de ces espèces se sont cantonnées et perpétuées dans la grotte de génération en génération.

Beaucoup d'autres espèces de prédateurs, détritivores et polyphages, grouillent, autant dans les amas de guano, que dans les zones environnantes, contribuant à la composition de la faune tellement caractéristique de cette grotte et dont le nombre des espèces déterminées jusqu'à présent monte à une soixantaine.

En concentrant nos observations sur les biocénoses des endroits choisis, nous avons eu la possibilité de poursuivre les variations qualitatives et quantitatives de la faune depuis la zone éclairée du vestibule jusqu'aux extrémités des galeries.

Il est incontestable qu'il se manifeste un changement dans la constitution des biocénoses depuis l'entrée jusqu'aux endroits les plus profonds de la grotte; mais ce changement n'est pas dû seulement à l'influence des facteurs microclimatique et à la nature du biotope, mais aussi à l'activité saisonnière des colonies de chauves-souris.

La couche superficielle d'un amas de guano peut être: fraîche, desséchée, ou couverte de moisissure. Ainsi, le même biotope peut présenter des variations importantes qui entraînent des changements qualitatifs et quantitatifs de leur biocénose.

Cette influence saisonnière des colonies de Chiroptères peut cesser ou diminuer pour une période plus ou moins longue dans un certain endroit, ce qui déclenche, non seulement des transformations qualitatives et quantitatives, à l'intérieur des biocénoses guanobies, mais aussi dans la composition faunistique de la galerie respective toute entière.

Tel est le cas de la galerie secondaire, dans laquelle, depuis que nous poursuivons nos recherches, il n'y a jamais eu de colonies de mise-bas. L'existence d'un grand amas de guano ancien dans la salle terminale

<sup>1</sup> Tous les résultats, avec les tableaux et les graphiques de fréquence pour les espèces étudiées, font partie d'un ample travail qui sera terminé en 1966.

prouve, tout de même, que dans le passé elle aussi abritait de telles colonies.

Le résultat s'est traduit par une diminuation sensible des espèces guanobies, *Limosina flaviceps* et *Atheta macroptera* et la disparition de *Monopis crocicapitella*, *Cryptophagus* sp. et des Nyctéribies qui pullulent dans la galerie principale.

Des deux prédateurs caractéristiques des cette grotte, *Porrhomma* n. sp. domine, pour le moment, dans cette galerie, tandis-que *Lessertiella dobrogica* Müll. Dum. est sur le point de disparaître.

Il est bien difficile de concevoir que ces deux espèces — qui cohabitent la galerie principale formant des populations denses, depuis le vestibule jusqu'à son extrémité, — deviennent des concurrents acharnés dans la galerie voisine. Ce fait pourrait être une conséquence de la lutte interspécifique apparue à la suite de l'appauvrissement de la faune, surtout en espèces qui leur servent de nourriture.

Il faut également signaler le développement exceptionnel, dans la galerie secondaire, de l'entomobryide *Heteromurus nitidus* var. *margaritaria* Wankel, qui, dans la galerie principale, accompagne *Pseudosinella decipiens acutidentis* n. ssp. Gruia, cette dernière sous-espèce étant ici la forme dominante.

L'espèce qui, durant nos recherches, s'est éclipsée graduellement est *Meta bournetti* Sim. A partir d'une population suffisamment dense qui tissait sur les parois ses toiles, en 1957, depuis le voisinage de l'entrée jusqu'à la limite de la zone obscure (fig. 1. c 9), il n'en reste pour le moment que de très rares exemplaires abrités dans les niches et les anfractuosités des parois, à la limite profonde de son avancement à l'intérieur de la grotte.

Enfin l'exemple des trois espèces nouvelles pour la science, que nous avons trouvées dans cette grotte dénote la nécessité d'études intensives pour la connaissance complète de la faune d'une grotte.

Ces trois espèces sont: *Caucasonetes* n. sp.,<sup>2</sup> *Chthonius* (G.) *vandeli* Dum. et *Trechus dumitrescui* Decou.

La présence du genre *Caucasonetes* dans les grottes du Caucase, ainsi que dans celles d'Amérique atteste sa vaste répartition autour de l'ancienne Mer Thetys.

Ses rares espèces actuelles, isolées et distancées entre elles, permettent de les considérer parmi les fossiles vivants.

La nouvelle espèce de la grotte de Gura Dobrogei est un habitant ancien du domaine souterrain, datant probablement du début du quaternaire. Nous supposons que *Caucasonetes* n. sp. est arrivé dans la grotte par la voie des lithoclastes et que même pour le moment sa population y habite, pénétrant en nombre réduit d'individus, à des intervalles plus ou moins espacées, en deux endroits, bien localisés, aux extrémités profondes des deux galeries (fig. 1, c 13, e 18).

<sup>2</sup> L'espèce de *Caucasonetes* est étudiée par le spécialiste I. T a b a c a r u.



Le biotope où fut signalé l'espèce est indentique dans les deux endroits, étant constitué par un substratum d'argile de décalcification, de consistance plastique, humide et de couleur ocre. La température est à peu près constante n'oscillant que d'un degré tout le long de l'année (10°—11°).

Le graphique de sa fréquence montre qu'il y a de longues périodes comprenant plusieurs années ou il s'avère absent de la grotte (fig. 3).

Plus particulière encore est l'apparition — éphémère, pourrait-on dire — du pseudoscorpion *Chthonius (G.) vandeli* Dum. Le 2. IV. 1962 nous avons constaté avec surprise l'apparition d'une population riche en individus, uniquement dans les carrés 16 et 17 fig. 1. Les recherches antérieures nous ont montré que parmi les pseudoscorpions, seul le *Ch. (E.) tetrachelatus* s'avérait présente dans la grotte, et toujours en nombre restreint d'individus.

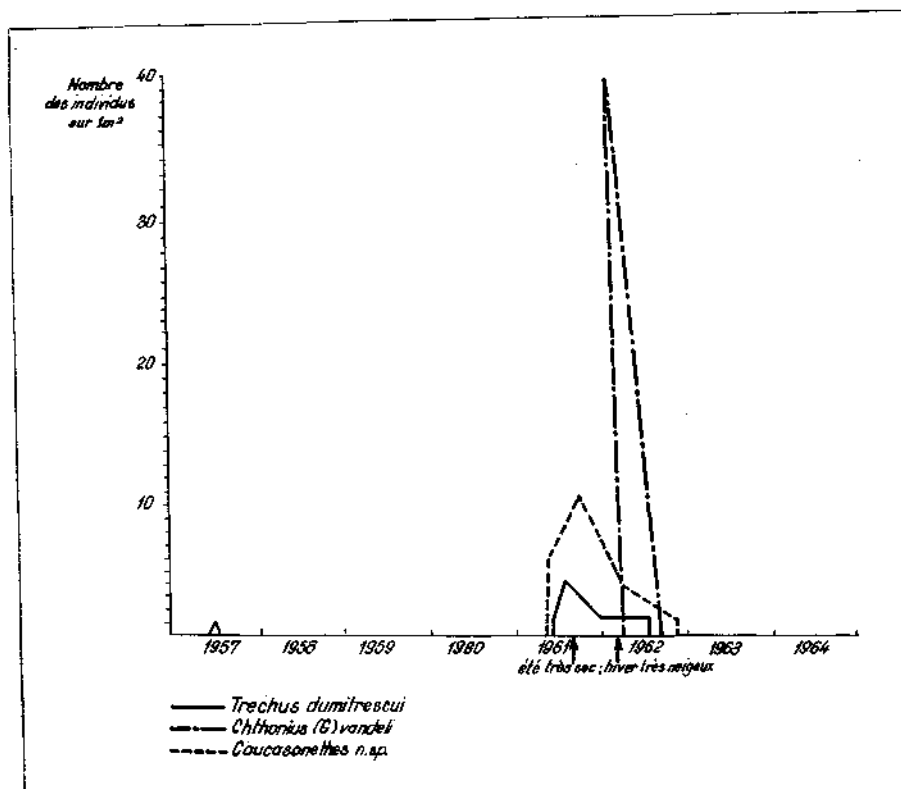


Fig. 3.

Pendant les trois mois suivants, la densité de cette surprenant population de *Ch. (G.) vandeli* diminue de plus en plus pour disparaître au commencement du mois d'Août (fig. 3). Depuis lors elle y resta introuvable.

Le biotope, dans lequel nous avons surpris l'existence de cette espèce, est constitué d'un substratum d'argile de décalcification mélangée de guano tassé. La température du substratum se maintient à 9,5° durant toute l'année.

Enfin un troisième espèce dont l'existence dans la grotte est également passagère appartient au groupe des tréchine, le *Trechus dumitrescui*. Le premier individu ♀ a été trouvé par V. Decou en Juillet 1957. L'espèce a été retrouvée par nous en 1961 et 1962 (dans les carrés 3 et 17; fig. 1 et 3).

Tout comme la première espèce, les deux dernières ont probablement le même habitat à l'intérieur des fissures des parois, d'où elles pénètrent, de temps en temps, dans les galeries de la grotte. L'argile de décalcification qui s'accumule dans les fissures, de même que dans les grottes, constitue le substratum auquel se seraient adaptées ces espèces au cours de leur vie souterraine. Le fait que, dans les lithoclastes superficielles du massif calcaire dans lequel est creusée la grotte, on ne les a jamais trouvées, prouve leur ancienne retraite et leur isolement du milieu extérieur.

Dans ce que nous venons de dire, nous avons cherché d'esquisser les transformations subies par la faune d'une grotte — transformations quantitatives et qualitatives — mises au jour par les recherches continuées sans relâche dix années de suite.

Les exemples choisis sont restreints, se limitant dans cette note préliminaire, seulement à quelques-uns des phénomènes observés. La diminution graduée de la population de *Meta bourneti* pourrait être expliquée, en partie, par l'appartion en quantité massive du hyménoptère *Hemiteles flavigaster* qui parasite les larves du microlépidoptère *Monopis crocicapitella*. Ainsi une partie de la nourriture de cette araignée est diminuée elle aussi de plus en plus.

Les phénomènes dynamiques que nous avons observé et qui, à petite échelle, font partie intégrante du problème de l'évolution de la faune cavernicole, nous ont persuadés, d'un part, que l'équilibre biologique d'une grotte est loin d'être statique et d'autre part, que les échanges ayant lieu entre la faune d'une grotte et la faune endogée et lithoclastique sont beaucoup plus intenses qu'on ne le croirait général.

Il va de soi que les explications de ces phénomènes dynamiques pour être complètes, exigent encore des recherches approfondies.

## Bibliographie

Căpuse I. și Georgescu M., 1962: *Acasis viretata* (Hbn.) (Geometridae) și *Moiopis crocicapitella* (Clem.) elemente noi pentru fauna R. P. R. Comunicările Academiei R. P. R. Tom. XII Nr. 3, București.

Căpuse I. și Georgescu M., 1963: Contribuții la studiul morfologiei stadiilor preimaginale de *Monopis crocicapitella* (Clem.) (Lepidoptera, Tineidae). Comunicările Academiei R. P. R. Tom. XIII Nr. 9, București.

Decu-Burghela A., 1962—1963: Contribuții la studiul dipterelor cavernicole din peșterile R. P. R. »Lucrările Institutului de Speleologie Emil Racoviță«, Tom. I—II, București.

Decou A. et Decou V., 1964: Recherches sur le synusie du guano des grottes d'Olténie et du Banat (Roumanie). *Annales de Spéléologie*, Tom. XIX, fasc. 4, Moulis (Ariège).

Decou V., 1959: »*Trechus dumitrescui* n. sp. de la grotte de Gura Dobrogei«, *Annales de Spéléologie*, Tome XIV, fasc. 3—4.

Dumitrescu M., Orghidan T. și Tanasache J., 1958: Peștera de la Gura Bobrogei. *Anuarul Comit. Geologic* vol. XXXI, București.

Dumitrescu M. et Orghidan T., 1964: Contribution à la connaissance des Pseudoscorpions de la Dobroudja. *Ann. de Spéol.* T. XIX, fasc. 3, Moulis (Ariège).

Dumitrescu M., Tanasache J. și Orighidan T., 1962—1963: Răspîndirea Chiropterelor din R. P. R. *Lucrările Institutului de Speologie Emil Racoviță*, Tom. I—II, București.

Georgescu M., 1964: Contribution à l'Étude des Microlépidopteres (Tineidae) des grottes de Roumanie. *Ann. de Spéol.*, Tom. XIX, fasc. 3, Moulis (Ariège).

Gruia M., 1964: Contribuții la studiul Colembolelor din R. P. R. *Studii și cercetări de Biologie. Seria Zoologie*, Tom. XVI Nr. 3, București.

Patrulius D. și Orghidan T., 1964: Contribuții la studiul faunei neojurassice din Valea Casimcea (Dobrogea centrală). *Lucrările Institutului de Speologie Emil Racoviță*, E. G., Tom. III, București.

Racovitza E. G., 1907: *Essai sur les problèmes biospéologiques*. *Biospéologica*. *Archiv. Zool. expér. gén.* (4) VI Paris.

Vandel A., 1964: *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Paris.



## THYROÏDE LARVAIRE ET ÉTUDES DES PROTÉINES SÉRIQUES CHEZ *PROTEUS ANGUINUS* LAUR., URODÈLE CAVERNICOLE

Jacques Durand et François Gasser

Laboratoire souterrain du C. N. R. S.

Moulis

Laboratoire de Biologie générale de la Faculté des Sciences

Toulouse

Chez ces deux espèces, la sérualbumine fait défaut. La fraction la plus rapide occupe sur les protéinogrammes la position d'une  $\alpha$ -globuline humaine.

Une série d'expériences sur l'action de la thyroxine chez l'embryon et chez larve de Protée n'a donné jusqu'ici que des résultats peu concluants à l'un ne nous.<sup>(1)</sup> Plusieurs travaux chez le Protée adulte<sup>(2,3,4)</sup> et des observations personnelles chez la larve montrent que la thyroïde, bien plus développée que chez *Typhlomolge rathbuni*<sup>(5)</sup> autre Urodèle cavernicole se présente sous un aspect à peu près normal. Chez la larve la thyroïde est un organe en grappe étirée en longueur et aux follicules peu nombreux. Sous le cartilage basibranchial I ou copula et au-dessus des muscles genio-hyoïdiens nous remarquons une grappe impaire de follicules (fig. 5) ayant  $217 \mu$  de longueur. Les follicules au nombre maximum de deux par coupe ont en moyenne  $60 \times 40 \mu$ . Un fin tractus conjonctif relie cette thyroïde impaire à deux grappes paires (fig. 4) plus postérieures, au-dessous des cartilages branchiaux I, entre les muscles profundus et cerato-hyoïdiens. Ces grappes de  $770 \mu$  de long ont jusqu'à 5 follicules simultanés par coupe. Ceux-ci aplatis dorso-ventralement ont en moyenne  $75 \times 60 \times 70 \mu$ . Les cellules de l'épithélium glandulaire en général cubiques de  $10$  à  $20 \mu$  de hauteur, les vésicules remplies d'une thyrocolloïde homogène, fortement colorée par l'azan et P. A. S. +, présentant des vacuoles de résorption, ou bien granuleuse, semblent indiquer que la thyroïde pourrait être capable d'excrétion exo-vésiculaire.

Cette absence de réaction marquée à l'hormone chez ce néoténique permanent, reste encore énigmatique. A notre avis, une étude sur le mécanisme du transport des hormones thyroïdiennes circulantes au niveau des protéines sériques, pourrait peut-être éclairer certains aspects de ce problème. Cette Note est donc consacrée en premier lieu, à l'identification des protéines sériques chez le Protée adulte. *Amblystoma mexicanum* nous a servi, d'autre part, de terme de comparaison dans sa forme néoténique (Axolotl) et dans sa forme métamorphosée (*Amblystome*).

Les protéines sériques sont séparées soit par électrophorèse sur acétate de cellulose, selon des conditions déjà précisées par l'un de nous,<sup>(6)</sup>

soit par électrophorèse sur gel d'amidon selon Smithies,<sup>(7,8)</sup> (6 heures de course en tampon discontinu tris-borate sous 300 volts). Le noir amidé 10 B caractérise les protéines totales, dans les deux cas, et la réaction du P. A. S. (Acide périodique — Schiff) met en évidence les glycoprotéines sur acétate de cellulose seulement. Enfin le relargage par diverses concentrations de sulfate d'ammonium permet de préciser la nature de certaines fractions: les protéines sont d'abord séparées sur acétate de cellulose, les bandes intéressantes reprises par élution dans l'eau distillée et concentrées, puis soumises au relargage.

### Résultats

**1. Electrophorèse sur acétate de cellulose.** Sur les feuilles d'acétate, le protéinogramme du Protée comprend une fraction rapide 1 très dense suivie de 5 fractions (fig. 1). La première bande, très en retrait par rapport à la fraction d'albumine que possèdent beaucoup d'Urodèles<sup>(6)</sup>, occupe approximativement la position d'une  $\alpha 1$  globuline humaine. Le protéinogramme de l'Axolotl et de l'Amblystome présente des caractères tout à fait semblables avec une fraction 1 de type  $\alpha$ -globuline, à laquelle succèdent 4 bandes (fig. 2).

Les glucoprotéinogrammes correspondants montrent que les glycoprotéines se répartissent au niveau de toutes les fractions précédemment définies et, en particulier, de la fraction 1. Rappelons que, l'albumine du sérum de certains salamandridae tel le Pleurodèle ne réagit pas à la réaction du P. A. S., tout comme la sérumalbumine humaine.

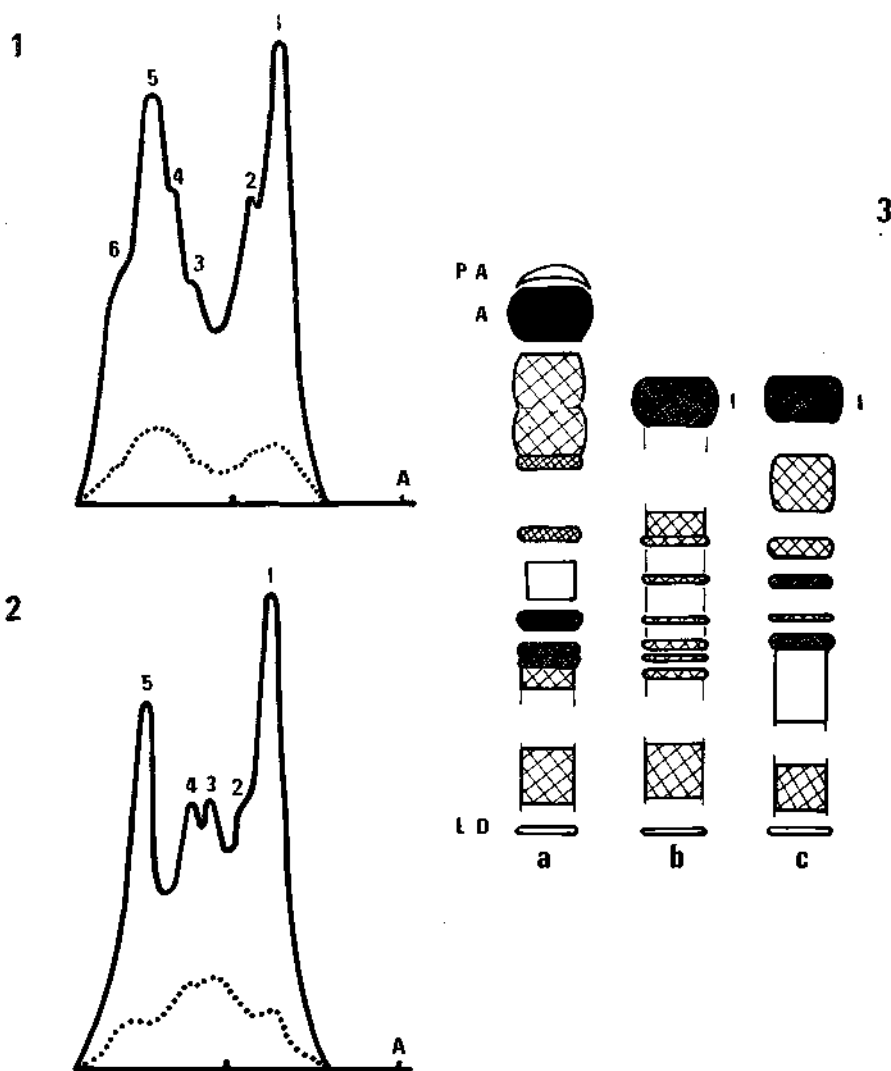
**2. Electrophorèse sur gel d'amidon.** Le fractionnement des protéines se présente assez différemment chez les deux espèces, hormis la présence commune d'une fraction rapide quantitativement importante et située entre les  $\alpha$  glycoprotéine et  $\alpha 2$ -globuline rapide humaines (fig. 3, b et c). Chez le Protée, suivent 8 bandes d'intensité à peu près égale, reliées par une traîne protéique assez marquée. Chez l'Amblystome 7 bandes de densité et d'aspect inégaux succèdent à la première fraction. Il n'est pas possible d'établir de correspondance satisfaisante entre les fractions de ces deux espèces appartenant à des familles différentes.

Dans la figure 3 (a), l'albumine du sérum de Pleurodèle pris comme référence se situe très en avant des fractions les plus rapides des deux espèces précédentes et occupe la même position qu'une albumine humaine. Le protéinogramme du Pleurodèle comporte, outre une préalbumine, 10 fractions caractéristiques.

Signalons que chez ces différents Urodèles, on ne retrouve pas de fraction cathodique identique à la  $\gamma$ -globuline humaine.

**3. Relargage.** Par sa migration sur acétate de cellulose ou sur gel d'amidon et par sa forte teneur en glycoprotéines, la fraction 1, a tous les caractères d'une  $\alpha$ -globuline humaine. Cette absence apparente d'albumine sur les protéinogrammes se trouva confirmée par nos expériences de relargage. La fraction 1, précipitant à demi-saturation de sul-

fate d'ammonium, se comporte donc comme une globuline. Les autres globulines du spectre électrophorétique précipitent aussi à demi-saturation de sulfate. Par contre, l'albumine du Pleurodèle répond à la défi-



— Courbes de densité des protéines (trait plein) et des glycoprotéines (pointillé) chez le Protée (fig. 1) et chez l'Amblystome (fig. 2); le tiret vertical indique la ligne de départ et la lettre A la position qu'occuperait l'albumine chez le Pleurodèle.

— Protéinogrammes sur gel d'amidon (fig. 3): Pleurodèle (a), Protée (b) et Amblystome (c). PA: préalbumine, A: Albumine, L. D.: ligne de départ.



Photographie de thyroïde paire (fig. 4).  
Photographie de thyroïde impaire (fig. 5).

nition de la sérumalbumine; soluble dans une solution demi-saturée, elle ne commence à précipiter qu'à partir de 70 % environ de saturation.

**4. Résultats quantitatifs.** Obtenue à partir des protéinogrammes sur acétate, la surface entière de la courbe de densité donne une valeur arbitraire de la protéinémie totale. Nous remplaçons le rapport Albumine/Globulines par le rapport  $a/G$  ( $a$  correspond à la première fraction rapide et  $G$  aux globulines restantes). Chez le Protée la valeur de  $a/G$  est de 0,76, chez l'Axolotl de 0,39 et chez l'Amblystome de 0,72. Autrement dit, les valeurs de ce rapport sont très voisines chez le Protée et l'Amblystome. D'autre part, la protéinémie totale est sensiblement la même chez le Protée et l'Amblystome mais, chez l'Axolotl, sa valeur est approximativement deux fois moins élevée. On sait en effet que la métamorphose s'accompagne chez les Batraciens d'une élévation de la protéinémie totale et du rapport  $A/G$ .<sup>(9, 10, 11)</sup> Par la valeur de ces paramètres le Protée semblerait ne pas présenter de caractères larvaires au niveau des protéines sériques.

### Conclusion

L'absence de sérum-albumine notée ici, a déjà été rapportée chez *Amblystoma tigrinum mavortium*<sup>(12)</sup> et, sans autre argument que celui de l'électrophorèse sur papier chez quelques autres Urodèles.<sup>(12)</sup> Mais une étude de ce genre mériterait d'être reprise et étendue à d'autres espèces néoténiques ou perennibranches afin de préciser si cette absence d'albumine est une simple coïncidence ou si elle est en rapport avec le phénomène de néoténie. Signalons toutefois que le Protée est un Pérennibranche et que l'Amblystome offre seulement un exemple de néoténie partielle.

Ces premiers résultats semblent donc justifier l'intérêt d'une étude ultérieure.



1. A. Vandiel et J. Durand : Expériences en cours ou observations non publiées.
2. W. Klose : Zeit. Zellf. mikr., Anat., 14, 1931, p. 385—439.
3. M. Vialli : Boll. Soc. Ital. Biol. sper., 6, 1931, p. 1049—1059.
4. G. Schreiber : Boll. Soc. Ital. Biol. sper., 8, 1933, p. 1—4 et *Monitore Zool. ital.*, 47, suppl., 1937, p. 179—181.
5. A. Gorbman : *Copeia*, 1, 1957, p. 41—43.
6. F. Gasser : *Comptes rendus*, 259, 164, p. 457—460.
7. O. Smithies : *Biochem J.*, 61, 1955, p. 629—641.
8. Le Dr. Cabannes : (Maître de Recherches à l'N. S. E. R. M.) du Centre d'Hématologie de Toulouse, nous a aidé pour la mise au point de cette méthode.
9. A. E. Herner et E. Frieden : *J. Biol. chem.*, 235, 1960, p. 2845 do 2851.
10. W. E. Hahn : *Comp. Biochem. Physiol.*, 7, 1962, p. 55—61.
11. F. Gasser : *Comptes rendus*, 259, 164, p. 655—657.
12. H. Dessauer et W. Fox : *Science*, 124, 1956, p. 225—226.



# LES TEMPÉRATURES CORPORELLES CHEZ QUELQUES CHAUVES-SOURIS CAVERNICOLES ET LA QUESTION DE LEUR THERMORÉGULATION

Béatrice Đulić

Institut Zoologique

Zagreb

Des divers auteurs ont remarqué que la température du corps chez les chauves-souris suit celle de l'ambiance et cela surtout pendant l'état de sommeil hivernal (Kalabuhov, 1933; Eisentraut, 1934, 1953; Bourbank et Young, 1934; Mislin et Vischer, 1942; Ponnugajeva, 1949; Reeder et Cowles, 1951; Dumitrescu, Tanasachi et Orghidan, 1955; Twente, 1955; Beer et Richards, 1956). Les travaux cités, ainsi que certains autres (Kowalski, 1953; Poots, 1956; Furrer, 1957; Đulić, 1958, 1959, 1961, 1963) nous informent sur les températures ambiantes où s'effectue en général le sommeil hivernal des chauves-souris. Les dates mentionnées concernent pour la plupart les espèces de l'Europe centrale et de l'Amérique du Nord. Les espèces méditerranéennes sont de ce point de vue très peu connues.

Le but de nos recherches était:

a) de comparer la température corporelle chez *Myotis capaccinii* avec celle de quelques autres Chiroptères.

b) de contribuer à la biologie de *Vespertilio* de *Capaccinii*, une espèce d'origine méditerranéenne assez répandue dans les grottes de Yougoslavie.

Il faut souligner que les résultats exposés sont préliminaires et supplémentaires aux ceux déjà connus (voir Đulić, 1959, 1963).

## Matériel et méthodes

Nous avons mesuré dans les grottes les températures corporelles chez les spécimens isolés de *Vespertilio* de *Capaccini* et de Grand Rhinolophe pendant l'hibernation, et chez le *Vespertilio* de *Capaccini* et les *Minioptères* pendant la période de l'activité. Dans les conditions expérimentales nous avons opéré avec 9 Grands Rhinolophes et 5 *Vespertilio* de *Capaccini*. La méthode usée consistait d'établir les températures corporelles vis-à-vis de la température ambiante (voir Kayser, 1960), sans considération de la qualité de torpeur des chauves-souris. Nous avons travaillé à la manière suivante: dans la grotte Jama pod Jamskim gradom, Predjama, Slovénie, (déjà examinée en ce qui concerne le climat, voir Đulić, 1959) nous avons mesuré les températures de *Vespertilio*

de Capaccini et celles de l'air dans les diverses parties de la grotte. Le même procédé est fait avec le Grand Rhinolophe, mais nous avons ici ajouté les mesures obtenues dans les grottes Tominčeva pečina (Slovénie), Vrlovka, Ozaljska pečina (Croatie). Dans la grotte Bizečka pečina (Croatie) nous avons obtenu les températures chez les spécimens de Vespertilion de Capaccini et de Mimioptère tirés des colonies compactes pendant la période d'activité. Les conditions expérimentales étaient les suivantes: nous avons tenu dans l'armoire frigorifique les chauves-souris placées dans une cage de la grandeur  $30 \times 20 \times 18$  cm. Les chauves-souris étaient maintenues 1 de 2 mois avant le commencement d'expérience. Les premières mesures thermiques étaient relevées 3. III. 1958. et duraient avec des intervalles jusqu'à 17. IV. 1958. La cage était couverte d'un aquarium de verre, à la manière qu'on permettait à l'air interne de pénétrer; à la partie supérieure de la cage on a placé des verres avec de l'eau afin de maintenir l'humidité nécessaire.

Les températures rectales ont été relevées avec le thermomètre qui réagit très vite, et celles de l'ambiant avec le thermomètre et l'appareil basant sur le principe de la thermistance.

### Résultats

Les figures 1—4 démontrent les résultats. Avec l'abaissement de la température de la grotte, abaisse aussi la température corporelle chez Vespertilion de Capaccini. Chez les températures plus élevées il y a une différence de  $1,5-2^{\circ}\text{C}$  entre la température corporelle et la température

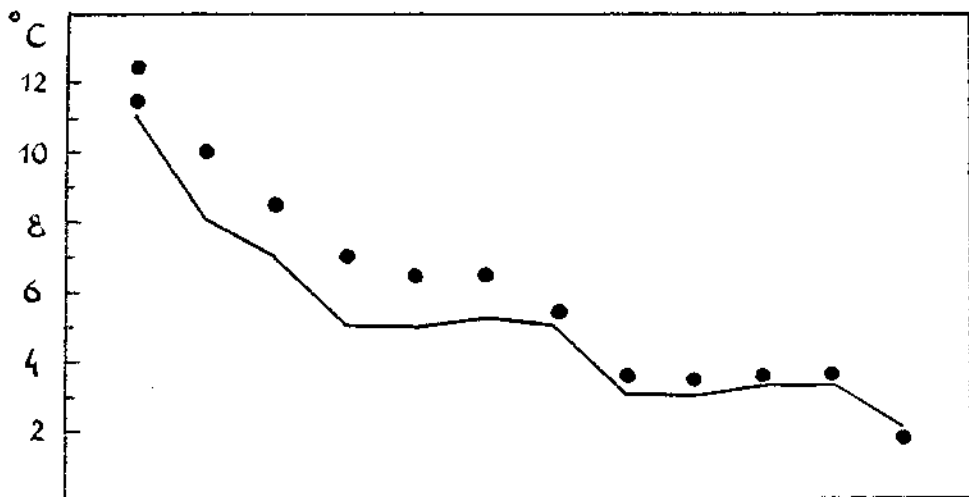


Fig. 1. Température de diverses parties de la grotte Jama pod Jamskim gradom (Predjama, Slovénie) et température corporelle chez exemplaires isolés de *Myotis capaccinii* en hiver; — température ambiante; • température corporelle de 13 animaux.

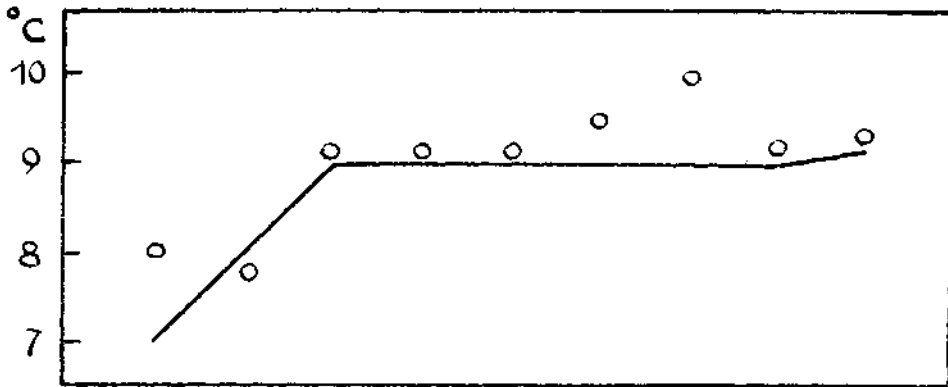


Fig. 2. Température ambiante dans diverses grottes et température corporelle chez exemplaires isolés de *Rhinolophus ferrumequinum* en hiver — température ambiante; ○ température corporelle moyenne de 2 — 5 animaux.

ambiante; vers les températures plus basses la température corporelle rapproche à celle de l'air (fig. 1). Les températures établies corporelles chez le *Vespertilion* de Capaccini sont déjà connues pour les chauves-souris hibernantes (Eisenbraut, 1934; Pohl, 1961) et surtout pour la Barbastelle, l'Oreillard et le Grand Murin; mais il est certain que les spécimens isolés de *Vespertilion* de Capaccini peuvent accommoder leur température aux conditions de milieu physique dans un grand écart. Chez le Grand Rhinolophe on voit un autre comportement vers la température ambiante (fig. 2); il hiberne chez les températures fixes et la température corporelle est toujours plus proche à la température de l'air que c'est le cas chez le *Vespertilion* de Capaccini.

Les expériences effectués avec deux espèces montrent que chez la même température ambiante la température corporelle de *Vespertilion* de Capaccini est plus élevée que celle du Grand Rhinolophe (fig. 3).

La température de *Vespertilion* de Capaccini pendant l'activité mesurée dans les places où se trouvaient aussi les *Minioptères* (fig. 4), diffère sensiblement vis-à-vis la température ambiante; chez les *Minioptères* la différence est moindre. Ce fait est surtout évident au début de la période de l'activité; les valeurs des températures corporelles rapprochent au cours de l'été aux celles constatées chez *Vespertilion* de Capaccini.

#### Discussion

Le fait que nous avons déjà traité et qui concerne la différente réaction vers les températures ambiantes chez les diverses chauves-souris (Dulić, 1963) est évident aussi des observations exposées ici. Les températures corporelles que nous avons relevées chez les trois espèces des

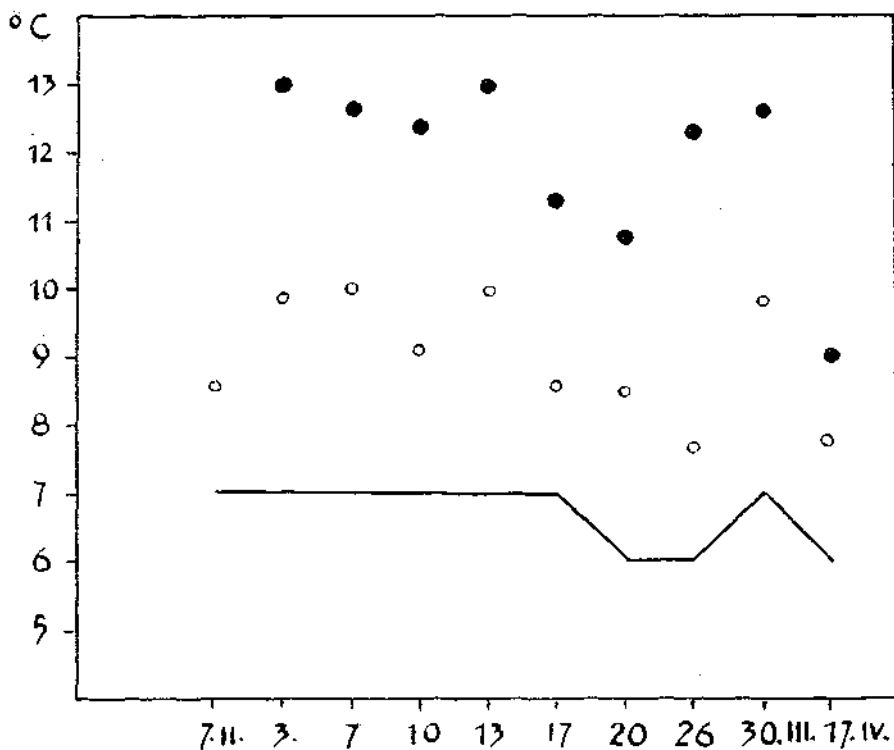


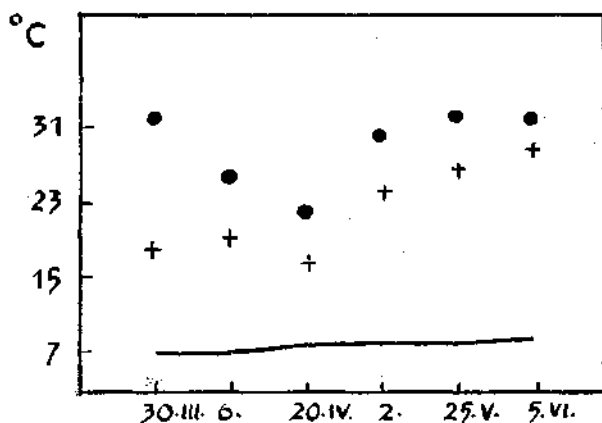
Fig. 3. Température corporelle de *Myotis capaccinii* et de *Rhinolophus ferrumequinum* et température de l'armoire frigorifique; ● *M. capaccinii*; ○ *Rh. ferrumequinum*; — température ambiante; températures corporelles sont les valeurs moyennes prises sur 5 — 9 animaux.

chauves-souris cavenicoles doivent contribuer à la connaissance de leur adaptation thermorégulatrice dans les possibilités qui nous étaient à la disposition. Toutes ces trois espèces sont d'origine méditerranéenne, le Grand Rhinolophe ayant parmi eux la répartition la plus septentrionale dans l'Europe centrale. Il est évident que chez le Vespertilion de Capaccini la température corporelle suit en hiver celle de l'ambiante et atteint les valeurs basses. Comme cela on peut voir que aussi quelques espèces d'origine méditerranéenne peuvent s'accomoder aux facteurs physiques auxquelles est du le sommeil hivernal des chauves-souris dans les grottes de la zone tempérée. C'est de plus que la grotte Jama pod Jamskim gradom se trouve dans les régions qu'on peut considerer comme la limite de la zone temperée. Si nous tenons compte aux résultats obtenus chez Vespertilion de Capaccini pendant le printemps et l'été qui a la température corporelle assez supérieure au Minioptère chez la même température ambiante, et qui, dans les conditions expérimentales a aussi la

température corporelle supérieure au Grand Rhinolophe chez les mêmes conditions ambiantes, il nous semble qu'on peut parler d'un mécanisme thermorégulateur mieux développé que chez les autres espèces examinées. La différence est surtout visible par rapport au Grand Rhinolophe. Chez le Grand Rhinolophe sans regarder qu'il cherche un climat différent de celui où se trouve le Vespertilion de Capaccini, on ne trouve pas une possibilité pour l'adaptation aux diverses températures qui regnent dans les grottes. Aussi, leur température corporelle suit très proche la température ambiante. Nos observations confirment les expériences de Pohl (1961) qui a trouvé d'après la consommation d'oxygène et la production de chaleur un différent mécanisme thermorégulateur chez les diverses espèces de chauves-souris (le Grand Murin, la Barbastelle). Il est évident aussi de nos observations sur les Vespertilion de Capaccini et ceux de Pohl sur le Grand Murin qu'il existe une différente thermorégulation parmi les membres d'un même genre, dans nos cas le genre *Myotis*.

Les observations mentionnées dans le présent travail et surtout la comparaison de la température corporelle chez le Grand Rhinolophe, le Vespertilion de Capaccini et le Minioptère nous font penser que les représentants de la famille Rhinolophidés ont le mécanisme thermorégulateur plus faiblement développé que c'est le cas chez certains Vespertilionidés cavernicoles. Nous avons déjà présenté cette hypothèse (Đulić, 1960, thèse de doctorat non publiée) en discutant le rôle des essaims chez ces deux familles au fin de l'hibernation et en période de l'activité. Bourbank et Young (1934) ont déjà mentionné que le Grand Rhinolophe a une thermorégulation faible. Quels sont les procès physiologiques chez Vespertilion de Capaccini et quelle est la thermorégulation chez cette espèce de point de vue physiologique (mais aussi chez les autres Vespertilionidés et chez les Rhinolophidés!) reste encore à examiner.

Fig. 4. Température corporelle de *Myotis capaccinii* et de *Miniopterus schreibersi* de la grotte Bizečka pećina; ● *M. capaccinii*; + *M. schreibersi*; — température ambiante; températures corporelles représentent les valeurs moyennes prises sur 5 — 17 animaux.



### Conclusion

Les exemplaires isolés de *M. capaccinii* ont une large amplitude de la température corporelle pendant l'hibernation. Chez la même température ambiante cette chauve-souris a la température corporelle supérieure à celle de *Rhinolophus ferrumequinum*. Pendant l'activité la moyenne des températures corporelles est plus élevée que celle chez *Miniopterus schreibersi*. Cela montre que les espèces méditerranéennes de chauves-souris sont capables d'accomoder leur possibilité thermorégulatrice aux conditions du milieu physique qu'on trouve dans les grottes de la région tempérée. Ce fait doit être examiné et vérifié encore de point de vue physiologique.

### Bibliographie

- Beer, J. and G. Richards: Jour. Mammal., 37, 31—41 (1956).  
 Burbank, J. C. and J. Z. Young: Jour. Physiol., 82, 459—467 (1934).  
 Đulić, B.: Proc. of XV<sup>th</sup> International Congress of Zoology, London, 815—816 (1959).  
 Đulić, B.: Naše jame, 1, 10—17 (1959).  
 Đulić, B.: Mammalia, 25, 287—313 (1961).  
 Đulić, B.: Mammalia, 27, 385—436 (1963).  
 Dumitrescu, M., J. Tanasachi, si T. Orghidan: Bul. Stiintific, Sect. Stiin. Biol., Agr., Geol. si Geogr., 7, 317—337 (1955).  
 Eisentraut, M.: Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, 29, 231—267 (1934).  
 Eisentraut, M.: Rev. Suisse Zool., 60, 411—425 (1953). (1961).  
 Kalabuhov, N. J.: Bjul. Mosk. obšč. Isp. priir. otd. biol., 42, 243—255 (1933).  
 Kayser, Ch.: The Physiology of Natural Hibernation. Pergamon press, (1961).  
 Kowalski, K.: Fragmenta Faunistica Mus. zool. Pol., VI, Nr. 21, 541—567 (1953).  
 Mislin, H. und L. Vischer: Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Sitten, 122 do 131 (1942).  
 Pohl, H.: Zeitschr. f. vergleich. Physiol., 45, 109—153 (1961).  
 Ponugajeva, A. G.: Izd. Akademiji Nauk, Moskva, 104—115 (1949).  
 Poofs, L. K.: Ežegodnik obščestva estestvoispitateljei prirodni pri Est SSR, 49, 219—226 (1956).  
 Reeder, G. W. and B. R. Cowles: Jour. Mammal., 32, 389—403 (1951).  
 Twente, J. W. Jr.: Ecology, 36, 706—732 (1955).



## LOS GEOTRECHUS DE LA VERTIENTE ESPAÑOLA DE LOS PIRINEOS (COL. TRECHIDAE)

Francois Español

Museo de Zoología de Barcelona

Barcelona

Analyse. Étude des *Geotrechus* du versant espagnol des Pyrénées, avec la description d'une nouvelle espèce cavernicole des environs de Bellver de Cerdanya (Lérida).

El gén. *Geotrechus*, creado y definido por Jeannel en 1919 agrupa una serie de formas estrictamente pirenaicas que suelen frecuentar los suelos arcillosos muy húmedos de las entradas, pero también de las zonas profundas de las cuevas comportándose, muchos de ellos, como típicos troglobios.

Hasta hace poco el género era sólo conocido de la vertiente francesa de los Pirineos, al W del departamento del Aude. El reciente descubrimiento en el Prepirineo catalán del *G. ubachi* Españ., descrito en una de mis notas precedentes, amplió notablemente hacia el sur el área de este interesante grupo de tréquidos cavernícolas e hizo prever el hallazgo de nuevos representantes españoles a medida que se intensificasen las exploraciones en los numerosos relieves calizos que accidentan el norte de Cataluña. Orientadas las actividades de nuestros jóvenes espeleólogos hacia tal objetivo, poco se ha tardado en ver confirmada dicha previsión al capturar el Sr. Seijas del Centro Excursionista Aguila un nuevo representante en la Fou de Bor, importante cavidad que se abre en las estribaciones de la Sierra del Cadí, no lejos de Bellver de Cerdanya (Lérida).

Con esta nueva adquisición el género cuenta ya con dos especies españolas, a colocar en el subgén. *Geotrechidius* y localizadas, ambas, en el dominio subterráneo del Prepirineo leridano.

### *Geotrechus (Geotrechidius) ubachi* Españ. (Fig. 1)

Lérida: avec del Xato, Llinás, cerca de Oliana, en los relieves occidentales del Solsonés; Bofia de la Matella de las Planes, Valle de Cabó, en el extremo oriental de la sierra del Boumort.

Especie la mayor del género (4,4—4,8 mm), definida principalmente por el cuerpo estrecho y alargado; la cabeza más larga que ancha, con las sienas poco convexas, subparalelas; el labro truncado por delante; las antenas largas y gráciles, alcanzando la mitad de los élitros; el protórax mucho más largo que ancho, de lados débil y largamente estrechados en línea casi recta hacia atrás, los ángulos posteriores rectos y precedidos

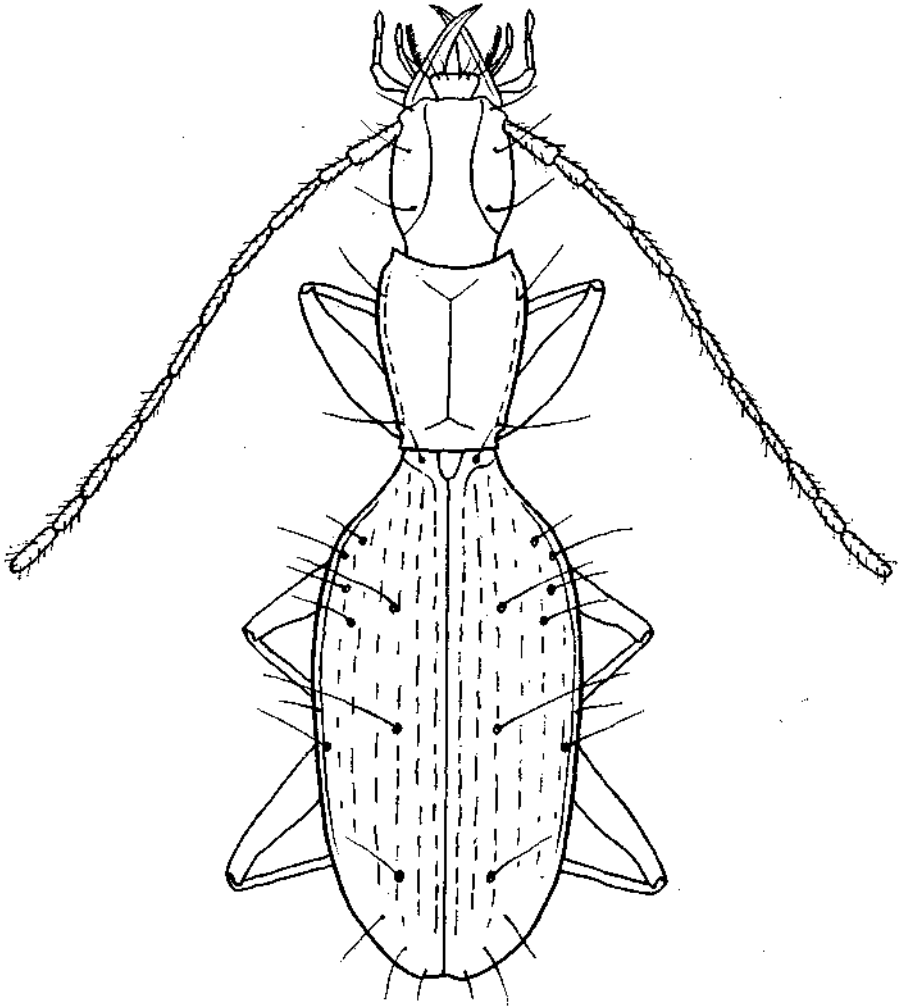


Fig. 1. *Geotrechus (Geotrechidius) ubachi* Español.

de un pequeño diente; la base apenas más estrecha que el borde anterior; los élitros doble tan largos como anchos, ligeramente pedunculados en la base, redondeados en los húmeros y con el borde prehumeral liso; estrías internas bien impresas, las externas apenas indicadas; poro interno de la serie umbilicada situado delante del nivel del segundo; tres sedas discales sobre la tercera estría, la primera muy alejada de la base y un poco por detrás del nivel del tercer poro de la serie umbilicada;

órgano copulador ♂ poco atenuado y en punta roma en la extremidad. Para más detalles véase la descripción original.

Por la talla fuera de lo normal y por la particular morfología del cuerpo se separa sin la menor dificultad del resto de representantes del género.

*Geotrechus (Geotrechidius) seijasi* n. sp. (Fig. 2)

Lérida: Fou de Bor, Bellever de Cerdaña, 16-IV-65, 1 ejem. ♀ sobre la arcilla muy húmeda, hacia el fondo de la cavidad. (J. Seijas leg.)

Long. 3,75 mm. Cuerpo bastante grácil, testáceo brillante, glabro.

Cabeza grande, más larga que ancha y casi tan ancha como el protórax; sienes poco abultadas, subparalelas; sin huellas de ojos; surcos

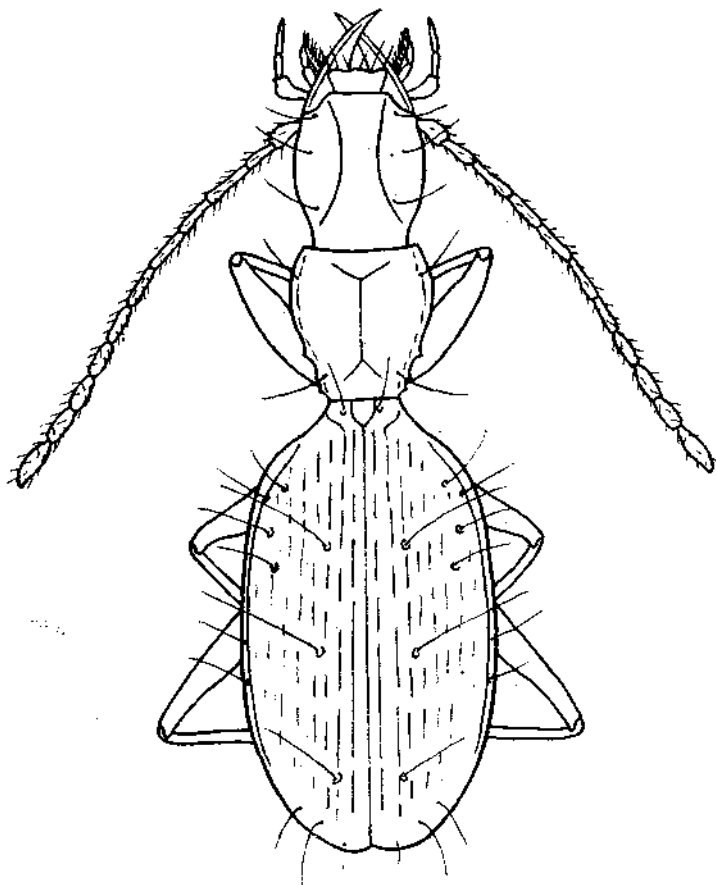


Fig. 2. *Geotrechus (Geotrechidius) seijasi* n. sp.

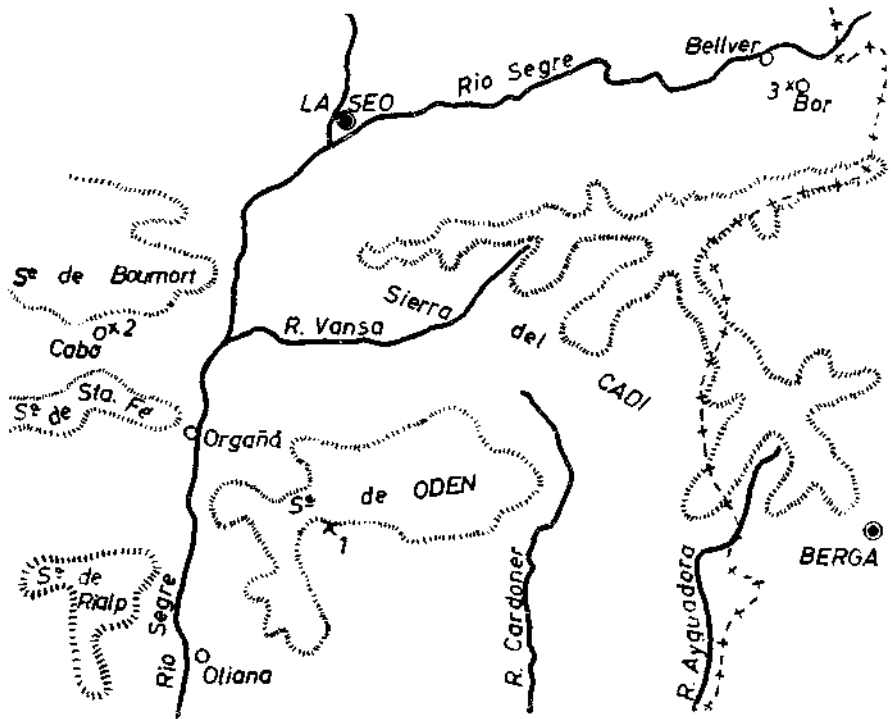


Fig. 3. Localizaciones del gén. *Geotrechus* en la vertiente española de los Pirineos: 1, Avene del Xato; 2, Eofla de la Matella de les Planes; 3, Fou de Bor.

frontales enteros y bien impresos; labro truncado por delante, ligeramente trilobulado; antenas proporcionalmente cortas y bastante robustas, sin alcanzar la mitad de los élitros y con los cuatro últimos artejos algo más engrosados que los precedentes; la fórmula antenal del único ejemplar examinado se ajusta al siguiente cuadro en el que cada unidad equivale a 1/28 mm.

Artejos	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º	9º	10º	11º
Longitud	6	4,8	6	5,4	5,6	5,6	5,5	5	5	4,8	7
Anchura	2,9	2	2	2	2	2	2	2,6	2,6	2,6	2,8

Protórax más corto que la cabeza, apenas más largo que ancho y con la máxima anchura antes del medio; los lados en curva ligera por delante, bastante estrechados y dibujando tres diminutas denticulaciones en su mitad posterior, convergentes hasta los ángulos posteriores; éstos mellados; base mucho más estrecha que el borde anterior; disco algo convexo; surcos medio y marginales muy finos, pero bien trazados.

Élitros subparalelos, 1,7 tan largos como anchos tomados conjuntamente; los húmeros poco marcados y con el borde prehumeral liso; estrías internas bien impresas y con los intervalos convexos; las externas casi borradas.

Quetotaxia como en *ubachi* Españ.

Órgano copulador ♂ desconocido.

Muy diferente de su vecino geográfico, *ubachi* Españ. por la talla menor, el cuerpo más robusto, las antenas mucho más cortas, el protórax casi tan ancho como largo, de forma diferente y con la base mucho más estrecha que el borde anterior, etc. (Compárense figuras).

En cuanto a sus caracteres distintivos frente a los otros representantes del género, solo cabe compararle con el grupo del *vulcanus* de cuyos componentes se separa sin dificultad por los siguientes detalles tomados de los cuadros de Jeannel y Coiffait: el epístoma no escotado en su borde anterior le distingue de *vandeli* Coiff. y *sulcatus* Coiff.; el borde prehumeral de los élitros liso, de *vulcanus* Ab.; la cabeza netamente más larga que ancha de *sauleyi* Arg. y *palei* Four.; diferente, en fin, de *andrae* Jeann. y *aldensis* Jeann. por la forma sensiblemente distinta del pronoto.

Dedicado a su descubridor D. J u a n S e i j a s del Centro Excursionista Águila (S. I. E.) de Barcelona .

#### Bibliografía

Coiffait, H., 1962: Monographie des *Trechinae* cavernicoles des Pyrénées. Ann. Spéleol. t. XVII. p. 119.

Español, F., 1965: Los tréquidos cavernícolas de la Península Ibérica e islas Baleares. Publ. Inst. Biol. Apl. t. XXXVIII, p. 135.

Jeannel, R., 1926—1928: Monographie des *Trechinae*. L'Abeille, t. XXXV, p. 144.



**DIE PHOTOREZEPTION BEI TROGLOPHILUS NEGLECTUS KR.**

Matija Gogala

Biologisches Institut der Biotechnischen Fakultät

Ljubljana

Voir la publication:

Gogala M., 1966. Die Photorezeption bei *Troglophilus neglectus*  
Kr. — *Biološki vestnik*, Ljubljana, 14: 91—96.





**EXPÉRIENCE DE COLONISATION SOUTERRAINE  
AQUATIQUE PAR *NIPHARGUS* (CRUST. AMPHIPODES)  
premiers résultats biologiques**

René Ginet

Laboratoire de Zoologie Générale de la Faculté des Sciences

Lyon

L'origine de la présente communication remonte à 1952. Il y a treize ans en effet, une courte note publiée dans le Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon (Ginet, 1952 b) faisait part de l'abandon, dans une grotte de la région lyonnaise (La Balme, Isère), de quelques individus appartenant à des espèces hypogées qui avaient été prélevés dans d'autres cavités souterraines jurassiennes ou alpines, et qui étaient normalement absentes de la caverne ainsi colonisée. Ces espèces transplantées étaient:

- un troglobie terrestre: *Royerella villardi* (Coléoptère Bathysciiné);
- deux aquatiques: *Caecospheroma virei* (Crustacé Isopode),  
*Niphargus virei* (Crustacé Amphipode).

Les deux premières citées n'ont jamais été ultérieurement reprises; l'expérience n'ayant pas été renouvelée pour elles, nous ne considérerons donc ici que le cas de *N. virei*.

**Considérations générales**

Le résultat, positif ou négatif, de semblables transplantations de faune présente un intérêt théorique certain, qui dépasse d'ailleurs le cadre de la biologie exclusivement souterraine; les conclusions à en attendre pourront en effet aider à résoudre des problèmes portant vers trois directions principales; deux sont connexes: biogéographie et écologie, la troisième (croissance des espèces étudiées) étant d'un objet plus différent.

Par résultat négatif, il faut entendre le fait que aucune reprise d'individus n'aura été pratiquée, ultérieurement à son transport dans la grotte colonisée. Le résultat positif, par contre, est concrétisé par l'obtention de générations successives de l'espèce en cause, qui prouvent son acclimatation totale dans son nouveau domaine, en dehors de toute intervention expérimentale humaine autre que son transport initial.

**A. Biogéographie et écologie:** la limite de la répartition géographique actuelle d'une espèce peut provenir de deux effets différents: d'une part, elle peut être consécutive aux vicissitudes biogéologiques antérieures à l'époque présente; d'autre part, elle peut résulter de causes écologiques immédiates, résidant dans la variété des conditions de l'environnement, favorables ou néfastes au maintien d'une espèce à tel ou tel endroit. Si

les milieux naturels semblent en première analyse équivalents et si, pourtant, l'espèce existe dans l'un et ne se maintient pas dans l'autre, cela laisse supposer l'intervention de facteurs écologiques inapparents dont la mise en évidence exige une étude plus poussée et minutieuse.

Par exemple, *Niphargus virei* est un grand Amphipode répandu, en France, dans les eaux souterraines du Jura septentrional et central, ainsi que dans l'Ardèche calcaire. Cette espèce est par contre absente dans une zone large de 150 à 200 Km. qui sépare ces deux régions, zone dans laquelle, en partie, existent pourtant des terrains de nature karstique, analogues à ceux où prospère *N. virei*. Cette lacune biogéographique naturelle pourrait être expliquée en particulier par l'action des glaciations quaternaires, qui ont justement intéressé une grande partie de cette région intermédiaire et qui auraient motivé la destruction des populations de *N. virei* préexistantes (Ginét, 1953); d'autres espèces au contraire, abondantes dans toute cette région (*N. longicaudatus* surtout), auraient soit survécu, soit colonisé de nouveau cette région après le retrait des glaciers, problème qu'il n'est pas de mon propos d'envisager ici.

Donc, réussir à acclimater une colonie de *N. virei* dans cette région intermédiaire reviendrait à démontrer qu'effectivement ce sont des causes à l'échelle géologique qui auraient modelé l'aire actuelle de ces animaux, et l'on pourrait en outre acquérir ainsi quelques aperçus sur l'ancienneté de la pénétration sous terre de leurs ancêtres épigés.

Au contraire, l'échec d'une semblable tentative permettrait de penser que l'absence de cette espèce dans telle région pourrait être consécutive à des facteurs écologiques actuels, et d'engager alors une recherche détaillée dans cette direction.

**B. Croissance:** des travaux antérieurs (Ginét, 1960) ont analysé le cycle biologique de *Niphargus virei* et exposé les croissances relative et absolue (c'est-à-dire chronologique) de cette espèce. Les valeurs obtenues montrent des différences considérables avec les Amphipodes épigés, différences portant essentiellement sur un ralentissement d'ensemble de tous les processus biologiques de l'espèce hypogée. Ces résultats furent acquis grâce à des élevages en milieu reconstitué au Laboratoire, et furent confirmés par des observations de contrôle pratiquées dans la grotte-laboratoire de Moulis. Dans cette cavité, les élevages vivaient dans une ambiance naturelle, à ceci près que les individus étudiés devaient être nécessairement entreposés dans des aquariums de tailles variées, mais toujours très restreintes par rapport au domaine naturel. Les analyses biométriques ayant permis de montrer une influence de ce confinement modifiant la croissance relative des jeunes *N. virei*, il était utile de prévoir une expérimentation complémentaire pour parfaire les résultats acquis au Laboratoire et, éventuellement, en comparer les données avec la croissance en milieu strictement naturel. De ce besoin naquit l'idée d'acclimater de jeunes *virei* d'âge connu, dans une grotte non aménagée, dont le biotope aquatique serait aussi voisin que possible du biotope d'origine et d'où ils sont normalement absents.

### Processus expérimental

La grotte de la Balme (Isère) se prêtait bien à une telle expérience. Située à une trentaine de kilomètres au Sud de la station de *N. virei* la plus proche, elle est parcourue par une rivière souterraine dont les eaux, très calmes, noient le plancher d'une vaste galerie sur une hauteur de 0 à 4 mètres et une longueur d'environ 140 mètres. Les descriptions topographique, zoologique et écologique en ont été faites antérieurement (Ginet, 1951, 1952 a; Juguet, 1959); or, ces conditions d'environnement correspondent assez bien avec celles de la grotte de Corveissiat (Ain) où prospère une abondante population de *N. virei* et qui se trouve dans l'aire biogéographique naturelle de cette espèce (Ginet, 1960; Ariagno et Ginet, 1963).

La transplantation initiale rappelée plus haut n'ayant donné aucun résultat, l'expérience fut donc recommencée en 1957, puis en 1961, dans des conditions chaque fois différentes; et les observations faites depuis ont montré que l'on peut désormais tenir la grotte de La Balme comme une station nouvelle pour *N. virei*, car l'espèce s'y est maintenue, a prospéré et s'y reproduit.

C'est ce résultat que, préalablement aux analyses plus détaillées qui n'ont pas encore été faites (car les documents sont encore rares et les captures peu nombreuses) je me propose de signaler en résumant les principaux termes de cette expérience:

- a) Espèce: *Niphargus virei* Chevreux 1896.
- b) Population d'origine: résurgence de Corveissiat (Ain).
- c) Grotte colonisée: rivière souterraine de la Balme (Isère).
- d) Dates des tentatives:
  1. 3-4-52,
  2. 13-2-57,
  3. 27-11-61.
- e) Individus transplantés:
  1. 3 ♂♂ et ♀♀ adultes;
  2. 250 nouveau-nés, libérés au laboratoire par leurs mères, au maximum 8 jours et pour la plupart 2 jours avant leur dépôt dans la grotte de La Balme;
  3. 340 jeunes libérés par leurs mères entre le 1<sup>er</sup> Juin et le 31 Août 1961, conservés au laboratoire en aquarium sur fond d'argile, à 11° C; âge au moment du lâcher à La Balme: de 3 à 6 mois (donc après leur première mue); témoins conservés au laboratoire.
- f) Lieu des lâchers:<sup>1</sup>
  1. à 25 m. de l'embarcadère; profondeur: 0,20 m.; fond sableux;
  2. même lieu; profondeur: 0,50 m.; fond argilo-sableux, courant très faible. Température: environ 11°;

<sup>1</sup> On se reportera éventuellement au plan et à la description publiés précédemment (Ginet, 1952, p. 6—7).

3. 5 points différents répartis en 2 lots au premier et au deuxième tiers de la longueur navigable; fond sableux; profondeur 0,50 à 4 m.; courant nul. Température: 11°7. Le volume total du lac pouvant être évalué très approximativement à un millier de mètres cubes d'eau, la dilution est donc d'environ 1 individu pour 3 m<sup>3</sup>.

g) Techniques de reprises:

La conformation des rives du lac exclut toute possibilité de récolte à vue; les captures sont donc pratiquées à l'aide de balances du type habituel appâtées à la viande, immergées à partir du bateau. A chaque récolte, 7 à 9 de ces instruments sont répartis sur toute la longueur du lac et laissés 24 heures en place.

h) Détail des reprises (tableau 1):

ANNÉES: 195.	2	3	4	5	6	7	8	9	60	1	2	3	4	5
LÂCHERS n°	1					2				3				
RÉCOLTES														
<u>dates</u>														
<u>nombre:</u>		6	1	0	0	5	1	6	0		11	4	23	25
au total		0				0	0				6		20	
> 10 mm.													6	7
<u>N. virei</u>													3	

### Commentaires et discussions

Ce n'est qu'à la récolte de Juin 1964, c'est-à-dire 3 ans exactement après le dernier lâcher, que la certitude fut acquise de l'acclimatation de *N. virei* dans sa nouvelle station.

Auparavant, les prélèvements n'avaient fourni qu'épisodiquement des individus de petite taille (4 à 5 mm.), qui présentaient superficiellement les caractéristiques générales de l'espèce *virei* (en particulier, lobe postérieur très apparent à la 4<sup>e</sup> plaque coxale) mais qui, à la dissection, se révélèrent pour une grande partie pourvus de lamelles incubatrices, montrant leur état sexuel adulte ou proche de la puberté. *N. virei* acquérant normalement sa maturité génitale lorsque le corps mesure 14 à 16 mm. (Ginet, 1960, p. 187), vers l'âge de 2 à 3 ans en élevages, il ne pouvait donc s'agir d'individus appartenant à cette espèce; leur étude systématique

permet de les rapporter à *N. kochianus*, jusqu'alors inconnue dans la grotte de La Balme.<sup>2</sup>

Mais les prélèvements des 18 Juin et 23 Décembre ainsi que celui du 10 Juillet 1965, parmi un certain nombre de petits individus analogues aux précédents, fournirent le premier 6 individus (sur 23), le second 3 (sur 20), le troisième 7 (sur 25), dont la taille s'échelonnait de 10 à 20 mm. et qui, de ce fait, sont en toute certitude des *N. virei*. Certains furent mesurés et relâchés, d'autres ramenés au laboratoire et disséqués.

**Tableau 2:** détail des récoltes de *N. virei* à la Balme  
(P 7 = longueur du propode du 7<sup>e</sup> péréiopode)

Date	Taille du corps (mm.)	Rejetés	Tués	Sexe	Marsupium	P 7 (mm.)
18-6-64	A. 20		X	♀	complet	3,30
	17/19	X		?		
	17		X	♀	incomplet	3,04
	B. 12		X	♂		1,85
	9/11	X		?		
	10		X	ind.		1,45
23-12-64	15		X	♀	incomplet	2,40
	13/15	X		?		
	13		X	♂		2,17
10-7-65	18/22	X		♀	en gestation	
	18/22	X				
	16/18	X				
	17		X	♀	incomplet	2,8
	12/14	X				
	12/14	X				
	14		X	♂		2,2

Ces récoltes sont encore trop peu abondantes pour permettre des conclusions biologiques précises. Quelques observations peuvent cependant être faites, apportant des éléments pour répondre aux questions initialement posées.

1. La rivière souterraine de la grotte de La Balme doit désormais être considérée comme une station nouvelle, bien que artificielle, pour *N. virei*.

<sup>2</sup> Les gnathopodes sont en effet révélateurs de cette détermination. La présence insoupçonnée de cette espèce est d'ailleurs fort gênante pour déterminer les individus de petite taille récoltés à La Balme, dont il est difficile d'affirmer sans ambiguïté s'il s'agit de jeunes *virei* ou de *kochianus* (surtout dans le cas des mâles): leur analyse détaillée est en cours; on rejoint d'ailleurs là un problème évoqué par de Rougemont (*in* Humbert, 1877) et récemment remis en valeur par Jersche (1963), touchant à l'évolution morphologique des stades juvéniles de *Niphargus* et pouvant apporter des arguments à la question de la néoténie, en tant que facteurs d'évolution de certains cavernicoles.

2. Les tailles des individus récoltés le 18-6-64 se répartissent assez bien en deux lots: A (17 à 20 mm.) et B (10 à 12 mm.). Il s'agit là, selon toutes vraisemblances, d'individus appartenant à deux générations, le lot A provenant du stock initial (alors âgé de 3 ans) et le lot B étant formé des rejetons de ces individus d'origine. Les captures ultérieures se répartissent également en plusieurs groupes de tailles. Si l'on tient compte que, parmi les nombreux individus récoltés mesurant 3 à 10 mm., outre *N. kochianus*, doivent également figurer un certain nombre de très jeunes *N. virei*, on peut penser que au moins 3 générations successives (y compris celle des individus initiaux) se partagent ces récoltes, démontrant encore la parfaite acclimatation de *N. virei* dans son nouveau biotope.<sup>3</sup>

3. Le résultat positif de cette expérience permet de confirmer que l'absence naturelle de *N. virei* dans cette grotte ne découle pas d'une incompatibilité écologique actuelle, entre les besoins de cette espèce et l'habitat offert par la rivière souterraine de La Balme, mais que l'on doit rechercher l'origine de cette absence parmi les vicissitudes géologiques antérieures. La grotte ayant été recouverte par les glaciers quaternaires (Riss et Würm), on peut effectivement trouver là une cause certaine à la destruction des colonies préexistantes; il ne fut pas donné ensuite à *N. virei* la possibilité de reconquérir le terrain perdu: *N. virei* est une espèce de grande taille, qui vit dans les massifs calcaires; d'autres espèces plus petites, de moeurs plus «phréatiques» (*N. longicaudatus*, *N. kochianus*) purent au contraire, après le retrait des glaces, peupler de nouveau cette région (Ginét et David, 1963).

4. Deux lâchers massifs furent effectués (1957 et 1961) et seul, semble-t-il, le second fut efficace: la différence entre ces deux expériences résidait surtout dans le fait que, dans le lot de 1961, les individus avaient été conservés quelques mois sur argile au laboratoire, où ils passèrent le cap délicat de leur première mue; dans le lot de 1957 au contraire, furent utilisés des nouveau-nés abandonnés dès leur naissance dans leur nouveau domaine. On peut trouver là une confirmation aux observations antérieurement acquises (Ginét, 1955; Gounot, 1960) sur la nécessité des éléments fournis par l'argile pour assurer les premiers stades de la vie de *N. virei*. Il est logique de penser aussi que les individus du lot de 1961, plus âgés, étaient plus aptes à supporter le choc physiologique consécutif à leur transplantation que ceux du premier lot.

5. Enfin, la comparaison des longueurs du propode du 7<sup>o</sup> péréiopode par rapport à la taille du corps des individus, d'une part récoltés à La Balme, d'autre part élevés au laboratoire comme témoins, confirme, malgré le faible nombre de documents, les résultats antérieurement acquis concernant la «difformité» des *Niphargus* conservés en espace exigu.

<sup>3</sup> Cette acclimatation est concrétisée par la capture, le 10 Juillet 1965, d'une femelle gestante, portant de nombreux nouveau-nés dans son marsupium et affirmant ainsi l'existence de plusieurs générations successives de *N. virei* dans le Lac de La Balme.

Tableau 3

Taille du corps (mm.)	Longueur du propode du 7 <sup>e</sup> péréiopode (mm.)			
	Récoltes (milieu naturel)		Élevages (laboratoire)	
	Corveissiat (1960) A	La Balme (1964) B	antérieurs à 1960 A	témoins (1964) B
17/19	2,9 à 3,4	{ 3,3 3,0 2,8	2,1 à 2,6	{ 2,6 2,2 2,2
11/15	1,95 à 2,6	{ 2,4 2,2 2,2 1,85	1,55 à 1,8	{ 1,5 1,5 1,5 1,4

A: limites de sécurité de la moyenne; B: valeurs individuelles.

A la lecture du tableau 3, on constate que les longueurs du propode du 7<sup>e</sup> péréiopode, pour les individus récoltés à La Balme, correspondent assez bien à celles mesurées sur les individus issus de la population naturelle d'origine; les mêmes mesures, pour les témoins élevés de 1961 à 1964 au laboratoire, correspondent bien à celles extraites des élevages antérieurs à 1960.

Il n'est bien entendu pas question de tirer une conclusion statistiquement sûre d'un aussi faible nombre de données individuelles; on ne peut cependant pas, ne pas remarquer la nette concordance qui existe entre deux données d'origines très différentes; se confirme ainsi l'influence du confinement (par un élevage en volume restreint) sur la croissance relative des individus: pour des tailles égales du corps, les membres restent plus courts en élevages que sur les individus qui ont grandi librement dans un volume d'eau proportionnellement illimité. D'autres mesures doivent être pratiquées pour compléter cette intéressante donnée.

Malgré le faible nombre des individus capturés, consécutif aux aléas de l'expérience, le travail exposé ici permet donc un certain nombre d'observations utiles à propos de divers aspects biospéologiques généraux. Il serait bon, maintenant que l'on peut en envisager le succès, de tenter de nouvelles expériences analogues: elles ne peuvent cependant porter de fruits que si, auparavant, toutes les précautions ont été prises pour éviter les confusions systématiques et si l'on connaît bien au préalable le biotope colonisé et la biologie générale de l'espèce étudiée. Il reste à attirer l'attention, ainsi que l'a d'ailleurs fait A. Vandel à ce propos (1964, p. 49) sur la prudence que l'on doit observer pour de telles expériences; en tout état de cause, il faut dès l'origine en publier les

données, de manière à expliquer d'éventuelles captures ultérieures qui pourraient sembler biogéographiquement aberrantes et entraîner à des spéculations d'emblée erronées.

#### Ouvrages cités

- Ariagno D., Ginet R., 1963: La grotte de Corveissiat (Ain); Topographie et faune. Ann. Spéléo., XVIII, 4, p. 533—537.
- Ginet R., 1951: Étude écologique de la grotte de La Balme (Isère). Bull. Biol. Fr. et Belg. LXXXV, 4, p. 422—447.
- Ginet R., 1952 a: La grotte de La Balme (Isère). Topographie et faune. Bull. Soc. Linn. Lyon, 21<sup>e</sup> année, 1—2, p. 4—17 et 27—30.
- Ginet R., 1952 b: Essai d'acclimatation des cavernicoles dans la grotte de La Balme (Isère). Bull. Soc. Linn. Lyon, 21<sup>e</sup> année, 8, p. 201—202.
- Ginet R., 1953: Contribution à la connaissance de la faune cavernicole du Jura méridional. Influence des glaciations quaternaires. C. R. 1<sup>o</sup> Intern. Congrès Spéléo., Paris, III, p. 125—130.
- Ginet R., 1955: Études sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers; relations avec le limon argileux. Bull. Soc. Zoo. Fr., LXXX, 5/6, p. 332—349, 1 pl.
- Ginet R., 1960: Écologie, Éthologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). Ann. Spéléo., 15, 1/2, 254 pp., 5 pl.
- Ginet R., David J., 1963: Présence de *Niphargus* (Amphipode Gammaridé) dans certaines eaux épigées des forêts de la Dombes (département de l'Ain, France). Vie et Milieu, 14, 2, p. 299—310, 1 pl.
- Gounot A. M., 1960: Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés). Ann. Spéléo., XV, 3, p. 501—526.
- Humbert A., 1877: Description de *Niphargus puteanus* var. *foretii*. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 14, p. 278—364, pl. VI—VII.
- Jersche G., 1963: Zur Artfrage und Variabilität von *Niphargus tatrensis* Wrzesniewski (Ein Beitrag zur postembryonalen Veränderung taxonomischer Merkmale). Z. Zool. Systemat. Evol.-Forsch., Dtsch., 1, 3—4, p. 240—276.
- Juget J., 1959: Recherches sur la faune aquatique de deux grottes du Jura Méridional français: la grotte de La Balme (Isère) et la grotte de Corveissiat (Ain). Ann. Spéléo. XIV, 3/4, p. 391—401.
- Vandel A., 1964: Biospéologie — La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 619 pp.

Discussion: G. T. Jefferson.



## ACTIVITÉ PRODUCTRICE DE LA MICROFLORE DE LIMONS ARGILEUX SOUTERRAINS

Anne-Marie Gounot

Laboratoire de Zoologie Générale de la Faculté des Sciences

Lyon

Des analyses microbiologiques de limons argileux souterrains ont montré la présence d'une population variée de bactéries autotrophes et hétérotrophes. Leurs besoins nutritionnels ont été étudiés. Beaucoup sont capables de synthétiser des vitamines et des acides aminés. Ceci suggère un rôle possible dans l'alimentation des animaux cavernicoles limivores.

Microbiological analysis of cave clayey silts have shown a variety of autotrophic and heterotrophic bacteria. Their nutritional requirements have been investigated. Their high capacity for vitamins and amino-acids synthesis suggests a possible role in the feeding of cavernicolous mud-eating fauna.

Les recherches entreprises pour préciser le rôle nutritif du limon argileux pour les animaux cavernicoles fouisseurs, tels que les Crustacés Amphipodes du genre *Niphargus* (Ginet, 1955; Gounot, 1960), m'ont amenée à poursuivre l'analyse microbiologique de limons souterrains: on sait en effet que ces sédiments renferment un peuplement varié de bactéries autotrophes et hétérotrophes (Dudich, 1930; Mason-Williams et Benson-Evans, 1958; Caumartin, 1959, 1963; Fischer, 1959; Varga et Takats, 1960; Bene et coll., 1964; Vandel, 1964, chap. 19).

J'ai donc d'une part étudié le limon argileux tapissant le fond de gours, situés dans la grotte de Hautecourt (Ain), fermée actuellement aux visiteurs pour la préserver des pollutions artificielles (Ginet, 1965). Ces bassins d'eau calme sont abondamment peuplés de *Niphargus*. A titre de comparaison, deux autres prélèvements ont été d'autre part analysés: un limon argileux provenant d'un gour de la Grotte des Dérarnats, située à St-Martin-en-Vercors (Drôme) (Ginet et Genest, 1954) et des échantillons d'argile prélevés en divers points de la Grotte des Ferrières, près de la Chapelle-en-Vercors (Drôme) (Ginet et Genest, 1954). Les techniques utilisées sont celles de la bactériologie du sol (Pochon et Tardieux, 1962; Lochhead et coll. 1957, 1959); un exposé précis des méthodes de prélèvement et d'analyse sera publié ultérieurement.

### Détermination des groupes nutritionnels et recherche des acides aminés

Dans une précédente note (Gounot, 1964), j'ai signalé que la microflore de l'argile issue de la grotte de Hautecourt était comparable qualitativement à celle d'un sol épigé, quoique moins abondante: tous

les groupes fonctionnels y sont présents, et actifs. Des analyses ultérieures, en particulier l'étude des groupes nutritionnels, ont permis de préciser ces premiers résultats.

Pour évaluer l'activité productrice de la microflore d'un sol, on peut en effet, à l'exemple de Lochhead (1957) classer les germes en groupes nutritionnels, d'après leurs exigences trophiques et, par conséquent, leur pouvoir de synthèse. En première approximation, les germes se répartissent en trois groupes, selon leurs besoins en acides aminés et en vitamines:

Groupe I. Germes proliférant dans un milieu minéral glucosé exempt d'acides aminés et de vitamines; ils sont par conséquent capables d'en faire la synthèse.

Groupe II. Germes exigeant, outre leur support minéral glucosé, un apport d'azote organique (sous forme d'acides aminés); les vitamines n'étant pas nécessaires à leur culture, ils doivent en faire la synthèse.

Groupe III. Germes se développant seulement dans un milieu minéral glucosé additionné à la fois d'acides aminés et de facteurs de croissance.

Ce schéma est évidemment simplifié: dans ce groupe III, en effet, il est fort possible que certaines bactéries n'ayant besoin que d'une seule ou d'un petit nombre de vitamines, soient capables de synthétiser les autres, ou encore que certaines produisent des acides aminés, si on leur fournit les vitamines appropriées. La complexité des analyses ne m'a pas permis encore d'envisager de telles éventualités.

Trois récentes analyses du limon de la grotte de Hautecourt et celles des prélèvements issus des deux grottes du Vercors, m'ont permis d'établir la répartition suivante (tableau):

Origine du limon date	Hautecourt			Déramats	Ferrières
	L/64	V/64	V/65	VI/64	VI/64
Microflore totale (nbre de germes/1 g. de limon) <sup>1</sup>	20 Millions	20 M	30 M	2 Millions	4 Millions
dont   Bactéries	13,5 M	13,5 M	22 M	1,9 M	4 M
Actinomycètes	6,5 M	6,5 M	8 M	0,1 M	—
Groupes nutritionnels (Bactéries seulement)					
Groupe I	19 %	22 %	23 %	18 %	92 %
Groupe II	38,5 %	43,5 %	40 %	40,5 %	3,5 %
Groupe III	42,5 %	34,5 %	37 %	41,5 %	4,5 %

De ce tableau, il ressort que dans les limons immergés provenant de Hautecourt et des Déramats, près de 60 % des bactéries font la synthèse

<sup>1</sup> Nombre de germes par gramme de limon, rapporté au poids sec c'est-à-dire dans l'équivalent frais de 1 g. de limon sec.

de vitamines, environ 20 % sont en outre capables de synthétiser des acides aminés. Ces proportions sont encore beaucoup plus élevées dans l'argile de la grotte des Ferrières.

J'ai démontré précédemment (1964) la présence effective de plusieurs vitamines du groupe B dans les filtrats des cultures de diverses bactéries de l'argile. Les acides aminés, synthétisés par les bactéries du group I, peuvent également être mis en évidence dans les cultures, lorsque le développement a eu lieu sans apport d'azote organique. Pour cela, la culture est faite dans un milieu minéral de *Lochhead* glucosé à 0,5 %; les acides aminés libérés par les bactéries sont mis en évidence par chromatographie sur couche mince, après séparation sur colonne de résine (*Randera th*, 1962). Six souches de bactéries isolées soit du limon de Hautecourt, soit de l'argile des Ferrières, ont été testées de cette façon. L'identification précise de toutes les taches sur les chromatogrammes n'a pas toujours été aisée car certaines sont faibles, ou superposées. Cependant on note la présence indiscutable, dans tous les filtrats, de glyco-colle, alanine et valine; quoique moins nettement existent aussi l'acide glutamique et très probablement la sérine et la thréonine. Il semble qu'il y ait en outre, selon les cas, des traces d'acide aspartique, de leucine, de tyrosine ou phénylalanine (?), de lysine, etc. . . .

Donc les germes isolés des limons argileux souterrains sont effectivement capables de faire la synthèse de divers acides aminés, à partir d'un substrat exempt d'azote organique. Il reste à montrer que cette synthèse, observée dans des milieux de culture au laboratoire, a lieu aussi bien dans le milieu naturel, c'est-à-dire dans les grottes.

### Considérations écologiques

La recherche des acides aminés — ou des vitamines — dans le limon lui-même n'a pas encore été faite, mais divers arguments tendent à prouver que de telles biosynthèses sont possibles dans des conditions comparables à celles du milieu souterrain:

1. La température des grottes où les limons ont été récoltés se situe vers 8 à 9° C pour la grotte de Hautecourt (*Ginet*, 1965) et vers 7° C pour celles du Vercors (*Ginet* et *Genest*, 1954). Au laboratoire, les cultures sont incubées généralement à 25—26° pour obtenir plus rapidement des résultats, les analyses étant déjà fort longues à cette température; mais des expériences ont montré que les bactéries isolées ainsi des limons souterrains se développent aussi bien à 10°, ou même à 4°, et qu'elles conservent alors leurs propriétés biochimiques (aptitude à proliférer sans azote organique ou sans vitamines); la croissance est seulement plus lente.

2. Les limons souterrains constituent un milieu pauvre, mais ils renferment toutefois toujours un peu de matière organique. Ainsi, le limon de Hautecourt contient, par gramme de limon sec., environ 1,1 % de carbone organique et 0,16 % d'azote organique; ces quantités sont faibles, mais elles sont suffisantes pour assurer la vie bactérienne, car

les germes des limons souterrains ont faibles exigences nutritionnelles. Bien que n'étant pas des autotrophes — encore que ceux du groupe I se comportent en autotrophes vis-à-vis de la source azotée — ils peuvent se développer sur des milieux simples et assez pauvres (milieu minéral au glucose ou au citrate, extrait de terre, etc. . . ). De plus, j'ai pu vérifier que la microflore du limon de Hautecourt se développe aussi bien sur un milieu gélosé contenant uniquement un extrait aqueux de ce limon, que sur le milieu à l'extrait de terre de jardin utilisé habituellement.

3. Le test de Balicka (1962) a permis de prouver que dans de telles conditions (basse température, milieu à l'extrait d'orgile) la production d'acides aminés a toujours lieu. Ce test consiste à placer un disque de papier chromatographique sur une plaque de milieu gélosé, où se sont préalablement développées les bactéries à étudier; la révélation ultérieure à la ninhydrine donne de taches colorées, à l'emplacement des colonies qui libèrent des acides aminés. Ce test rapide — mais moins précis évidemment que l'analyse des groupes nutritionnels — a été pratiqué sur des plaques de milieu gélosé à l'extrait de terre ou d'argileensemencées avec une suspension du limon de Hautecourt: d'après ce test, environ 60 % des colonies avaient produit des acides aminés libres, et cela lorsque les cultures ont été faites aussi bien à 10° qu'à 26°, sur milieu à l'extrait d'argile comme sur celui à l'extrait de terre.

4. Les bactéries produisant des vitamines ou des acides aminés constituent une fraction importante de la microflore totale du limon argileux: ainsi, dans un gramme de limon de la grotte de Hautecourt, le nombre de germes synthétisant des acides aminés (groupe I) atteint 2,5 à 5 millions, le nombre de germes synthétisant des vitamines (groupes I et II), près de 10 millions. Leur importance dans les cycles nutritionnels écologiques n'est donc pas négligeable, surtout lorsqu'on les compare aux peuplements beaucoup moins abondants d'autotrophes sensu stricto, tels que les Nitrobactéries ou les Thiobactéries (évaluées à quelques milliers de germes (1 g. de limon) ou encore aux peuplements fixateurs d'azote aérobies ou anaérobies (*Azotobacter*: 100 à 250 germes; *Clostridium*: 100 à 1500 germes/1 g. de limon) (Varga et Takats, 1960; Gounot, 1964).

### Conclusion

L'analyse microbiologique de trois limons argileux souterrains a donc révélé la présence constante et abondante de bactéries douées d'un fort pouvoir de synthèse et remarquables en particulier par leur aptitude à produire des acides aminés et des vitamines. Leur activité s'exerce à basse température et sur un substrat constitué d'extrait d'argile de grotte; le milieu souterrain est donc tout à fait compatible avec ces biosynthèses.

Il est donc logique de supposer que, dans les grottes, ces germes jouent un rôle actif dans l'évolution et l'enrichissement des limons minéraux en substances organiques. Par suite, ils pourraient constituer un

chaînon important dans les cycles alimentaires souterrains, en participant à la nutrition des animaux cavernicoles limivores: vivants, ces germes excrètent dans le milieu les produits de leur métabolisme; après leur mort, la lyse des cellules libère les substances bactériennes; ils peuvent également être absorbés et digérés par les microphages.

#### Ouvrages cités

Balicka (N.), 1962: A method of preliminary selection of microorganisms with regard to their ability to produce free amino-acides. Inf. Tech. Microb. du Sol, n° 1, 14—17.

Bene (R.), Girard (T.) et Baldo (S.) 1964: Étude microbiologique d'un sol de grotte (grottes des Sarrazins — Lourdes). Bull. Ass. Diplômés Microbiol. Fac. Pharm., Nancy, n° 96, 3—8.

Caumartin (V.), 1959: Quelques aspects nouveaux de la microflore des cavernes. Ann. Spéléol., XIV, 147—157.

Caumartin (V.), 1963: Review of the Microbiology of Underground Environnents. Nat. Speleol. Soc. Bull., XXV, Part 1, 1—14.

Cook (F. D.) et Lochhead (A. G.), 1959: Growth factor relationships of soil microorganisms as affected by proximity to the plant root. Canad. J. Microbiol., V, 323—334.

Dudich (E.), 1930: Die Nahrungsquellen der Tierwelt in der Aggteleker Tropfsteinhöhle. Allat. Közlem. XXVII, 77—85.

Fischer (E.), 1959: Bakterie dwóch zbiorników wodnych jaskiń tatrzańskich. (Les bactéries de deux réservoirs d'eau des grottes des Tatra). Polskie Arch. Hydrobiol., VI, 189—199. (Rés. angl.).

Ginet (R.), 1955: Études sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers: relations avec le limon argileux. Bull. Soc. Zool. Fr., LXXX, 332—349.

Ginet (R.), 1965: Une «Réserve biologique souterraine»: la grotte de Hautecourt (Ain, France). Spelunca Bull., n° 1, 6—16.

Ginet (R.) et Genest (L. C.), 1954: Faune cavernicole du Vercors. I. Stations prospectées pendant la campagne 1953. Bull. Soc. Linn. Lyon, XXIII, 2/3, 47—80.

Gounot (A. M.), 1960: Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés). Ann. Spéléol., XV, 501—526.

Gounot (A. M.), 1964: Recherches sur la production de vitamines par la microflore d'un limon argileux souterrain. Actes VI<sup>e</sup> Cong. Nat. Spéleo. Spelunca (4<sup>e</sup> série), Mém. n° 4, 173—180.

Lochhead (A. G.), 1957: Qualitative studies of soil microorganisms. XV. Capability of the predominant bacterial flora for synthesis of various growth factors. Soil Sci., LXXXIV, 395—403.

Mason-Williams (A.) et Benson-Evans (K.), 1958: A preliminary investigation into the bacterial and botanical flora of caves in South Wales. Great Britain Cave Research Group Pub., n° 8, 70 p.

Payne (T. M. B.), Rouatt (J. W.) et Lochhead (A. G.), 1957: The relationship between soil bacteria with simple nutritional requirements and those requiring amino acids. Canad. J. Microbiol., III, 73—80.

Pochon (J.) et Tardieux (P.), 1962: Techniques d'analyse en Microbiologie du sol. Ed. de la Tourelle, St. Mandé, 111 p.

Randerath (K.), 1962: »Dünnschicht — Chromatographie«. Chromatographie sur couches minces. Trad. fr. 1964, Gauthier-Villars, Paris, 294 p.

Vandel (A.), 1964: Biospéologie — La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

Varga (L.) et Takats (T.), 1960: Mikrobiologische Untersuchungen des Schlammes eines wasserlosen Teiches der Aggteleker Baradlá Höhle. Acta Zool. Acad. Sci. Hungar., VI, 429—437.

## LA RÉPARTITION DES COLÉOPTÈRES TROGLOBIES EN BULGARIE

Vassil B. Gueorguiev

Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences de Bulgarie

Sofia

En 1878 au cours d'une tournée en Bulgarie, le naturaliste hongrois Eduard Merkl fait une visite des grottes situées au pied des sommets Kurudža et Sveti Nikola (à présent Stoletov, dans le Balkan central) où il trouve *Trechus* (*Anophthalmus*) *balcanicus* I. Friv., *Pholeuon merkli* I. Friv et *Ph. merkli simile* I. Friv., ce sont les premières coléoptères troglobies signalés en Bulgarie. En 1909, l'entomologiste autrichien Fritz Netolitzky visite une grotte près de Trjavna et trouve là *Netolitzkya maneki* J. Müll. En juin 1922, le géologue bulgare Vassil Arnaudov recueille dans la célèbre grotte glacée Ledenika près de Vraca la première espèce du remarquable genre *Pheggomisetes* Kn. Jusqu'à 1958, quelques spécialistes comme Ed. Knirsch, R. Jeannel, I. Buresch, K. Mandl, Eg. Pretner et Z. Karaman décrivent de Bulgarie encore 3 genres de Coléoptères troglobies avec 17 espèces et races.

Du 1960, l'auteur commence ses recherches sur les Coléoptères aveugles de la faune bulgare et peut décrire encore 5 genres avec 11 espèces et sous-espèces nouvelles.

De nombreuses cavernes de Bulgarie n'ont pas encore fait l'objet de recherches faunistiques, mais les récoltes effectuées à ce jour permettent certainement d'avoir une idée correcte de la population coléoptérologique des grottes bulgares.

On peut ranger les genres des Coléoptères troglobies bulgares en trois groupes:

I. Genres qui vivent exclusivement dans le Balkan Bulgare (Stara planina), y compris la partie nommée Prébalkan:

*Rambousekiella* Kn., *Pheggomisetes* Kn., *Radevia* Kn., *Hexaurus* I. Friv., *Netolitzkya* J. Müll., *Beronia* Guéorg., *Tranteeviella* Pretn., *Beskovia* Guéorg. et *Balkanobius* Guéorg.

II. Genres qui habitent les massifs calcaires des Rhodopes occidentales:

*Rhodiopola* Guéorg. et *Bureschiana* Guéorg. Les deux genres sont de la série phylétique du genre grec *Atticiella* Coiff.

III. Uniquement les espèces et les races bulgares du sous-genre *Paraduvallius* Kn. sont dispersées comme dans le Balkan occidental et central, également dans les Rhodopes occidentales. Les autres espèces du sous-genre sont connues de la Serbie orientale et de la Grèce septentrionale.

## Carabidae

### *Rambousekiella* Kn.

*R. ledenikensis* Kn. est extrêmement rare: on n'a trouvé qu'un seul individu dans la grotte Ledenika près de Vraca.

### *Pheggomisetes* Kn.

La distribution géographique des *Pheggomisetes* est limitée dans une vaste partie de la Bulgarie nord-occidentale où ils habitent 35 grottes et gouffres, surtout ceux autour de Vraca et de Lakatnik et à peu près tous à l'ouest du défilé de l'Iskar.

*Ph. bureschi* Kn. est commun dans la montagne de Vraca où il habite 10 gouffres et 7 grottes.

*Ph. radevi* Kn. n'est connu que par deux exemplaires récoltés dans la grotte Ledenika près de Vraca tant que deux races (subsp. *ilcevi* Kn. et *tranteevi* Guéorg.) sont connues de deux grottes plus au sud.

*Ph. globiceps* Buresch et plusieurs sous-espèces sont répandus dans de nombreuses cavernes: la forme typ. dans les grottes près d'Iskrec; subsp. *lakatnicensis* Jean. de quelques cavernes près de Lakatnik et de Vraca; subsp. *breiti* Mandl et *ilandjievi* Guéorg. sont connues de grottes près de Ginci et de Komštica (à quelques km de la Yougoslavie); subsp. *cerovens* Guéorg. de grottes près de Cerovo; subsp. *mladenovi* Guéorg. habite une petite grotte près de Vraca; subsp. *stoicevi* Guéorg. de deux grottes près de Vraca et de Zimevica; subsp. *georgievi* Z. Kar. est l'unique race connue à l'est de la rivière Iskar (deux gouffres près de Lakatnik et de Karlukovo).

Très probablement, on pourra trouver des *Pheggomisetes* et dans les grottes en Serbie orientale.

La biologie et l'écologie des *Pheggomisetes* sont restées inconnues jusqu'ici. Au cours de 1963, l'auteur fait d'intéressantes recherches biologiques et écologiques sur les *Ph. bureschi* Kn. habitant la grotte Ledenika près de Vraca. Cette espèce s'y rencontre pendant tous les mois de l'année, parfois jusqu'à trente exemplaires sur mètre carré. L'électrification de la grotte a causé sa disparition dans certaines salles et couloirs. En hiver il vit activement aussi par de températures de  $-4,6^{\circ}\text{C}$ , par des températures de  $+8,8^{\circ}\text{C}$  il est déjà très rare, alors que par des températures de  $+9,1^{\circ}\text{C}$  il fait absolument défaut dans le fond de la grotte. *Ph. bureschi* peut vivre longtemps à la lumière électrique et y réagit plus faiblement que le diplopede troglobie *Bulgarosoma bureschi* Verh. Même sous l'éclairage de trois projecteurs de 2 kW chacun, à 1,5 m de distance et pendant quatre minutes, il ne meurt pas. Par ailleurs, exposé aux rayons solaires directs il meurt tout au plus dans deux minutes.

### *Duvalius* Delar. (*Paraduvalius* Kn.)

Les espèces et les races bulgares de ce sous-genre habitent trois régions:



## 1. La région du Balkan occidental:

*D. (P.) zivkovi* Kn. est représenté à la grotte Ledenika près de Vraca par la forme typique et à un petit gouffre, non loin de la précédente, par la subsp. *deltshevi* Guéorg.

*D. (P.) papasoffi* Mandl est connu de trois gouffres près de Lakatnik et une sa race (encore non décrite, Pretner in litt.) d'une grotte près de Zelen, non loin de la gare de Bov.

## 2. La région du Balkan central:

*D. (P.) balcanicus* I. Friv. a été trouvé par Merkl dans une grotte encore inconnue.

*D. (P.) bulgaricus* Kn. est connu de deux grottes près de Trjavna, probablement liées l'une à l'autre.

*D. (P.) regisborisi* Buresch habite une grotte près de Trojan.

## 3. La région des Rhodopes occidentales:

*D. (P.) bureschi* Jeann. vit dans la grotte Lepenica près de Velinograd.

Une espèce bulgare de la montagne Alibotuš, *D. (P.) mařani* Kn. est endogée.

**Bathysciinae***Radevia* Kn.

*R. hanusi* Kn. n'est connue que de la grotte Ledenika près de Vraca. C'est l'unique Bathysciinae bulgare du groupe des *Euryscapes*.

*Hexaurus* I. Friv.

*H. merkli* I. Friv. est un des premiers coléoptères aveugles connus de Bulgarie. Il habite deux petites grottes du Balkan de Šipka, situées à une altitude de 1300 m à 1500 m. N'est pas rare.

*H. simile* I. Friv. habite certaine grotte du Balkan central, encore inconnue, et comme le dit Jeannel (1924, Monogr. Bathysciinae, p. 226) il semble d'ailleurs provenir d'une autre grotte que le *merkli*. Peut-être, c'est la grotte où vit le *Duvalius (P.) balcanicus*.

*Netolitzkya* J. Müll.

Cette genre a une distribution très vaste. Ses espèces sont connues de grottes situées dans le Balkan central: les environs de Tarnovo (*N. maneki ilschewi* Jeann. et *N. jeanneli matroffi* Jeann.), de Trjavna (*N. maneki* J. Müll.) et de Drjanovo (*N. jeanneli* Buresch). Récemment, l'auteur a pu constater une *Netolitzkya* du Balkan occidental: c'est une unique femelle de la grotte Vodnata peštera près de Cerovo qui est la localité la plus occidentale du genre.

*Beronia* Guéorg.

*B. micevi* Guéorg. est décrite des parties profondes de deux grottes-gouffres près de Belogradčik.

*Rhodopiola* Guéorg.

*Rh. cavicola* Guéorg. n'est connu que d'une petite grotte dans les roches antécambriennes près de Dobrostan. Très rare, ce genre, d'ailleurs le suivant, fait partie de la série phylétique d'*Atticiella* Coiff. (d'Attique — Grèce) et non de *Sophrochaeta* Rtt. (Roumanie), comme il est mentionné dans la description originale.

*Bureschiana* Guéorg.

L'unique espèce du genre, *B. drenskii* Guéorg. est décrite d'une petite grotte près d'Ostrovica (Kardžali) et récemment capturée dans la grotte Hasarskata peštera près de Gorna Snežinka, non loin de la première.

*Tranteeviella* Pretn.

*T. bulgarica* Pretn. vit dans quatre grottes des environs de Teteven où il n'est pas rare, surtout dans la grotte Rušovata peštera près de Gradešnica.

*Beskovia* Guéorg.

*B. bulgarica* Guéorg. décrite d'une grotte près du cloître de Čerepiš et récemment récoltée dans une cavité des environs de Karlukovo.

*Balkanobius* Guéorg.

Récemment décrit, *B. etropolensis* Guéorg. habite trois cavernes près d'Etropole. Il est très curieux avec ses caractères archaïques et son type ultraévolue, très proche des *Spelaeodromus* Rtt. et des *Speoplanes* J. Müll. du littorale adriatique yougoslave.

## STUDIES OF THE AUSTRALIAN CAVERNICOLOUS FAUNA

Elery Hamilton-Smith

Australian Speleological Federation

Montmorency

### Introduction

It is not a matter for surprise that Biospeleological studies in Australia are still in their infancy, as the first Australian Speleological Society was not established until 1948. Systematic study of cave fauna is of even more recent date, although occasional species of cave dwelling animals had been described earlier. Wolf's ANIMALIUM CAVERNARUM CATALOGUS listed nine species, but five of these were *Mycetophilidae* described by Skuse (1888) from rock shelters in sandstones and have not been recorded from true caves. At the same time, Wolf only listed three of the 23 species of bats recorded from our caves and overlooked the beetles described by Lea (1910) or the spider described by Higgins & Petterd (1883).

Since 1948, interest in Speleology has grown rapidly in Australia, so that today there are some 550 speleologists in 18 speleological Societies. In 1956 the Australian Speleological Federation was established as a national co-ordinating body and has assisted to build interest in all aspects of cave exploration and study. The collection of fauna by many speleologists has led to increased interest in cave fauna by university departments and museums, so that today a considerable number of research workers are interested in cave-dwelling forms. Impetus has been given to studies of bats by the establishment in 1960 of an Australian Bat Banding Scheme under the aegis of the Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, following an experimental scheme which commenced operation in 1957.

This paper describes briefly the current studies in this field in Australia, outlines the present knowledge of the species living in Australian caves and their distribution, and suggests some hypotheses regarding this distributional pattern. It is intended only as a brief review to inform workers in other countries of progress. A particular problem in attempting such a summary at present is that new species are constantly being discovered or described, and that therefore the summary rapidly becomes incomplete.

### Current studies on the Chiroptera

As current research on Australian bats is well documented elsewhere, this will not be detailed here, but some of the more important

papers are referred to and listed in the bibliography. The work of the Australian Bat-Banding Scheme has been reported upon by Purchase and Hiscox (1960), Purchase (1962) and Simpson & Hamilton-Smith (in press). The most extensive studies carried out in conjunction with the Scheme are those of Dwyer (1963—64) on *Miniopterus schreibersi* in North-eastern New South Wales.

### The Australian cave fauna survey

In order to provide for a systematic accumulation of knowledge relating to biospeleology, the South Australian Museum has established a biospeleological collection. This collection will facilitate specific studies of cave fauna by maintaining the material concerned separately from the general collections. In association with this collection, both taxonomic and distributional card indices have been established, recording not only the material in the collection, but all other known records. The author is currently responsible for the conduct of this survey and the present paper summarizes the species recorded to date.

A number of taxonomic studies of Australian cavernicoles are also in progress, either in conjunction with this survey or independently. Two of the leading workers in this area are Dr. A. M. Richards, well known for her work on the *Rhaphidophoridae* of New Zealand, who has commenced a study of the Australian members of this family (1964) and Dr. B. P. Moore (1961, 1964), working on the *Carabidae*. Other workers will be referred to below, while still others have not yet published on their work.

No attention has been given at all to the microfauna or flora in Australian Caves. Although this is clearly an area of fundamental importance and will almost certainly prove as significant in Australia as in Europe, no studies have been initiated. Similarly, little has been done in the field of ecology, although several workers are accumulating data with a view to further study. However, there is no doubt that Australian Biospeleology is definitely still in its descriptive stages.

### Some Australian cavernicoles of interest

Limitations upon space make it impossible to list here the many forms recorded from Australian Caves. However, some examples of the interesting forms are listed below. The traditional Schiner classification is generally used, but with one modification as indicated in the table of abbreviations below:

- Tb — Troglobite
- Tp 1 — Trogliphiles, recorded from surface habitats
- Tp 2 — A Trogliphile on morphological grounds but not recorded outside of caves

## Crustacea

## Fam. Atyidae

*Stygiocaris lancifera* Holthuis 1960 Tb

*Stygiocaris stylifera* Holthuis 1960 Tb

North-West Cape, Western Australia (Holthuis 1960, Mees 1962, Cawthorn 1963, Williams 1964).

*Parisia gracilis* Williams 1964 Tb

*Parisia unguis* Williams 1964 Tb

Katherine, Northern Territory (Williams 1964)

## Insecta — Coleoptera

## Fam. Carabidae

## (Harpalininae)

*Notospeophonus castaneus castaneus* Moore Tp 2

V.: Portland, Byaduk (Moore 1961), Panmure (Moore 1964), Skipton, Glenelg River

SA: Naracoorte (Moore 1964)

*Notospeophonus castaneus consobrinus* Moore Tp 2

V.: Buchan, Murrindal (Moore 1964)

*Notospeophonus jasperensis jasperensis* Moore Tp 2

NSW: Wee Jasper (Moore 1964)

*Notospeophonus jasperensis vicinus* Moore Tp 2

NSW: Bungonia (Moore 1964)

*Notospeophonus pallidus* Moore

SA: Myponga (Moore 1964)

## (Lebiinae)

*Speotarus princeps* Moore Tp 2

NSW: Ashford (Moore 1964)

*Speotarus lucifugus* Moore Tp 2

SA: Naracoorte (Moore 1964)

Many other specimens of the above two genera have been taken, but not yet assigned to species. However, the generic distribution is mapped in Fig 1. and discussed below.

## (Merozodinae)

*Idacarabus troglodytes* Lea Tb

T: Ida Bay (Lea 1910)

*Idacarabus flavipes* Lea Tp 1?

This species is wrongly assigned to the genus *Idacarabus* and its status needs clarification.

## (Trechinae)

*Trechimorphus diemenensis* Bates Tp 1

V: Murrindal

NSW: Jenolan, Bungonia

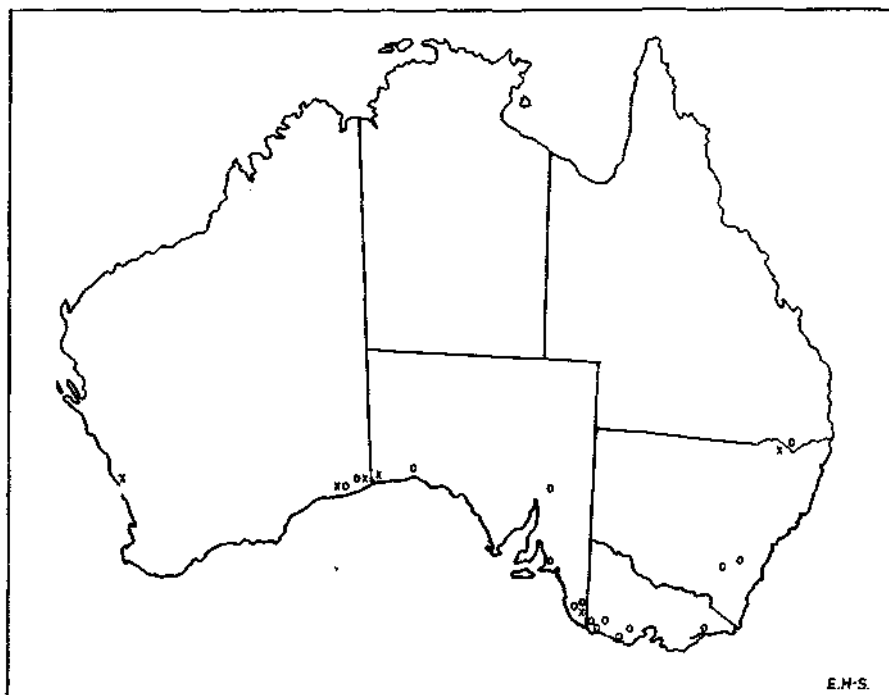


Fig. 1. Distribution of *Notospeophonus* and *Speotarus* (Fam. Carabidae)  
 o - *Notospeophonus* x - *Speotarus*

#### Pisces

##### Fam. Eleotridae

*Milyeringa veritas* Whitley 1945 Tb

##### Fam. Synbrachidae

*Anommatophasma candidum* Mees 1962 Tb

North-West Cape, Western Australia (Whitley 1945, Mees 1962)

#### Discussion

Although there is no doubt that many further cavernicolous species await description and discovery, there is little indication that the present picture of the distributional patterns of this fauna will be materially changed. Perhaps the outstanding features which appear at present are the relative paucity of troglobites and the high number of apparent troglaphiles which appear to be completely confined to the cave habitat.

The only described troglobites, as listed above, include *Idacarabus troglodytes* Lea of Tasmania and the aquatic atyids and fish of Northern

Australia. This is clearly comparable with the Northern hemisphere, with terrestrial forms occurring in the periglacial areas and aquatic forms outside of these areas. Further terrestrial forms await either description or probably discovery in Tasmania or the South-Eastern section of the mainland. Similarly, although the subterranean waters of the Northern areas have been rarely examined, it appears likely that further species may appear here.

Keast (1959) summarizes the available evidence relating to the Pleistocene and recent climates of Australia. Some key features which appear to have influenced the development of cavernicoles are:

1. Negligible glaciation, covering only Western Tasmania and a small area of the Australian Alps.

2. Marked oscillations of »wet« and »dry« periods, perhaps involving movements from North to South and back again of an »arid belt.«

3. The onset of widespread aridity during the post-Pleistocene. Coupled with these factors, it is also significant that in Eastern Australia limestones are found in comparatively small and discrete occurrences within mountainous terrain. Within each of these occurrences the rapid erosion which took place during cave development left caves abandoned above the rapidly descending water table. Thus many caves underwent a structural dehydration in addition to the general climatic changes. Accordingly in Eastern Australia, few caves show evidence of having a continuous physical relationship to the water table over a long period.

From the above, it is to be expected that the troglobites of the periglacial area will in many cases have suffered secondary extinction during arid periods, or as a result of cave dehydration for structural reasons. *Idacrabus* has survived in that Southern Tasmania has not been subjected to the same degree of aridity as the Mainland, nor have its caves lost contact with their respective water table or streams. A preliminary assessment of undetermined material indicates that those forms likely to prove troglobitic originate either from Tasmania or from caves in South-Eastern Australia with a long history of continuously moist internal climate.

On consideration of the aquatic troglobites, it must be stressed that virtually no collection of fauna has been carried out in Northern Caves and the dozen or so collected species of fauna from these caves include six troglobites, all of which are aquatic. This shows clearly the need for a more extensive examination of the waters of these caves. Both Holt-huis (1960) and Williams (1964) draw attention to the affinities of the described Atyidae to Madagascar troglobites. Mees (1962) suggests this may be due to convergence.

The four species of the North-West Cape area are of particular interest as they occur in caves situated in a coastal platform of recent aeolianites, probably no older than 5000 years. It appears clear that these species have not evolved in their present habitat and Mees postulates that they have migrated to their present position from earlier caves in the

adjoining Cape Range where they probably evolved during the Peistocene. Cawthorn (1963) draws attention to the interesting fact that the fauna of the Eastern Coastal platform is distinct in some ways from that to the West of the Range, suggesting that differentiation has occurred either during or since this migration.

A feature of especial interest and presenting a particular problem is the occurrence of a number of species which are apparently troglophiles of comparatively recent origin, but which are completely confined to caves. This is best illustrated by the distribution of the two Carabid genera *Notospeophonus* and *Speotarus*. The full extent of speciation in these genera is still unresolved, but both genera are distributed over an extremely wide range with great discontinuities in distribution. The collection of *Notospeophonus castaneus* from Byaduk Cave is striking, as Byaduk is a lava cave in one of the most recent lava flows, perhaps as recent as 5000 years ago (Ollier, 1963).

This suggests that the cave populations of these genera may be relicts of a widely distributed epigeal population of ancestral species which have only recently become extinct, perhaps due to a period of surface aridity. Both genera occur in moist caves, usually in those inhabited by bats, although only *Speotarus* could be considered a guanophile.

This paper perhaps indicates gaps in the present knowledge of Australian Cave Fauna more clearly than it is able to present a useful and meaningful picture of the overall fauna. However, while Barr (1960) has been able to suggest that "American Biospeleology has not fully emerged from the stage of discovery and description of cavernicole species" it seems that in Australia, this stage is just being entered upon. The next ten years will no doubt be years of great progress for Australian biospeleologists.

#### References

- Barr, T. C., 1960: Introduction to "Speciation and Raciality in Cavernicoles". Amer. Midl. Nat., 64: 1-9.
- Cawthorn, P., 1963: Discovery of Subterranean Freshwater fauna on the Eastern side of North-West Cape, W. A., Nat., 8: 129-132.
- Chamberlain, J. C., 1962: New and little-known False Scorpions, principally from caves belonging to the families Chthoniidae and Neobisiidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 123: 303-352.
- Chopard, L., 1944: Description de deux Stenopalmatides cavernicoles d'Australie. Bull. Soc. Entomol. France, 49: 52-55.
- Dew, B., 1963: Animal life in caves. Aust. Nat. Hist., 14: 158-161.
- Domrow, R., 1958: New and little known Australian *Laelaptidae* (Acarina). Proc. Linn. Soc. N. S. W., 82: 352-366.
- Domrow, R., 1959: Acarina from Australian Bats. Proc. Linn. Soc. of N. S. W., 83: 227-240.
- Domrow, R., 1961: New and little-known *Laelaptidae*, *Trombiculidae*, and *Listrophoridae* (Acarina) from Australian mammals. Proc. Linn. Soc. of N. S. W., 86: 60-95.
- Domrow, R., 1964: Five chiggers of the genera *Guntherana* and *Trombicula* (Acarina: Trombiculidae). Acarologia, 6: 324-335.



- Dwyer, P. D., 1963: Reproduction and distribution in *Miniopterus* (*Chiroptera*). Aust. J. Sci., 25: 435—436.
- Dwyer, P. D., 1963 a: The breeding biology of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Temminck) (*Chiroptera*) in north-eastern New South Wales. Aust. J. Zool., 11: 219—240.
- Dwyer, P. D., 1963 b: Seasonal changes in pelage of *Miniopterus schreibersi blepotis* (*Chiroptera*) in north-eastern New South Wales. Aust. J. Zool., 11: 290—300.
- Dwyer, P. D., 1964: Seasonal changes in activity and weight of *Miniopterus schreibersi blepotis* (*Chiroptera*) in north-eastern New South Wales. Aust. J. Zool., 12: 52—69.
- Ferguson, E. W., 1925: Description of a new species of *Mycetophilidae* with a luminous larva. Proc. Linn. Soc., N. S. W., 50: 487—488.
- Forster, 1955: Further Australian harvestmen. Aust. J. Zool., 3: 354—411.
- Green, A. J. A., 1964: A new species of *Echinodillo* (*Isopoda, Oniscoidea, Armadillidae*) from Flinders Island, Tasmania. Pap. Proc. Roy. Soc. Tas. 97: 77—80.
- Harrison, R. A., 1961: Notes on the taxonomy of the New Zealand glow-worm, *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (*Diptera: Mycetophilidae*). Trans. Roy. Soc. N. Z. (Zool.) 1: 197—201.
- Hickman, V. V., 1958: Some Tasmanian harvestmen of the family *Trianonychidae* (sub-order *Laniatores*). Pap. Proc. Roy. Soc. Tas., 92: 1—116.
- Higgins, E. T. & Petterd, W. F., 1883: Description of a new cave-inhabiting spider, together with notes on mammalian remains from recently discovered caves in the Chudleigh district. Pap. Proc. Roy. Soc. Tas., for 1882 (publ. 1883): 191—192.
- Holthuis, L. B., 1960: Two new species of Atyid shrimps from subterranean waters of North-Western Australia. (*Decapoda-Natantia*). Crustaceana, 1: 47—57.
- Keast, A., 1959: The Australian Environment, pp. 15—35 in "Biogeography and Ecology in Australia". Pub. Junk, the Hague.
- Kluge, A. G., 1963: A review of the Gekkonid genus *Heteronota* Gray with a description of a new species from Western Australia. J. Roy. Soc. W. Aust., 46: 63—67.
- Lea, A. M., 1910: On some Tasmanian cave-inhabiting beetles. Tas. Nat. 2: 53—58.
- Mackerras, M. J., 1958: Catalogue of Australian Mammals and their recorded parasites. Proc. Linn. Soc. N. S. W., 83: 101—160.
- Mackerras, M. J., 1959: The *Haematozoa* of Australian Mammals. Aust. J. Zool., 7: 105—135.
- Mackerras, M. J., 1962: Filial parasites (*Nematoda-Filaroidea*) of Australian Mammals. Aust. J. Zool., 10: 400—457.
- Mees, G. F., 1962: The subterranean freshwater fauna of Yardie Creek Station, North-West Cape, Western Australia. J. Roy. Soc. W. Aust., 45: 24—32.
- Moore, B. P., 1961: Notes on Australian *Carabidae* III — A remarkable cavefrequenting Harpaline from Western Victoria. Ent. Month. Mag., 97: 188—190.
- Moore, B. P., 1964: New cavernicolous *Carabidae* (*Coleoptera*) from mainland Australia. J. Ent. Soc. Qld., 3: 69—74.
- Ollier, C. D., 1963: The lava caves of Victoria. Helictite, 1: 69—77.
- Purchase, D., 1962: A second report on bat-banding in Australia. CSIRO Aust. Div. Wildl. Res. Tech. Pap. no. 2.
- Purchase, & Hiscox, P. M., 1960: A first report on bat-banding in Australia. CSIRO Wildl. Res., 5: 44—51.
- Rainbow, W. J., 1904: Studies in Australian *Araneidae* III. Rec. Austr. Mus. 5: 330.
- Rainbow, W. J., 1905: Studies in Australian *Araneidae* IV. Rec. Austr. Mus. 6: 9—12.

- Rainbow, W. J., 1907: Two new species of Australian *Collembola*. Rec. Austr. Mus. 6: 313—314.
- Richards, A. M., 1964: The *Rhaphidophoridae* of Australia 1. — Tasmania. Pac. Insects, 6: 217—223.
- Skuse, F. A. A., 1888: *Diptera* of Australia III — the *Mycetophilidae*. Proc. Linn. Soc. N. S. W. (2), 3: 1123—1222.
- Smithers, C. N., 1964: New records of cave and mine-dwelling *Pso-coptera* in Australia. J. Ent. Soc. Qld., 3: 85.
- Whitley, G. P., 1945: New sharks and fishes from Western Australia II. Aust. Zool., 11: 35—37.
- Williams, W. D., 1964: Subterranean freshwater prawns (*Crustacea: Decapoda: Atyidae*) in Australia. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 15: 93—106.
- Womersley, H., 1960: A new coprophilous Uropodid mite, *Cilliba coprophila* sp. nov. from a bat cave in South Australia (*Acarina-Cillibidae*).
- Womersley, H., 1963: Two new species of *Acarina* from guano from Australian bat caves. Trans. Roy. Soc. S. Aust., 86: 147—154.
- Womersley, H., 1963a: A new larval *Neotrombidium* (*Acarina: Leeuwenhoekidae*) from bat guano. Recs. S. Aust. Mus., 14: 473—476.
- Womersley, H. & Domrow, R., 1959: A new *Asternolaelaps* from Australia. (*Acarina: Ichthyostomatogasteridae*). Recs. S. Aust. Mus., 13: 355—358.

# REMARQUES SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE D'ASELLUS CAVATICUS LEYDIG (CRUSTACÉ ISOPODE TROGLOBIE)

Jean-Paul Henry

Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences

Dijon

L'Isopode troglobie *Asellus cavaticus* Leydig est une des espèces la plus anciennement connue de la faune des eaux souterraines d'Europe, où il a été signalé un peu partout (Angleterre, Belgique, Allemagne, France, Suisse et Autriche). Malgré cette découverte ancienne et cette vaste répartition, la biologie de cette espèce est restée mal connue. Aussi, Monsieur le Professeur R. Husson nous a proposé comme but de recherches l'étude écologique et éthologique de cette espèce.

Nous avons entrepris à cet effet des élevages au laboratoire dans des chambres climatisées et à la grotte d'Antheuil près de Dijon. Dans l'un comme dans l'autre cas, les conditions se rapprochent le plus possible de celles du biotope d'origine. Nous exposerons dans cette note quelques particularités du cycle génital de l'espèce considérée qui ont pu être mises en évidence au cours de nos nombreuses observations.

## Epoques d'incubation

a) Observations dans la nature: il convient de remarquer que lors des différentes récoltes effectuées, pour chaque station, à des mois différents, nous avons toujours dénombré sur le lot de femelles récoltées un certain nombre de femelles ovigères. En ce qui concerne deux stations, la grotte de Sainte-Reine près de Toul (Meurthe-et-Moselle) et la mine de Moutiers (Meurthe-et-Moselle), le tableau des récoltes des femelles s'établit ainsi:

	Sainte-Reine		Moutiers	
	♀ non ovigères	♀ ovigères	♀ non ovigères	♀ ovigères
avril	24	4	—	—
mai	4	4	—	—
juin	9	6	11	2
août	35	5	—	—
septembre	28	2	5	5
octobre	—	—	7*	14*
novembre	—	—	14	6
décembre	—	—	10*	9*

\* Données empruntées à R. Husson et J. Daum, cf. bibliographie.

b) Observations dans les élevages: nous avons constaté que les femelles pouvaient devenir ovigères pendant toute l'année. Aucune période, nul mois, n'a d'influence inhibitrice sur la ponte des femelles. Cependant, le grand nombre de femelles devenues ovigères au laboratoire (plus de 100) nous a permis d'établir l'existence d'une période plus favorable à la ponte; cette époque de plus grande activité sexuelle se situe au printemps, entre mars et mai.

En conclusion, l'ensemble de nos observations nous permet d'affirmer que les femelles d'*Asellus cavaticus* peuvent devenir ovigères pendant toute l'année. Les élevages nous autorisent à penser qu'il existe une période plus propice à l'activité sexuelle des femelles qui se situerait au printemps. Ces observations sont en parfaite concordance avec celles faites par R. Ginet sur l'Amphipode souterrain *Niphargus virei* Chevreux dont la reproduction qui s'effectue également toute l'année, présente un maximum au printemps.

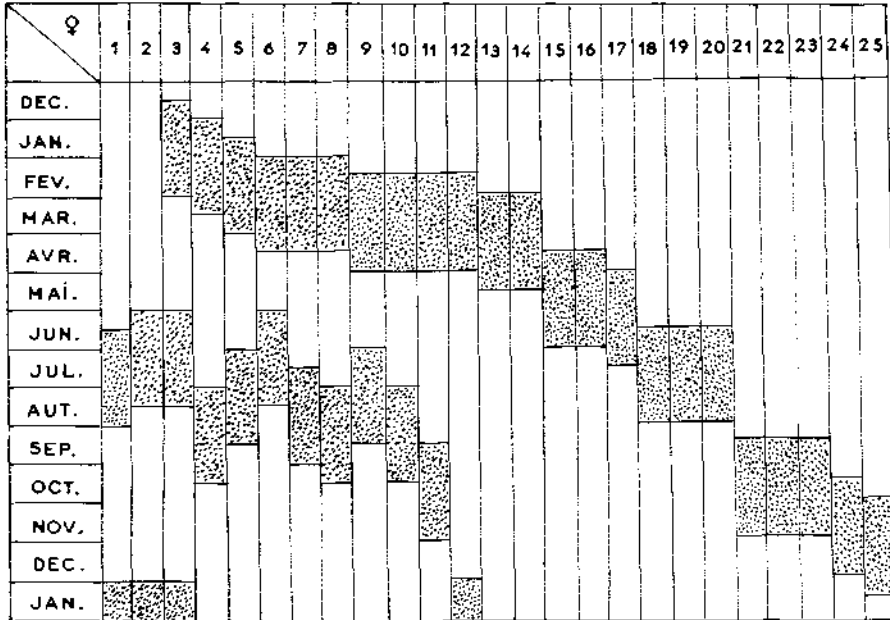
#### Durée d'incubation

Le grand nombre de femelles ovigères obtenues dans nos élevages nous a conduit très tôt à déterminer chez ces dernières leur durée d'incubation. Après de nombreuses observations à partir de femelles de différentes âges et différentes tailles, nous avons pu montrer que cette durée d'incubation varie entre 70 et 80 jours. Cette durée de vie marsupiale est très courte pour une espèce troglobie. En effet, chez *Niphargus virei* elle est de 4 mois 10 jours alors que chez l'Isopode troglobie *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, elle atteint 11 à 12 mois.

*Asellus cavaticus* ne paraît donc pas présenter, en ce qui concerne son développement, la lenteur caractéristique du comportement des troglobies. Cette constatation en rejoint d'ailleurs une autre faite par R. Husson et J. Daum au sujet du rythme rapide des mues des jeunes de cette espèce qui se rapprocherait de celui des Aselles épigés. Ces remarques sont peut-être des ébauches d'éventuelles réponses au problème souvent posé de l'ancienneté d'*Asellus cavaticus*. S'agit-il comme on l'admet souvent d'un cavernicole dont la présence dans le domaine souterrain est récente ou au contraire d'un représentant d'une faune aquatique troglobie plus ancienne. Nous espérons que les résultats de nos futures recherches permettront d'obtenir une réponse définitive à cette question.

#### Cycle génital

Au cours d'une année par exemple, nous avons obtenu 25 femelles ovigères de tailles variées, provenant toutes de la même station, la grotte de Sainte-Reine; celles-ci sont numérotées de 1 à 25 sur le diagramme ci-dessus:



## Légende du diagramme

Cycle génital annuel de 25 femelles; en pointillé: période où les femelles sont ovigères.

Celui-ci nous permet de constater que le cycle génital des femelles est assez court. En effet, sur ces 25 individus, 12 devinrent ovigères à deux reprises dans un délai de douze mois. Le plus petit intervalle de temps séparant deux pontes a été rencontré chez la femelle 6, où il est de 4 mois. Quand on sait que la durée d'incubation est de 2 mois 1/2, le repos génital de cette femelle s'est trouvé réduit à 1 mois 1/2 seulement. La femelle qui a présenté le plus long repos est la femelle 12 chez laquelle 8 mois séparent la première mise-bas de la ponte suivante. En moyenne cependant le repos génital semble assez court et est sensiblement de 3 mois 1/2. Ce délai permet à une femelle ayant des jeunes au printemps d'être à nouveau ovigère en fin d'été. La lecture du diagramme permet de s'en rendre compte immédiatement, et montre aussi que les femelles qui ont eu des jeunes après le début de mai (femelles 13 à 25) n'eurent plus le temps d'être à nouveau ovigères avant la fin de l'année. Enfin, nous pouvons encore vérifier sur ce graphique que les femelles peuvent bien devenir ovigères pendant toute l'année, et qu'il existe un maximum de pontes au printemps.

Ces élevages que nous poursuivons depuis un certain nombre d'années nous permettent, outre les quelques précisions précédentes, de situer approximativement l'époque de la puberté de cet Isopode, du mois en

ce qui concerne les femelles. Plusieurs femelles de la grotte de Sainte-Reine ont atteint l'âge adulte dès le sixième ou septième mois de leur vie. Nées au mois d'août, ces individus devinrent ovigères en février ou mars suivant; ils mesuraient alors à peine 3, 5 mm. Il ne nous a pas encore été permis d'établir à quel âge les mâles devenaient adultes; il semblerait qu'ils soient aussi précoces que les femelles.

Ces quelques particularités du cycle biologique d'*Asellus cavaticus* ne prétendent pas tout dire sur la sexualité de cet Aselle. De nouvelles et plus longues observations seront nécessaires pour qu'une mise au point plus détaillée soit faite sur la biologie de cette espèce. C'est ce que nous proposons de faire. Cependant d'ores et déjà des traits caractéristiques se dégagent dans la sexualité de cet Isopode troglobie qui permettent de penser notamment que cette espèce apparaît, chez les Asellides, comme un intermédiaire entre les formes épigées et les cavernicoles anciens.

#### Bibliographie

- Chappuis P. A., 1949: Les Asellides d' Europe et pays limitrophes. Arch. Zool. exp. et gén., 86, 78—94.
- Chodorowski (A.), 1962: Différences écologiques entre les populations d'Asellides cavernicoles. C. R. Acad. Sc., Paris, 255, 3487—3489.
- Daum (J.), 1954: Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer: *Caecosphaeroma burgundum* Dolfus. Ann. Univers. Sarav., 3, 104—160.
- Ginet (R.), 1960: Écologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). Ann. Spéleo., 15, 239—376.
- Gravier (C.), 1931: La ponte et l'incubation chez les Crustacés. Ann. Sc. Nat. Zool., 14, 309—419.
- Henry (J.-P.), 1964: Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. (note préliminaire). International Journal of Speleology, 1, 3/4, 279—287.
- Husson (R.), 1938: La faune des galeries de mines de l'Est de la France. C. R. 1er Cong. Lorr. Sc. sav. Est Fr., 1—6.
- Husson (R.), 1953: Considérations sur la biologie des Crustacés cavernicoles aquatiques (*Niphargus*, *Caecosphaeroma*, *Asellus*). C. R. 1er Cong. Intern. Spéleo., Paris, 3, 65—70.
- Husson (R.), 1959: Les Crustacés pécararides des eaux souterraines; considérations sur la biologie de ces cavernicoles. Bull. Soc. Zool. Fr., 84, 219—231.
- Husson (R.) et Daum (J.), 1955: Über Haltung und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig. Ann. Univers. Sarav., 4, 137—144.
- Motas (C.), Decou (A.) et Decou (V.), 1963: Laboratoires souterrains et aménagements des grottes connus jusqu'ici. Rassegna Speleologica Italiana, 15, 79—84.
- Remy (P.), 1948: Sur quelques Crustacés cavernicoles d'Europe. Notes biosp., 3, 35—47.

**EXISTENCE D'INDIVIDUS PIGMENTÉS  
DANS L'ESPÈCE TROGLOBIE CAECOSPHAEROMA BURGUNDUM  
DOLLFUS (CRUSTACEA-ISOPODA)**

Roger Husson

Laboratoire de Biologie Animale et Générale  
de la Faculté des Sciences

Dijon

Les *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus et *C. virei* Dollfus des eaux souterraines françaises, comme tous les Crustacés Isopodes du groupe des *Monolistrini*, passaient en général pour être totalement dépigmentés.

L'étude des organes de Zenker (Daum 1954, Daum et Husson 1957) avait montré que, beaucoup plus développés dans ce genre que chez *Asellus* ils sont intensément colorés en jaune citron, ce qui, sur le vivant, en raison de la transparence des téguments, les rend particulièrement visibles. Ce pigment jaune accompagne régulièrement les concrétions d'acide urique caractéristiques des organes de Zenker (Husson et Schorr 1957, Schorr 1957, Husson et Henry 1963); c'est pour cette raison que Daum a qualifié ces organes de «gelbe Organe».

Par ailleurs, dès les premières récoltes faites dans la captation d'eau de la ville de Gorze (Moselle), il nous a été donné de capturer de nombreux exemplaires de *Caecosphaeroma burgundum* aux téguments plus ou moins tachetés d'un pigment noir brunâtre évoquant les mélanines. C'est ainsi que dans une récolte dont l'effectif s'élevait à 659 individus, 9 étaient assez fortement colorés en brun noir, alors que 32 ne présentaient que des taches éparses.

Ce sont ces individus pigmentés particuliers que nous avons récoltés régulièrement à chaque visite de la captation que nous présentons ici pour la première fois.

Ces Crustacés pigmentés font tout naturellement penser aux cas de mélanisme observés chez certains Lépidoptères car on peut de la même façon observer que les taches et surfaces noires peuvent acquérir un développement plus ou moins important qui, en certains cas, gagne tout le tégument, donnant alors un individu qu'on peut qualifier de «mélanique» ou de «mélanien», comme on le fait pour les Papillons. Le plus souvent cette pigmentation est partielle, c'est-à-dire qu'elle ne se manifeste que sur une fraction du corps (régions latérales, pattes, par exemple), mais elle a toujours une disposition à peu près symétrique; un tel individu sera alors parallèlement qualifié de «mélanisant»; dans ce mot même il y a une idée de gradation et on rencontre facilement, comme le montrent les projections, d'autres individus plus ou moins envahis de noir, tout en restant des «mélanisants».

Nous avons pu ainsi en ces dernières années récolter en diverses stations lorraine ou bourguignonnes des *Caecosphaeroma burgundum*, pigmentés comparables aux Papillons mélanisants ou mélaniques. De tels individus n'avaient point encore été rencontrés dans cette espèce, mais par contre quelques pigmentés, capturés dans la grotte de Poncin, ont été cités par P. Remy (1948) dans l'espèce jurassienne *Caecosphaeroma virei*: «certains individus de tailles variées étaient plus ou moins pigmentés, surtout sur les régions latérales et la région postérieure du corps, tandis que les autres étaient totalement décolorés».

En présence de ces individus colorés, on peut se demander d'une part si cette coloration est bien déterminée par la présence de pigments mélaniques et d'autre part si elle est définitivement acquise par l'animal.

Pour répondre à la première question, nous avons entre autres constaté que, si ces pigments étaient bien, comme les mélanines, insolubles dans les alcools méthylique et éthylique, ils n'étaient par contre point solubles dans les lessives alcalines concentrées et que le test de Masson (réduction par le nitrate d'argent ammoniacal) était négatif; il s'ensuit qu'il nous paraît assez difficile d'attribuer ces pigments à la série des mélanines.

Quant à la deuxième question, la réponse nous est donnée par les élevages: au moment de la mue, le *Caecosphaeroma* pigmenté abandonne ces pigments dans l'exuvie et par la suite, au cours des mois d'observation, ne récupère jamais au laboratoire de taches brun noirâtre sur son nouveau tégument. Par ailleurs, les jeunes nés et élevés en chambres froides n'ont jamais présenté la moindre trace de pigmentation noirâtre.

Cette pigmentation brun-noirâtre semble donc être un accident individuel survenant au cours d'un cycle quelconque d'intermue qui n'est pas dépassé. De ce fait, la rencontre de tels *Caecosphaeroma* pigmentés ne peut être invoquée pour penser qu'on se trouverait devant un cas d'atavisme pouvant permettre d'affirmer ni que la vocation cavernicole des *Caecosphaeroma* est récente, ni que la perte des pigments tégumentaires est complète et définitive.

Comment essayer d'interpréter la présence fortuite de ces pigments bruns-noirâtres dans les téguments des *Caecosphaeroma*.

A propos des individus pigmentés de la grotte de Poncin, P. Remy a donné l'interprétation suivante: «la pigmentation de certains *C. virei* de Poncin est peut-être due au séjour prolongé de ces animaux dans le griffon d'une source de surface d'où ils auraient été entraînés ultérieurement sans doute lors de grandes pluies dans le milieu souterrain».

Cette interprétation ne nous satisfait par car, d'une part, elle est assez problématique et, d'autre part, nous avons pu constater à diverses reprises que, malgré les affirmations de P. Paris (1925), des *Caecosphaeroma*, laissés des semaines ou des mois durant exposés à la lumière, ne se pigmentent nullement, ayant dans ces conditions le même comportement que des *Niphargus* ou des *Asellus cavaticus* Leydig. De plus, il est à remarquer que, récoltant régulièrement pendant des années des



*Caecosphaeroma* dans le bassin éclairé de la source de Vry, jamais nous n'y avons rencontré un seul exemplaire pigmenté.

Par ailleurs, nous devons rappeler que nous avons pu constater qu'un *Niphargus* blessé involontairement acquiert des taches noires qui, elles sont sûrement mélaniques, taches quel'on peut à volonté provoquer (Husson 1950) par piqûres avec une fine aiguille sur n'importe quelle partie du corps à condition que la piqûre soit suffisante pour percer le tégument et faire sourdre un peu d'hémolymphe. Il est à noter que de tels *Niphargus* mélanisants perdent définitivement leurs taches mélaniques dès la mue suivante.

Nous avons pensé trouver dans ces faits une interprétation de l'apparition d'individus plus ou moins pigmentés dans la colonie de *Caecosphaeroma* de Gorze. Les conditions locales de cette station, passage des eaux avant d'atteindre la chambre réservoir dans une conduite forcée et un puisard très riche en violents remous, provoqueraient d'innombrables petites lésions tégumentaires superficielles qui pourraient être l'origine des taches noires observées.

Cette explication n'est qu'apparemment satisfaisante car on comprend mal, étant donné qu'au moindre heurt l'animal se roule en boule, que les pattes soient presque toujours noircies par le pigment. D'autre part, la station de Gorze héberge aussi de nombreux *Niphargus virei* Chevreux qui, jusqu'à l'arrivée à la chambre réservoir, sont soumis aux mêmes vicissitudes et heurts que les Isopodes, or, il ne nous a jamais été donné de trouver à Gorze des Amphipodes avec des taches mélaniques.

Cependant nous devons remarquer que dans le cas des «mélanisants» à faible degré, ce sont essentiellement les pointes sternales, les pattes et les bords inférieurs de la tête et du pléotelson qui sont pigmentés.

Une autre objection à cette interprétation réside dans le fait que nous avons souvent trouvé des pigmentés dans des flaques ou des rigoles souterraines à eau peu courante et que, tout dernièrement, une petite mare tranquille de la grotte du puits Groseille contenait seulement trois Crustacés qui étaient tous les trois brun noir foncé; dans ce dernier cas on peut penser que ce sont peut-être des conditions particulières à cette flaque qui auraient déterminé l'apparition de la pigmentation.

Rien n'interdirait cependant de penser qu'avant de parvenir dans ces eaux calmes où nous les rencontrons, ces Isopodes n'aient pas été bousculés et contusionnés dans un réseau de fentes rocailleuses sous l'effet d'impétueux courants, lors d'une montée brutale du niveau des eaux souterraines. On peut même imaginer que, coincés dans des interstices, certains Crustacés n'ayant pu disposer d'un volume suffisant pour réussir à ce mettre en boule et s'agrippant avec leurs pattes pour ne pas être emportés, aient subi principalement sur les extrémités antérieures et postérieures, les pointes sternales et les pattes, le frottement abrasif de menus graviers qui, à la longue, arrive à contusionner leurs téguments.

Cette interprétation de la pigmentogenèse aurait eu quelque chance d'être valable si des blessures ou piqûres artificielles du tégument des *Caecosphaeroma* déterminaient comme dans le cas des *Niphargus* l'apparition de taches brun-noirâtre.

L'existence d'individus plus ou moins intensément colorés en brun-noirâtre est un fait indéniable que nous avons tenu à signaler car nous l'avions constaté à maintes reprises dans l'espèce *Caecosphaeroma burgundum* mais nous devons reconnaître l'impossibilité où nous sommes de donner une interprétation valable permettant d'expliquer que certains individus d'une population apparaissent plus ou moins pigmentés.

#### Bibliographie

- Betz (J. T.): Mélanisants et mélaniens. (Alexandria, 2, 1962, 193—197).
- Daum (J.): Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. (Ann. Univ. Saraviensis, 3, 1954, 104).
- Daum (J.) et Husson (R.): Les organes jaunes chez *Caecosphaeroma burgundum* et leur répartition. (Notes Biospeol., XII, 1957, 53—59).
- Husson (R.): Apparition de taches mélaniques chez *Niphargus Virei* Chevreux. (Feuille Natur. 5, 1950, 73—74).
- Husson (R.): Crustacés Peracarides des eaux souterraines. (Archiv. Inst. Grand-Ducal Luxembourg. 27, 1960, 107—120).
- Husson (R.) et Henry (J. P.): Étude chez trois espèces du genre *Asellus* des concrétions des organes de Zenker. (Bull. Soc. Zool. France, 78, 1963, 274—278).
- Husson (R.) et Schorr (H.): Mise en évidence d'acide urique dans les «organes jaunes» du Crustacé troglobie *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. (C. R. Acad. Sc; 244, 1957, 513—515).
- Paris (P.): Sur la bionomie de quelques Crustacés de Côte d'or. (C. R. Ass. fr. Avanc. Sc., 49, 1925, 449—454).
- Remy (P.): Sur quelques Crustacés cavernicoles d'Europe (*Isopoda*). (Notes biospéol., 3, 1958, 35—49).
- Schorr (H.): Untersuchungen über Purine und Pigmente in den »gelben Organen« des Höhlenisopoden *Caecosphaeroma burgundum*. (Ann. Univ. Saraviensis, 5, 1956, 311—328).
- Vandel (A.): Biospéologie. (Gauthiers-Villars, 1964, 619 pages).

Discussion: R. Ginot, R. Husson, A. Vandel.

## BRITISH CAVE FAUNAS AND THE PROBLEM OF THEIR FOOD SUPPLY

George Th. Jefferson

Department of Zoology, University College

Cardiff

### Summary

The distribution and habitats of British hypogean crustacea are discussed. Some population densities are given, and the availability of food is discussed, particularly the possible role of bacteria.

The limited troglobite element in the British cave fauna includes terrestrial as well as aquatic forms, but more is known about the latter, especially about the hypogean crustacea of which seven species have been recorded. The syncarid *Bathynella natans* Vejdovski was first discovered in Britain in a Wiltshire stone mine (Lowndes 1932), but recently several have been found in interstitial habitats in Devon and the Thames valley (Efford 1959, Spooner 1961) and one in a Yorkshire cave (Hazelton and Glennie 1962). *Asellus cavaticus* Schiödt, an isopod, occurs widely in caves in South Wales and the Mendips although it was first recorded in Britain from a well in Hampshire (Tattersall 1930). Specimens from Mendip are consistently smaller than those from S. Wales, and Sheppard (private communication) thinks they may represent a different subspecies. This seems probable in view of the number of subspecies recognised elsewhere (Birshtein 1951). Incidentally the Hampshire specimens belonged to a size group agreeing with the Welsh form rather than with that of the much nearer Mendips.

A detailed account of the distribution of the British hypogean amphipods has been given by Glennie (1956), and it is only necessary to summarize this and bring it up to date.

*Crangonyx subterraneus* Bate has still only been found in the one cave, Ogof Pant Canol in S. Wales, but there has since been a record from interstitial water in the Thames valley. *Niphargus aquilex aquilex* Schellenberg is widely distributed in the south-west of England, the area of the south coast, the Thames basin and the Weald; it has also been found in both N. and S. Wales. Few of the records are from caves and it seems to be essentially an inhabitant of relatively shallow interstitial waters. *N. kochianus kochianus* Schell. has been found in a cave in the Quantock Hills and in one in Bristol, but most of the records are from ground-water sources in which it seems to occur widely in southern England except for Devon and Cornwall; it is also curiously absent from the Mendips. Further north it has been found in Lancashire, and there is an old record, possibly of this species,

from County Durham. The Irish subspecies, *N. kochianus irlandicus* Schell. was first found in deep water in Lough Mask, but has since been found in caves in County Clare. There are other records from Galway and Mayo, but one from a well near Dublin may not belong to this subspecies.

The distribution of *Niphargus fontanus* Bate in southern England is broadly similar to that of *N. kochianus* except that it is well represented in the Mendip area. It is also widely distributed in S. Wales as a cavernicolous form, the other records from caves being from Mendip and Bristol. Both *N. fontanus* and *N. kochianus* seem to be inhabitants of true phreatic waters and neither is found with *N. aquilex* except in very special circumstances (Hazelton and Glennie, 1962). The last British species of *Niphargus*, *N. glenniei* Spooner (*Niphargellus glenniei* of Continental authors), has so far only been found in Devon, in caves, wells and interstitial waters.

The strikingly southern distribution of *Niphargus* in the British Isles, like that of the Continent, is usually attributed to the effects of the Pleistocene glaciations. However, even if the isolated records for N. Wales, Lancashire and Durham are ignored, *N. fontanus* is common, and *N. aquilex* present, in S. Wales, an area certainly within the limits of the maximum glaciation. Similar considerations apply to East Anglia and Ireland. The argument of Ruffo (1956) that the limit is set by the boundary of the last, rather than the maximum, glaciation, is not valid either, since most of both Ireland and S. Wales were under ice at that time. Hazelton and Glennie (1962) have considered the possibility that aquatic troglobites might have survived locally below the ice cover, and presumably either this or subsequent recolonization must have occurred in places like S. Wales.

A fact worthy of comment which emerges from a study of the distribution of cavernicolous aquatic crustacea in Britain is the similarity, in this respect, of S. Wales and Mendip. In both cases *Asellus cavaticus* and *Niphargus fontanus* are well represented while other species are either absent or rare. This similarity may well date back to a time when the two areas were not separated, as they are now, by some 15 kilometres of sea water. The Bristol Channel is a drowned valley and at various stages in the quarternary, including immediately post-glacial times, it has been dry land, apart from the course of the River Severn flowing to the sea much further west. If *Asellus cavaticus* in the two areas has in fact differentiated into sub-species, this would indicate isolation for an appreciable time, presumably since the last ingress of the sea into the Bristol Channel.

Since both *Asellus cavaticus* and *Niphargus fontanus* are quite numerous in S. Wales, I have been able to make some observations on them, particularly in a Breconshire cave, Ogof Ffynnon Ddu. Here *A. cavaticus* is essentially an animal of flowstone slopes where some lurk in tiny gour pools, but the majority cling to the surface of the stalag-

mite and are just covered by the film of flowing water. In such situations they are difficult to see, but considerable numbers are often present, and I have estimated their density using a counting grid placed at random on the slopes. The numbers varied considerably; at some apparently suitable localities no *Asellus* could be found, but elsewhere densities of 10 or 20 per square metre were recorded, and one slope taking the overflow from a large pool yielded, as an average of 13 counts, 80 to the square metre. These figures must be under-estimates as I no doubt missed some of the smaller juveniles, and clearly *A. cavaticus* is locally very numerous. It is significant that most places where I have found it are well above flood level and fed only by seepage water.

*Niphargus fontanus* is usually found in gour pools, particularly those with some silt at the bottom. It is a rather elusive creature, spending much of its time in crevices, and I have not succeeded in estimating its density numerically. It certainly appears to be less numerous than *A. cavaticus* in S. Wales, but individuals are easy to find, and considerable numbers must be present. *N. fontanus* is a "well shrimp" and inhabits phreatic waters, but it can clearly move out of this habitat. Those found in gour pools are above the general water table and often far above it; one place in Ogof Ffynnon Ddu where *Niphargus* is always to be found is some 17 metres vertically above stream level at that point. Even more strikingly it occurs in two small caves perched high over the resurgence of Dan-yr-Ogof, at least 45 metres above the water table. Presumably *Niphargus* can make its way upwards through crevices and fissures against the flow of seepage water.

The problem of the food supply of cave animals has often been discussed, and the importance of exogenous organic matter carried in by flood waters, air currents or animals such as bats, is generally recognised. I have, however, pointed out elsewhere (in Brough et al. 1960) that such sources of energy seem inadequate to support some of the populations of animals found in S. Wales caves well above flood level and in the absence of bat guano. I suggested therefore that the contribution of endogenous organic matter by chemoautotrophic bacteria might be important and that some exogenous organic matter might enter in solution in seepage water. There is no obvious food supply for the large populations of *Asellus* on calcite slopes; even the so-called "water fungus" is usually absent. However the stalagmite surface often feels slimy, and scrapings examined under the microscope show a floccular material together with numerous micro-organisms; the gut of *Asellus* is usually full of what appears to be the same material. This contains ferric hydroxide which might well indicate the presence of chemoautotrophic iron bacteria of the kind studied by Caumartin (1959, 1963). If so, *Asellus* may be obtaining some or all of its energy from chemoautotrophic organisms either directly or through the intermediary of heterotrophic forms.

*Niphargus* presents a very similar problem; in many of the pools where it is found there is no obvious exogenous organic matter. Ginet (1955, 1960) and also Gounot (1960) have shown the importance of silt to some species of *Niphargus*, but they consider that most of the food is of exogenous origin. However Beatty (1941), working on pool sediments from the Postojna caves, found carotenoids and chlorophyll in those subject to flooding, but none in one fed only by roof drips; this pool contained *Niphargus*. He considered that water reaching such pools is freed of pigments as it seeps through the limestone; if so it must also be devoid of particles of plant debris.

Since there is evidence of *Niphargus* eating silt, or material from it, I have attempted to estimate the organic content of silts from pools which contain these animals but which are not reached by floods. The wet oxidation method of Walkley and Black (1934) was used, and the results gave a total organic content of 3.3% in the case of one pool and 2.3% for another. These figures are distinctly high when compared, for example, with those of Gounot (1960), and it is unfortunate that no completely satisfactory method is available. Nevertheless there seems no reason to doubt that an appreciable amount of organic matter is present both in silts and cave earths (the latter gave results ranging from 0.1% to 3.9%). The source of organic matter in silt from pools is not certain. Beatty's work suggests that it has not filtered down from the surface, and if it is, at least in part, of chemoautotrophic origin, it would represent an endogenous source of energy available to animals.

*Niphargus* is undoubtedly omnivorous and requires some animal matter in its diet (Ginet 1960, Gounot 1960); it probably obtains this, in S. Wales caves, by preying on *Asellus*. The remaining food of *Niphargus* and also that of *Asellus* can be loosely called detritus, but its nature is not yet clear. Husson (1956) states that *A. cavaticus* feeds on plant detritus, but in S. Wales it appears to be mostly on this floccular material containing micro-organisms. If the organic matter in this food should prove to have been built up initially by chemoautotrophic organisms, we would have an interesting little food nexus independent of solar energy coming into the cave in the form of exogenous organic matter. This would be an "endogenous cycle" of the kind which Vandel (1964) considers to be very important in the underground habitat.

#### References

- Beatty, R. A., 1941: J. Exp. Biol. 18, 144—152.  
Birshtein, Y. A., 1951: Fauna of the U. S. S. R. Vol. 7. part 5, Moscow.  
Brough, J., Matheson, C., and Jefferson, G. T., 1960: in Rees, F. (ed.), The Cardiff Region, Cardiff.  
Caumartin, V., 1959: Ann. Spéleol. 14, 147—157.  
Caumartin, V., 1963: Bull. Nat. Speleological Soc. 25, 1—14.

- Efford, I. E., 1959: *Nature* 184, 558—559.
- Ginet, R., 1955: *Bull. Soc. Zool. France* 80, 332—349.
- Ginet, R., 1960: *Ann. Spéleol.* 15, 127—376.
- Glennie, E. A., 1956: *Premier Congr. Intern. Spéléologie, Paris, III, 1953*, 61—63.
- Gounot, A. M., 1960: *Ann. Spéleol.* 15, 501—526.
- Hazelton, M. and Glennie, E. A., 1962: in Cullingford, C. H. D. (ed.), *British Caving*, 2nd edn., London.
- Husson, R., 1956: *Premier Congr. Intern. Spéléologie, Paris, III, 1953*, 65—70.
- Lowndes, A. G., 1932: *Nature* 130, 61—62.
- Ruffo, S., 1956: *Premier Congr. Intern. Spéléologie, Paris, III, 1953*, 13—37.
- Spooner, G. M., 1961: *Nature* 190, 104—105.
- Tattersall, W. M., 1930: *J. Linn. Soc. Zool.* 37, 79—91.
- Vandel, A., 1964: *Biospéologie, la biologie des animaux cavernicoles*, Paris.
- Walkley, A., and Black, I. A., 1934: *Soil. Sci.* 37, 29—38.

Discussion: J. P. Henry, P. Strinati.





## CAVE CRAYFISH: ANNUAL PERIODS OF MOLTING AND REPRODUCTION

Thomas C. Jegla

Department of Biology, Yale University

New Haven, Connecticut

This is a report on the occurrence of annual periods of molting and reproduction in a population of the crayfish *Orconectes pellucidus* in Shiloh Cave, Indiana. Data were obtained during four consecutive years. The principal criteria of molting in this study are soft exoskeletons, white exoskeletons, and the change in form of adult males. The principal criteria of reproductive periods are changes in the gonads, females carrying eggs on their abdominal appendages, appearance of young in the stream, and changes in form of adult males.

Many species of crayfish molt twice a year; in late summer when males change to the breeding form and again in late spring when many males revert to the non-breeding form. Mating generally occurs during fall months and eggs are laid and eventually hatch during the spring months. Several studies on epigeal species of crayfish indicate that light and temperature changes are important in regulating molting and reproductive cycles. Rising temperatures in the spring appears to synchronize egg laying and hatching. The length of time eggs are carried on the pleopods before hatching is dependent on the environmental temperature (Van Deventer, Illinois Biological Monographs, vol. 15, p. 235—241, 1955). However, since light changes are absent and, in many caves temperature changes are small (1—2° C), it is of interest to know whether molting and reproductive periods are synchronized and are similar to those in epigeal crayfish.

Intermolt periods in crustaceans usually increase with age of the animal; therefore, young animals (in *O. pellucidus* < 18 mm carapace length) molt at a more rapid rate than adults and are not included in this discussion. A large variety of parameters influence molting in crayfish and one finds molting in larger animals during all months of the year in Shiloh Cave. However, there are two definite periods when molting is more pronounced among large immature and adult animals (Fig. 1 a). Each of these periods of molting in the Shiloh Cave population are roughly of two months duration and are referred to here as the spring molt, occurring principally during February and March, and the fall molt, occurring principally during August and September. There is some variation in frequency of molting in the whole population from year to year but not in the time of molting — the two annual peaks in frequency of molting are separated by approximately six months. It is now

predictable on the basis of these data that one will find an increased frequency of molting during the latter half of February and the middle of August.

These data correlate well with the change in frequency of breeding males in the population (Fig. 1 b). A male crayfish is in non-breeding form during its life as an immature and is an adult capable of mating when it transforms to the breeding condition. The individual male then consecutively alternates between the non-breeding and breeding form upon molting during its adult life. The frequency of breeding males in the population reaches an annual low during the summer months but then increases rapidly during the latter half of August. The frequency changed from 27 to 67 % within 10 days during August of 1964. The increased frequency of breeding males throughout the fall months is a result of adults reverting to the breeding form and large immatures molting to the breeding form for the first time.

An intermolt period is generally begun during the latter half of October. The frequency of adult males in breeding form during this time never reached 100 % but varied from 77 to 97 % during the four years of this study. During February the frequency drops to about 50 % indicating by itself that a molt period is in progress. The frequency then slowly decreases to the summer low of about 30—40 %.

These phenomena of molting are indicative of what occurs in the population as a whole. The individual crayfish does not necessarily molt twice a year. The spring molt appears to be more pronounced in males while most individuals of both sexes molt in the fall. One female with a number painted on its carapace a few days after molting in August was observed to bypass the spring molt, having been found again the following June with the number still on its carapace. Some individual males do not molt in the fall, remaining in the non-breeding form, while some males do not molt in the spring, remaining in the breeding condition. For these reasons the frequency of breeding males in the population does not reach 100 % in the fall or drop to 0 % in the spring. Except for a recent report (Aiken, *American Midland Naturalist*, vol. 73, p. 240—245, 1965) it has been generally observed or assumed that changes of male form are nearly 100 % during both annual molts.

Both the presence and absence of annual reproductive cycles have been reported for a variety of cave animals. Often the interpretation of whether or not annual periods occur are based on the carrying of eggs by the female. A superior method for analyzing reproductive periods is to study gametogenesis in the gonads. Development of oocytes in cave crayfish can be observed through the transparent carapace without sacrificing the animal. Data from three years study show a clear annual cycle of oocyte development in the Shiloh Cave population. A new period of oogenesis begins during early fall months. The oocytes increase in number and then size as yolk is deposited. The frequency of females whose ovary is packed with large, yolky oocytes is used here to illustrate annual

periodicity. This frequency is at an annual minimum of 0% during late summer and begins to increase slowly after the fall molt period, then rapidly during late winter months to a maximum at the end of March. The frequency declines during spring and early summer months to the annual minimum as eggs are laid and presumably as oocytes are reabsorbed in some females. It is assumed that not all adult females lay eggs each season, since few are ever found carrying eggs and a relatively small number of young for the number of adults present in the population appear each year.

Only four females carrying eggs were found during this study; the dates being June 30, August 16 (2), and August 20. These females carried an average number of 45 eggs that were 2.0—2.5 mm diameter. The size and number of eggs laid by *O. pellucidus* are very similar to the size and number of eggs laid by an epigeal species *Cambarus longulus*. All of the eggs from the four broods were at about the same stage of development when collected and hatched a month later at 15° C in the laboratory. In nature the eggs are probably carried on the pleopods about two months from the time laying to hatching. This length of time is probably not unusual considering the low temperature of subterranean water.

Young crayfish ( $\leq 12$  mm carapace length) are usually found throughout the year but are most conspicuous during the summer and fall months, especially August. Yet, during these months they comprise only about 50% of the population, a notable exception being August of 1964 when young crayfish were 18% of the population.

Data on spermatogenesis were obtained from histological sections. Preliminary observations suggest an increase in sperm production during late summer months, which provides numerous sperm by the time the individual is in the breeding condition after the fall molt. Spermatogenesis has decreased by the time of the spring molt and appears to be minimal during spring and early summer months.

The annual periods of molting and gametogenesis in both sexes are highly correlated. Both sexes are in a new annual period of gamete production by late summer and early fall. Most of the males are in the breeding form after the fall molt, and mating can then occur. Presumably most mating has been performed by the time of the spring molt period when many males change to the non-breeding form. The oocytes continue to develop during the winter and spring months. The oocytes are either reabsorbed or laid during spring and summer months. Those females laying eggs hatch their young by the end of summer, and this event completes one annual period. Reproductive activities are minimal during the summer and maximal during the fall, which are respectively, the end of one annual reproductive period and the beginning of a new period.

Additional data and a more detailed analysis of the data presented here will be published elsewhere.



## DONNÉES SUR LA BIOLOGIE DES OLIGOCHÈTES TERRESTRES DES GROTTES

Christian Juberthie et Milan Meštrov

Laboratoire souterrain du C. N. R. S.

Moulis

Laboratoire de Zoologie de l'Université

Zagreb

D'assez nombreuses espèces d'Oligochètes terrestres ont été récoltées dans les grottes depuis une soixantaine d'années. Un nombre relativement peu élevé de grottes a cependant été prospecté, de sorte que cette étape faunistique est loin d'être terminée. Ces premiers résultats, bien que fragmentaires, semblent montrer que toutes les espèces ne sont pas aptes à peupler le milieu cavernicole, et que presque toutes les espèces qui y sont récoltées, sinon toutes, se retrouvent à plus ou moins grande profondeur des sols superficiels.

Les récoltes n'ont pas été faites de façon systématique et souvent elles ne permettent pas de dire si l'espèce est accidentelle, rare, abondante ou constitue une population permanente dans une grotte. Un des meilleurs exemples est celui de la grotte de Bétharram, où une seule espèce est connue par 6 exemplaires alors que les Lumbricidae y constituent une population de plusieurs dizaines de milliers d'exemplaires.

Il en résulte que l'on sait peu de choses sur le milieu habité dans les grottes par les Lumbricidae, et que les opinions formulées par les auteurs (Jeannel, Leruth, Chappuis) ne reflètent que très partiellement la réalité. Pour ces auteurs, les vers sont fréquents dans le sol à l'entrée des grottes, dans les amas de guano et au fond des grottes; on peut les observer également rampant sur les parois, les stalactites ou l'argile.

Des observations faites dans plusieurs grottes des Pyrénées (Grotte de l'Église à Bas Nistos, Grotte de Bétharram, Gouffre Bégué) nous ont montré que le véritable milieu peuplé par les Oligochètes terrestres dans les grottes est représenté par les nappes de sédiments argileux riches en eau et en matière organique.

Nous avons fait une étude précise de ce milieu, négligé jusqu'à ce jour, dans la grotte de l'Église à Bas Nistos. Cette grotte est située à 540 m dans les Pyrénées centrales; les Lumbricidae y sont principalement localisés dans une petite salle située à 35 m de l'entrée, totalement obscure; ils vivent dans les sédiments argileux qui recouvrent la plus grande partie de son sol; un puits, un filet d'eau et des gours occupent une partie de la région la plus basse de la salle; quelques petits gours alimentés par l'eau qui tombe goutte à goutte du plafond sont dispersés à la surface de la nappe argileuse. La nappe argileuse est plus humide dans sa partie basse que dans ses parties hautes.

### Caractéristiques des sédiments

Les *Lumbricidae* sont soumis dans les sédiments de la grotte de l'Eglise à des températures qui varient au cours d'une année de 9° C à 11° C environ. En effet, la température prise à 2 cm de profondeur est passée de 10°3 en Mars 1964, à 10°8 en Septembre pour atteindre son point le plus bas, 9°2, en Janvier 1965. Les variations annuelles de température sont donc atténuées par rapport à celles des sols superficiels.

La teneur en matière organique de ces sédiments est très élevée comparée à celle des sédiments immergés actuellement étudiés. En effet, elle est comprise entre 9,6 ‰ et 2,6 ‰; elle est donc du même ordre que celle des sols superficiels où vivent les Oligochètes. Cette forte teneur en matière organique explique l'abondance des Oligochètes terrestres dans ce milieu. Cette matière organique est d'origine exogène. La teneur en matière organique des sédiments immergés dans la même grotte, est seulement de 0,5 ‰ et de façon générale elle n'est que de 0,026 à 0,66 ‰ pour les sédiments immergés actuellement étudiés; elle est donc de 4 à 400 fois inférieure à celle des sédiments terrestres de la grotte de l'Eglise.

La teneur en eau de cette nappe argileuse n'est pas uniforme et diffère de façon importante en des points cependant très proches. En Août 1964, par exemple, elle était supérieure à 50 ‰ au point le plus bas, comprise entre 42 et 29 ‰ au point B, et entre 39 et 32 ‰ au point C. De plus, elle diminue assez régulièrement de la surface des sédiments à 10 cm de profondeur environ; au point B, par exemple, la teneur en eau passait de 42 ‰ dans la couche superficielle à 29 ‰ seulement dans la couche située à 10—11 cm de profondeur. Les variations annuelles sont, en revanche, peu importantes en comparaison de ces différences.

### Peuplement en Oligochètes en relation avec les caractéristiques des sédiments

La densité des Oligochètes est différente selon le point considéré. Au point A, le plus riche en matière organique et en eau, le nombre des *Lumbricidae* est le plus élevé, soit 10 individus environ au dm<sup>2</sup>; au point B, moins riche en matière organique et en eau, ce nombre s'abaisse à 3,5 individus au dm<sup>2</sup>; en C, encore moins riche en carbone et en eau, il n'est plus que de 0,5 individus au dm<sup>2</sup>; enfin, en D, où la teneur en matière organique est encore de 2,5 ‰ mais où la teneur en eau est inférieure à 25 ‰, il n'y a plus aucun Oligochète. Les *Lumbricidae* forment donc une population abondante dans les sédiments riches en matière organique et à teneur en eau supérieure à 25—30 ‰.

Ils sont représentés par 4 espèces: *Dendrobaena rubida* (Savigny), *Dendrobaena* sp., *Allolobophora caliginosa* (Savigny), *Eophila pyrenaica* Cognetti. Ces espèces ne sont pas réparties de façon uniforme dans les sédiments, et la teneur en eau est le principal facteur qui détermine leur répartition; les *Dendrobaena* et les *Allolobophora* vivent exclusivement dans les zones les plus humides; *Eophila pyrenaica* peuple non seulement les

zones précédentes mais encore les zones plus sèches dont la teneur est comprise le plus souvent entre 30 et 40 %. Le peuplement des zones peu riches en eau par *Eophila pyrenaica* est lié à une particularité de sa biologie; en effet, tous les *Eophila* qui vivent dans les zones où la teneur en eau est inférieure à 36—38 % sont enroulés dans des logettes individuelles situées à quelques centimètres de profondeur, leur tube digestif est vide et ils sont entiers ou régénèrent leur partie postérieure; dans les zones à teneur en eau supérieure à 36—38 %, tous les exemplaires, en revanche, sont actifs et s'alimentent comme les autres espèces.

Trois des quatre espèces, au moins, (*Al. caliginosa*, *D. rubida*, *E. pyrenaica*) accomplissent leur cycle complet dans ces sédiments et ont établi d'abondantes populations permanentes. Les cocons sont nombreux en toutes saisons et sont déposés dans de minuscules logettes dans les sédiments argileux. Du cocon, un seul jeune sort chez *E. pyrenaica*. Des jeunes à tous les stades du développement ont été observés en toutes saisons; des adultes avec clitellum parfaitement développé sont nombreux et nous avons observé plusieurs fois l'accouplement d'*E. pyrenaica* sur l'argile ou dans les sédiments argileux.

### Étude expérimentale

A. Nous avons contrôlé expérimentalement que la teneur en eau des sédiments influe sur la mise en logatte et sur l'activité de cette espèce.

Dans une première série d'expériences nous avons expérimenté sur des vers entiers; 30 vers ont été maintenus dans des sédiments renfermant 50 % d'eau environ; 27 exemplaires ont été maintenus dans sédiments soumis à une dessiccation ménagée qui fait baisser leur teneur en eau de 40 % à 25 % environ au bout de 2 mois. Tous les exemplaires maintenus en milieu riche en eau s'alimentent et restent actifs tout au long de l'année; tous les exemplaires maintenus dans des sédiments en voie de dessiccation cessent de s'alimenter et sont en logette 3 semaines environ après le début de l'expérience, la teneur en eau des sédiments étant alors de 30 à 35 %.

Dans une seconde série d'expériences nous avons expérimenté sur 40 *Eophila pyrenaica* amputés de leur partie postérieure au niveau du 70<sup>e</sup> segment ou privés des 20 derniers segments. Aucun des vers maintenus dans des sédiments riches en eau ne régénèrent, tandis que tous les vers des sédiments soumis à une dessiccation ménagée se mettent en logette puis régénèrent leur partie postérieure.

Les vers entiers enroulés dans des logettes reprennent leur activité et s'alimentent de nouveau dans les 48 heures qui suivent la réhydratation du milieu. La mise en logette des vers entiers est donc une simple quiescence. Les vers amputés au niveau du 40<sup>e</sup> segment après le clitellum reprennent leur activité dans les 3 jours qui suivent la réhydratation lorsque le régénérat caudal n'est pas encore apparent ou lorsqu'il est grand et que le tube digestif est différencié et fonctionnel. En revanche, les vers ne reprennent pas leur activité avant 6 ou 8 jours malgré une

forte réhydratation du milieu lorsque le régénérat postérieur est en voie de formation. Il semble qu'à ce stade de la régénération un véritable état de diapause se soit établi; il est cependant de courte durée.

*Eophila pyrenaica* est donc une espèce amphodyname, qui ne régénère sa partie postérieure qu'en logette, dans un état particulier appelé diapause ou pseudo-diapause. Elle se rattache au petit groupe d'espèces des sols superficiels présentant ce phénomène et appartenant aux genres *Allolobophora* et *Eophila*. Ce phénomène est saisonnier dans les sols superficiels, tandis qu'il existe toute l'année, dans la grotte de l'Eglise.

B. Nous avons recherché, ensuite, le mode d'action des facteurs responsables, d'une part de la mise en logette et de la diapause, d'autre part, de la formation d'un régénérat caudal.

Dans une première série d'expériences, nous avons fait suivre l'amputation postérieure de l'ablation d'un nombre variable de segments antérieurs, 3, 4, 5, 6, 7, 30, 70. Les résultats suivants ont été obtenus: des régénérats postérieurs normaux se forment à partir de tronçons de vers dépourvus de 6 à 70 segments extérieurs; la régénération caudale n'est donc pas, chez cette espèce, sous la dépendance des sécrétions du cerveau et du ganglion sous-oesophagien; l'inhibition de la régénération caudale en milieu humide est liée à la présence des 4 ou 5 segments antérieurs.

Dans une deuxième série d'expériences, nous avons fixé des tronçons de vers de 1 à 30 jours après l'amputation simultanée des 20 derniers segments et des 70 premiers. L'étude de la chaîne nerveuse a montré des modifications importantes de l'activité de certaines cellules neuro-sécrétrices, de certains neurones banaux et des cellules de la neuroglie en relation avec la formation du régénérat caudal. Les sécrétions de certaines de ces cellules interviennent probablement dans la régénération, le système nerveux étant indispensable à la formation d'un régénérat.

Dans une troisième série d'expériences, nous avons cherché à localiser les mécanismes inhibiteurs de la régénération postérieure en pratiquant des ablations de cerveau et de ganglion sous-oesophagien chez des vers amputés des 20 derniers segments; chez d'autres espèces amphodynames, en effet, l'ablation des centres nerveux antérieurs lève l'inhibition. Chez *Eophila pyrenaica* ni la levée de l'inhibition, ni la suppression de l'activité et de la prise de nourriture plus de quelques jours, n'ont pu être obtenus; par contre, l'ablation du cerveau accompagnée de la suppression de la nourriture, nous a permis d'obtenir quelques cas de régénération. Il semblerait donc que la forte teneur en eau inhibe la régénération postérieure en agissant sur les centres nerveux antérieurs et maintenant ainsi la reproduction et l'activité et la prise de nourriture; cependant les résultats sont encore trop partiels pour tirer des conclusions définitives.

### Conclusions

Les *Lumbricidae* sont des endogés typiques dont certaines espèces trouvent dans des sédiments argileux des grottes riches en eau et en



matière organique des conditions particulièrement favorables à l'établissement de populations importantes et permanentes. Ces sédiments représentent le milieu fondamental que peuplent la plupart des *Lumbricidae* dans les grottes.

Toutes les espèces d'Oligochètes ne peuplent pas les grottes. Si l'on se base sur la séparation des *Lumbricidae* en espèces superficielles, végétariennes, et en espèces profondes, géophages, il est vraisemblable que ce sont principalement les espèces géophages qui peuplent ces sédiments.

Les *Lumbricidae* se nourrissent des matières organiques renfermées dans les sédiments argileux. Les sédiments où ils établissent des populations importantes renferment un taux de matière organique très élevé, équivalent à celui des sols superficiels. Ils ne vivent pas ou sont exceptionnels dans les sédiments pauvres en matière organique au en eau.

Les matières organiques des sédiments des grottes de l'Eglise et de Bétharram sont en majeure partie, sinon en totalité, d'origine exogène; ils sont apportés par l'eau des ruisseaux souterrains lors de leurs crues ou par l'eau qui suinte sur les parois ou tombe du plafond.

Les différences de teneur en eau dans les sédiments de la grotte de l'Eglise sont suffisantes pour que les deux types de *Lumbricidae*, homodynames et amphodynames, y vivent. Des *Eophila pyrenaica* actifs et en logette s'observent en toute saison du fait de la coexistence toute l'année de zones humides et de zones sèches dans les sédiments; la mise en logette n'est donc pas liée aux saisons comme dans les sols superficiels.

La mise en logette des *Eophila pyrenaica* entiers est une simple quiescence liée à la faible teneur en eau des sédiments. Elle semble devenir une véritable diapause chez les vers amputés de leur région postérieure lorsque le régénérat apparaît.

La régénération postérieure est sous la dépendance de la chaîne nerveuse; son inhibition en milieu riche en eau est liée à la présence des segments antérieurs; la teneur en eau des sédiments agit probablement par l'intermédiaire des centres nerveux antérieurs sur la régénération et l'activité la mise en logette et la prise de nourriture des *Eophila pyrenaica*.

### Bibliographie

Chappuis (P. A.), 1950: La récolte de la faune souterraine. Notes biospéologiques, 5: 7—35.

Jaennel (R.), 1926: Faune cavernicole de la France, Paris.

Juberthie (C.) et Meštrov (M.), 1964 a: Présence et caractéristiques d'une population d'Oligochètes terrestres (*Eophila pyrenaica* Cognetti) dans les sédiments argileux d'une grotte. C. R. Acad. Sci., 259: 2911—2912.

Juberthie (C.) et Meštrov (M.), 1964 b: Influence de la teneur en eau des sédiments argileux d'une grotte sur la mise en logette et la régénération postérieure d'*Eophila pyrenaica* (Oligochètes, Lumbricidae). C. R. Acad. Sci., 259: 3062—3064.

Juberthie (C.) et Meštrov (M.), 1965: Régénération postérieure en milieu humide et activité neurosécrétoire de la chaîne nerveuse chez *Eophila pyrenaica* (Oligochètes, Lumbricidae). C. R. Acad. Sci., 260: 991—994.

Leruth (R.), 1939: La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, 87: 1—506.

Discussion: A. Vandel.

## О ПОДЗЕМНОЙ ФАУНЕ СОВЕТСКОЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

С. И. Лёвүшкин

Московский университет

Москва

Сведения о подземной фауне Средней Азии неполны и фрагментарны. Особый интерес представляет нахождение живых фораминифер в колодцах пустыни Кара-Кум с солоноватой (до 10 %) водой (Бродский, 1929; Николаюк, 1948) и нескольких видов *Malacostraca* (*Strangonyx schizurus* Birst., *Stenasellus asiaticus* Birst. et Star., *Parabathynella mesasiatica* Birst. et Ljov., *P. tianshanica* Jank., *Bathynella natans issykkulensis* Jank., *Microcharon kirghisicus* Jank.), главным образом, в итосчниках и грунтовых водах (Бирштейн, 1948; Бирштейн и Старостин, 1949; Бирштейн и Лёвүшкин, 1964; Янковская, 1964).

### Пещеры, обследованные в 1962—63 г., и их фауна

Мне удалось посетить лишь некоторую часть пещер Средней Азии, были обследованы наиболее крупные и известные из них.

#### Пещеры хребта Кутитангтау (юго-восточная Туркмения)

1. Карлюкская пещера. Расположена у сел. Карлюк Ходжамбасского района Чарджоуской области Туркменской ССР. Эта крупнейшая пещера Средней Азии (длина до 3 км) заложена в верхнеюрских известняках. Водоемов нет. Описание пещеры (Дайов, 1928; Смахов и Ромашова, 1962) неполны. Фауна, несмотря на большие запасы гуано, очень бедна и состоит из неопределенных *Diptera*, *Leptodes lindbergi* Kasz. и его личинки (*Coleoptera Tenebrionidae*) и *Psyllopsocus ramburii destructor* End. (*Copeognatha*).

2. Пещера Каптар-хана. Находится близ пос. Свинцовый рудник Ходжамбасского района в верхнеюрских гипсах. Длина около 450 м, часть пещеры занимает солоноватое (11,68 %) озеро. В гуано многочисленны *Psyllopsocus ramburii destructor*, встречены *Oniscoidea* и *Pseudoscorpiones*; в озере — 3 вида *Foraminifera* (*Miliammina* sp., *Trochamminita* sp., *Jodammina zernovi* [Schm.]), *Nematoda* (*Oncholaimidae* gen. et sp.), 3 вида *Harpacticoida* (*Estinosoma* sp., *Schizopera paradoxa* [Daday], *Nitocra* sp.), по 1 виду *Isopoda* (*Microcharon halophilus* Birst. et Ljov.) и *Gastropoda* (*Pseudocaspia ljuvuschkini* Star.).

3. Пещера у пос. Свинцовый рудник. Находится близ предыдущей в пласте каменной соли. Пройденная часть пещеры невелика (около

15 м), далее ход перекрыт озером (насыщенный раствор поваренной соли). На сухих веточках (гнездо голубя) в абсолютной темноте — *Psyllopsocus ramburii destructor*, *Niptus hololeucus* Fald (*Coleoptera Ptinidae*) и паразитические *Acarina*.

В этом же районе находится мощный карстовый источник Ходжа-Кайнар. Его фауна: *Schizopera paradoxa*, *Nitocra* sp., *Laophonte* sp. (*Harpacticoida*), брюхоногие моллюски *Pseudocaspia* sp. и 2 новых вида (родовая принадлежность не установлена — *Taihua?*), высшие ракообразные (сборы И. В. Старостина) — *Stenasellus asiaticus*, *Wogidiella* sp.

#### Пещеры хребта Байсунтау (южный Узбекистан)

4. Пещера Амир-Темир. Находится у сел. Таш-Курган в верховьях р. Кизил-дарья в юрских известняках. Длина около 600 м, в дальнем зале озеро. Описание (Кастанье, 1915) неполно и неточно. На растительных остатках и помете дикобраза *Onychiurus* sp. (*Collembola*), *Diptera* и их личинки, *Coleoptera larvae*, *Rhagidiidae* (*Acarina*). В планктонной пробе — *Bryocamptus* sp.

#### Пещеры в горах, окружающих ферганскую долину (Киргизия)

5. Пещера Калмак-унгур. Расположена выше сел. Шахимардан, состоит из одного большого (100 × 60 м) зала с узким шелевидным входом. Небольшой ручеек. На глине и растительных остатках собраны *Rhagidiidae* (*Acarina*), *Onychiurus* sp., *Arrhopalites* sp. (*Collembola*), *Nematophora* gen. et sp. (*Diplopoda*), *Eocatops* sp. (*Coleoptera Catopidae*) и *Diptera*. В пробе планктона — *Maraenobiotus brucei* (Richard).

6. Хайдарканская пещера. Находится у пос. Хайдаркан Фрунзенского района Ошской области Киргизской ССР. Эта карстовая полость длиной до 60 м не имела выхода на поверхность, открыта при проходке штольни реологами. 3 небольших озера (самое крупное до 6 м длиной). Органики почти нет. Найдены *Acarina*, *Collembola*, *Coleoptera* (*Eocatops* sp.), *Diptera*. В планктоне — *Infusoria*, *Turbellaria*, *Nematoda*, *Diptera larvae*, *Parabathynella mesasiatica*.

7. Пещера Чиль-Устун. Находится у сел. Араван близ города Оша. Состоит из ряда залов, соединенных узкими лазами (Щербатов, 1931). На глине и сталагмитах собраны *Araneina* (*Porrhomma* sp.), *Diplopoda* (*Polydesmidae* gen. et sp.), *Chilopoda* (*Lithobius* sp.), *Diptera*.

#### Пещеры в Зеравшанском хребте (Узбекистан)

8. Пещера Амир-Темир. Находится в одноименной горе на южном склоне хребта Кара-Тепе в известняковых ксенолитах, заключенных

в гранитном массиве. Там, где известняк вымыт, стены пещеры сложены гранитом. Небольшой водоем (Виноградов, 1963). На гуано собраны *Ataneina* (*Leptyphantus* sp.), *Collembola* (*Archerontides* sp.), *Coleoptera* (*Eocatops* sp., *Staphilinidae* gen. et. sp.), *Diptera*. В планктоне — *Bryocamptus* sp.

#### Пещеры по рекам Угам и Чаткал (окрестности Ташкента)

9. Богучолпакская пещера. Находится на правом берегу р. Угам близ урочища Богучолпак. Состоит из одного зала (30—40 м в диаметре), местами капель (Кастанье, 1915). Обнаружены *Acarina*, *Paucipoda*, *Chilopoda* (*Lithobius aeruginosus* L. Koch, *L. curtipes* C. Koch), *Collembola* (*Arrhopalites pygmaeus* [Wankel], *Folsomia fumetarii* (L.), *Opuchiurus* sp.), *Diptera* larvae.

10. Пещера у сел. Аурахмат. Находится в обнажении известняков р. Чаткал. Небольшая сухая пещера. На глине и гуано собраны *Collembola*, *Coleoptera* (*Ptinus* sp.), *Lepidoptera* larvae.

#### Зоогеографические и экологические замечания

Заслуживает внимания относительное богатство подземных вод Средней Азии формами морского происхождения. Ярким примером водоема, почти вся фауна которого (*Foraminifera*, *Nematoda*, *Натрастикоида*, *Microcharon*) имеет морской генезис, является солоноватое озеро пещеры Каптар-хана. Троглобионты морского происхождения известны из источника Ходжа-Кайнар (*Bogidiella*), интэрстициальных вод берегов Иссык-Куля (*Microcharon*) и пустыни Кара-Кум (*Foraminifera*).

Если принять точку зрения авторов, считающих, *Bathynellacea* морскими реликтами, список форм пополнится 3 видами, а список местонахождений — Хайдарканом.

Присутствие *Foraminifera* в песках Кара-Кум легко объяснить, признав грунтовые воды этого района остатком акчагыльского моря (Николук, 1948). Большие затруднения возникают при попытках увязать границы древних морей с современным распространением остальных видов морского происхождения. Район пещеры Каптар-хана был покрыт морем в палеогене, но в начале неогена здесь начались мощные горообразовательные движения с размахом вертикальных колебаний 12—14 км. Могли ли уцелеть при этом некоторые формы палеогенового моря, неясно. Акчагыльское море не доходило до района пещеры, по крайней мере, на 100—120 км. Может быть, в этот период *Microcharon* мог достичь района по системе грунтовых (возможно, солоноватых) вод. Труднее принять такое объяснение для фораминифер. Еще непонятнее нахождение *M. kirghisicus* на берегах

Иссык-Куля, т. к. континентальный режим северного Тянь-Шаня оставался неизменным с верхнего карбона.

Большинство видов морского генезиса родственно средиземноморским формам. *Miliammina* sp. близка к фораминиферам подземных вод Сахары (Gauthier-Lièvre, 1935). *Microcharon kirghisicus* и *M. halophilus* родственны морским и пресноводным видам этого рода, описанным из стран Средиземноморья. *Narptacticoida* и, вероятно, *Nematoda* из Каптар-ханы представлены родами, большинство видов которых обитает в Средиземноморье. И некоторые троглобионты неморского происхождения *Stenasellus asiaticus* и найденный недавно Я. И. Старобогатовым в сборах Я. И. Янковской из грунтовых вод Узбекистана *Paladilhropsis* sp.) обнаруживают западные связи.

Однако среди обитателей подземных вод Средней Азии есть виды, родственные формам Восточной и Юго-Восточной Азии. Таковы 2 вида *Parabathynella*, относящиеся к подрод *Eobathynella*, представленному, кроме Средней Азии, в Японии и на Малайском полуострове. Род брюхоногих моллюсков *Pseudocaspia*, включающий 3 вида из озера Иссык-Куль, источника Ходжа-Кайнар и пещеры Каптар-хана, имеет, по мнению Я. И. Старобогатова, восточно-азиатское происхождение, а 2 вида *Gastropoda* из источника Ходжа-Кайнар очень напоминают *Taihua*, описанную из озера в Юннани, и, возможно, относятся к этому роду.

Сухопутная фауна пещер Средней Азии очень бедна троглобионтами, которые известны пока только среди *Collembola* (*Acherontides*). Набор же троглофильных родов и отчасти видов (*Leptyphantes*, *Porrhomma*, *Arrhopalites rugmaeus*, *Folsomia fumetaria* и др.) очень напоминает таковой пещер Средней Европы: пещерная фауна к северу и востоку от Средиземноморья беднеет и приобретает некоторые общие черты.

Пещеры некоторых районов Средней Азии отличаются пониженной относительной влажностью и высокой температурой (20—22° С). Значительную часть фауны таких пещер составляют переселившиеся в них норовые формы или формы, произошедшие от последних. Такова спелеофауна Күгитагтау. Ее характеризует ряд отрицательных черт: отсутствуют *Diplopoda*, *Catorpidae* и даже *Collembola*, постоянные обитатели пещер всех регионов. Последних, видимо, замещают *Coleognatha*, редкие в других пещерах. Жуки представлены семействами *Ptinidae* и *Tenebrionidae*. Среди чернотелок интересен *Leptodes lindbergi*. Он описан из Афганистана, вне пещер пока не встречен и, по мнению С. И. Келеевской, показывает некоторую адаптацию к пещерной среде (сильное развие редких щетинок на теле).

Даже соляные пещеры не лишены жизни. В пещере у пос. Свиноцкий рудник по карнизу каменной соли бегали *Psyllopsocus tataricus destructor*, *Niptus hololeucus*, найдена и куколка последнего.

В зоогеографическом отношении спелеофауна советской Средней Азии обнаруживает много общих черт с фауной пещер Афганистана, изученной К. Линдбергом (Lindberg, 1961, 1962, 1964). Обе страны крайне бедны сухопутными троглобионтами (*Collembola*, *Coleoptera Carabidae* и, возможно, *Thysanura Lepismatidae* в Афганистане; *Collembola* и, возможно *Diploroda* у нас), которые в отличие от троглофилов и водных троглобионтов не показывают родственных связей со средиземноморскими формами и являются, видимо, автохтонами (что показано А. Куаффе для *Carabidae* — Coiffait, 1961); часто они относятся к древним родам с очень широким распространением (*Acherontides*). Объединяет их и присутствие в пещерах сухолюбивых норových видов. Особенно близка к афганской фауна пещер Кугитангау. Здесь обнаружены характерные общие формы *Leptodes lindbergi*, *Psyllopsocus ramburii destructor*,<sup>1</sup> *Bogidiella* sp. из источника Ходжа-Кайнар сходна с *B. lindbergi* Ruffo. Близкие к афганским виды обнаружены и в других районах Средней Азии; например, *Acherontides* из пещеры Амнр-Темир (Байсунгау) родственен афганским видам этого рода.

Повидимому, Афганистан и советскую Среднюю Азию при био-спелеологическом районировании следует объединить в одну крупную зоогеографическую единицу, которая характеризуется следующими чертами: 1. бедность троглобионтами сухопутной фауны пещер (исключение составляют, вероятно, только *Collembola*); 2. заселение пещер определенного типа норовой фауной, представленной сухолюбивыми формами (*Copeognatha*, *Ptinidae*, *Tenebrionidae*); 3. присутствие интересных водных троглобионтов (по крайней мере, в ряде групп); 4. относительно высокий процент форм морского происхождения в фауне подземных вод; 5. тяготение водной подземной фауны и части сухопутных троглофилов в зоогеографическом отношении, в основном, к странам Средиземноморья, хотя встречаются формы восточноазиатского происхождения; 6. отсутствие ясных связей у малочисленных известных сухопутных троглобионтов со Средиземноморьем.

Дискуссия: Я. А. Бирштейн, С. Матвейев, А. Вандел.

<sup>1</sup> Отнесение сеноедов афганских пещер к подвиду *trogloidydes* (Vadonnel, 1962), скорее всего, ошибочно. В описании К. Линдберга были только нимфы, а в нашем материале есть и взрослые особи.

## Résumé

## LA FAUNE SOUTERRAINE DE L'ASIE MOYENNE U. R. S. S.

S. I. Ljovuschkin

Université

Moscou

Les données concernant la faune souterrain de l'Asie Moyenne sont imparfaites et fragmentaires. Spécialement intéressant est la découverte des foraminifères vivants dans les puits avec l'eau assez salée, jusqu'à 10 ‰ (Brodski, 1929; Nikoljuk, 1948) dans le désert Karakum\* et de quelques espèces de Malacostraca (*Crangonyx schizurus* Birst., *Stenasellus asiaticus* Birst. et Star., *Parabathynella mesasiatica* Birst. et Ljov., *P. tianischanica* Jank., *Bathynella natans issykkulensis* Jank., *Microcharon kirghisticus* Jank.) principalement dans les sources et dans les eaux de sous-sol.

## Les grottes explorées en 1962—1963 et la leur faune

J'ai visité seulement les plus grandes et les plus connues grottes de l'Asie Moyenne.

Grottes des montagnes Kngitangtau  
(Sud-est de la Turcménie)

1. La grotte Karljukskaja peštera\* près de village Karljuk dans le rayon Hodžamb, département Čardžousk, dans le calcaire Jurassique supérieur, est la plus grande (longue jusqu'à 3 kilomètres). La faune est très pauvre: diptères, *Leptodes lindbergi* Kasz. avec larves (*Coleoptera Tenebrionidae*) et *Psyllopsocus ramburii destructor* End. (*Copeognatha*).

2. La grotte Peštera Kaptar-han près de l'hameau Svincovij rudnik (mi-nière de plomb) dans le rayon de Hodžambas, dans le gypse Jurassique supérieur, long environ de 450 mètres, avec un lac peu salé (11,68 ‰). Dans le guano *Psyllopsocus ramburii destructor*, *Oniscoidea* et *Pseudoscorpiones*; dans le lac trois espèces de Foraminifères [*Milammina* sp., *Trochammina* sp., *Jodammina zernovi* (Schm.)], *Nematoda* (*Oncholaimidae* gen. et sp.), trois espèces *Harpacticoida* [*Ectinosoma* sp., *Schizopera paradoxa* (Daday), *Nitocra* sp.], l'isopode *Microcharon halophilus* Birst. et Ljov. et le Gastropode *Pseudocaspia ljovuschkini* Star.

3. Peštera dans le hameau Svincovij rudnik près de la grotte précédente dans une couche de sel gemme. Nous y sommes pénétré seulement 15 mètres jusqu'à l'eau (solution saturée de sel). Sur les rameaux secs (nid de pigeon) dans l'obscurité parfaite *Psyllopsocus ramburii destructor*, *Niptus hololeucus* Fald. (*Coleoptera Ptinidae*) et Acariens parasitiques.

Dans la forte source karstique Hodža-Kajnar dans le même rayon: *Schizopera paradoxa*, *Nitocra* sp., *Laophonte* sp. (*Harpacticoida*), les gastropodes *Pseudocaspia* sp. et deux espèces nouvelles (genre ?, peut-être *Taihua*), Crustacés supérieurs (leg. I. V. Starostin), *Stenasellus asiaticus*, *Bogidiella* sp.

Grottes de la chaîne de montagnes Bajountau  
(Sud d'Uzbékistan)

4. La grotte Peštera Amir-Temir près de village Taš-Kurgan dans le cours supérieur de fleuve Kizil-darja, dans le calcaire Jurassique. Long de 600 mètres environ, ensuite une salle avec un lac (la description de Katanje, 1915 est inexacte). Sur les restes végétales et excréments du porc-épic *Onychiurus* sp. (*Collembola*), *Diptera*, *Coleoptera* (larvae), *Rhagidiidae* (*Acarina*). Dans l'échantillon de plancton *Bryocamptus* sp.

\* Les lettres dans les noms géographiques russes sont phonétiques. La prononciation est la suivante: u = ou, o = au, c = ts, č = tch ž = j (avant voyelle), z = zéro), š = ch.



Grottes dans les montagnes entourantes la vallée de Fergana  
(Kirghizie)

5. La grotte Peštera Kalmak-ungur au-dessus de village Šuhimardan est une grande salle (100 × 60 mètres) avec l'entrée étroite. Il y a un petit ruisseau. Sur l'argile et les restes végétales *Rhagidiidae* (*Acarina*), *Onychiurus* sp., *Arrhopalites* sp. (*Collembola*), *Nematophora* gen. et sp. (*Diploda*), *Eocatops* sp. (*Coleoptera Catopidae*) et *Diptera*. Dans l'échantillon de plancton *Bryocampus* sp.

6. La grotte Hajdarkanskaja peštera près de village Hajdarkan dans le rayon Frunzen, département Oš. Les géologues, en percant une galerie, ont découvert cette grotte. Il y a trois petits lacs (le plus grand long jusqu'à 6 mètres). Il n'a pas de matières organiques. *Acarina*, *Collembola*, *Coleoptera* (*Eocatops* sp.), *Diptera*. Dans le plancton *Infusoria*, *Turbellaria*, *Nematoda*, *Diptera larvae*, *Parabathynella mesasiatica*.

7. La grotte Peštera Cilj-Ustun près de village Aravan dans les environs de la ville Oš. Elle est composée d'une série de salles, liées par passages étroits (Sčebakov, 1931). Sur l'argile et les stalagmites *Araneina* (*Porrhomma* sp.), *Diplopoda* (*Polydesmidae* gen. et sp.), *Chilopoda* (*Lithobius* sp.), *Diptera*.

Grottes dans la chaîne de Zeravšan  
(Ouzbékistan)

8. La grotte Peštera Amir-Temir sur la pente méridionale de la chaîne Kara-Tepe dans le Xénolite calcifère inclus dans le massif de granit. Les parois sont de granit là où les eaux ont dissous le calcaire. Une petite flaque d'eau (Vinoogradov, 1963). Sur le guano *Araneina* (*Leptyphantès* sp.), *Collembola* (*Acherontides* sp.), *Coleoptera* (*Eocatops* sp., *Staphylinidae* gen. et sp.), *Diptera*; dans le plancton *Bryocampus* sp.

Grottes le long de fleuves Ugam et Čatkal  
(environs de Tachkent)

9. La grotte Bogučolpakskaja peštera sur la rive droite de fleuve Ugam près de bosquet Bogučolpak est composée d'une salle (diamètre 30—40 mètres), çà et là stillation (Kstanje, 1915). Faune: *Acarina*, *Pauropoda*, *Chilopoda* (*Lithobius aeruginosus* L. Koch, *L. curtipes* C. Koch), *Collembola* [*Arrhopalites pygmaeus* (Wankel), *Folsonai fumetaria* (L.), *Onychiurus* sp.], *Diptera larvae*.

10. Grotte dans le village Aurahmat est située dans le calcaire découvert du fleuve Čatkal. Elle n'est pas grande, sèche. Sur l'argile et le guano *Collembola*, *Coleoptera* (*Ptinus* sp.), *Lepidoptera larvae*.

## Observations zoogéographiques et écologiques

La richesse relative des formes d'origine marine dans les eaux souterraines de l'Asie Moyenne gagne un intérêt extraordinaire. Dans le lac doux Kaptar-han la faune est presque toute d'origine marine (*Foraminifera*, *Nematoda*, *Harpacticoida*, *Microcharon*). Nous connaissons troglobies d'origine marine de la source de Hodža-Kajnar (*Bogidiella*) et dans les eaux interstitiales de la rive de l'Issyk-Kulja (*Microcharon*) et du désert Kara-Kum (*Foraminifera*). Si nous acceptons point de vue des auteurs, selon laquelle *Bathynella* soit une relique marine, le numéro augmente encore pour trois espèces de Hajdarkan.

La présence des foraminifères nous pouvons expliquer, si nous reconnaissons les eaux de cette région comme le reste de la mer d'Akčagul (Nikoljuk, 1948). Mais il a des grandes difficultés, si nous voulons mettre d'accord les bords de mers vieilles avec la distribution présente des autres espèces d'origine marine. Le rayon de la grotte Peštera Kaptar-han était dans le paléogène couvert par la mer, mais au commencement du néogène puissants

mouvements orogènes ont commencé, où les mouvements oscillatoires ont eu une amplitude de 12—14 km. N'est pas évident, si les animaux de la mer paléogène ont pu survivre. La mer d'Akçagul était de la grotte au moins 100—120 km distante. Le *Microcharon* a atteint le rayon peut-être à travers les eaux de sous-sol (peut-être salines). Pour le foraminifères est difficile à comprendre cette explication. Encore plus difficile à expliquer est la présence du *Microcharon kirghisicus* dans les rives de l'Issyk-Kulja, parceque le régime continental du Tjanj-Sanj n'a pas changé depuis le Carbon supérieur.

La plupart des espèces d'origine marine est parente à les formes méditerranées. *Miliammina* sp. est voisine à les foraminifères des eaux de sous-sol du désert de Sahara (Gauthier-Lièvre, 1935). *Microcharon kirghisicus* et *M. halophilus* à les espèces salines et d'eaux douces de ce genre, décrites des pays de la Mer Méditerranée. *Harpacticoida* et probablement *Nematoda* de Kaptar-han appartiennent aux genres, vivants pour la plupart dans le Méditerranée. Aussi quelques troglobies d'origine marine (*Stenasellus asiaticus* et *Paladilhopsis* sp., trouvés il y a peu de temps par J. I. Staribogatoï dans les collections de J. I. Jankovska), provenant d'eaux de sous-sol de Ouzbékistan) témoignent la jonction avec l'ouest.

Cependant il y a dans les eaux de sous-sol de l'Asie Moyenne des espèces, parentes à les formes d'est et sud-est de l'Asie. Telles sont deux espèces *Parabathynella* sous-genre *Eobathynella*, laquelle vit outre dans l'Asie Moyenne aussi en Japon et sur la presqu'île de Malacca. Le genre *Pseudocaspia* (*Gastropoda*), à lequel appartiennent trois espèces du lac Issyk-Kulj, de la source Hodža-Kajnar et de la grotte Kaptar-han, sont selon l'opinion de J. I. Starobogatoï, d'origine de l'Asie Orientale et deux espèces des Gastropodes rappellent le genre *Taihua*, décrit d'un lac en Yunnan, et font probablement partie de ce genre.

La faune terrestre de l'Asie Moyenne est très pauvre des troglobies, nous connaissons actuellement seulement *Collembola* (*Acherontides*). Mais les genres et partiellement les espèces troglaphiles (*Leptyphantes*, *Porrhoma*, *Arrhopalites pygmaeus*, *Folsomia fumetaria* etc.) rappellent bien l'Europe Centrale: la faune cavernicole devient vers le nord et est du Méditerranée plus pauvre et reçoit traits généraux.

Pour les grottes de quelques rayon de l'Asie Moyenne sont caractéristiques l'humidité relative diminuée et la température haute (20—22° C). Une remarquable partie de la faune de telles grottes est composée par formes, lesquelles se sont démenagées de galeries dans les grottes, ou par formes, lesquelles originent de dernières. Telle est la faune cavernicole de la grotte Kugitangtau, pour laquelle est caractéristique une série de traits négatifs: *Diplopoda*, *Catopidae* et même *Collembola*, habitants constants des grottes dans tous les régions, font défaut. Les derniers sont remplacé par *Copeognatha*, plus rares dans les autres grottes. Les Coléoptères sont représentés par les familles *Ptinidae* et *Tenebrionidae*. *Leptodes lindbergi* (*Tenebrionidae*), décrit de l'Afghanistan, n'était pas encore trouvé en dehors de grottes. Il montre selon l'opinion de S. Kelejnikova déjà une déterminée adaption au domaine cavernicole (soies rares, fortement développées sur le corps).

Même les grottes salines ne sont pas sans vie. Dans la grotte près de village Svincovij rudnik *Psyllopsocus ramburii destructor* et *Niptus hololeucus*, courraient sur le sel gemme, nous y avons trouvé aussi une chrysalide de dernier.

Dans l'égard zoogéographique la faune spéléologique de l'Asie Moyenne de l'U. R. S. S. a beaucoup des traits communs avec la faune d'Afghanistan, étudiée par K. Lindberg (1961, 1962, 1964). Tous les deux sont extrêmement pauvres de troglobies terrestres (*Collembola*, *Coleoptera Carabidae* et peut-être *Diplopoda* chez nous), lesquels à différence des troglaphiles et troglobies aquatiques ne montrent pas liaisons avec les formes méditerranées et sont évidemment autochtones [ce que a prouvé H. Coiffait (1961) pour les *Carabidae*]; souvent on les ajonte aux genres très vieux avec une large ré-

partition (*Acherontides*). Aussi la présence des espèces xérophiles, vivantes dans les galeries, les réunit. Particulièrement voisine à la faune d'Afghanistan est la faune cavernicole de Kugitangtau. Ici ont été recueilli *Leptodes lindbergi* et *Psyllopsocus ramburii destructor*; *Bogidiella* sp. de la source Hodža-Kajnar ressemble à *B. lindbergi* Ruffo. Aussi les espèces des autres rayons de l'Asie Moyenne sont voisines à les espèces d'Afghanistan. *Acherontides* de la grotte Peštera Amir-Temir (Bajsuntau) par exemple est parente des espèces de ce genre d'Afghanistan.

Concernant la faune cavernicole on peut réunir l'Afghanistan et l'Asie Moyenne dans une unité zoogéographique avec les suivantes caractéristiques: 1. pauvreté de la faune cavernicole terrestre (exception sont probablement *Collembola*); 2. peuplement des grottes avec un type déterminé de la faune qui vit dans les grottes avec un type déterminé de la faune qui vit dans les galeries, représenté par formes xérophiles (*Copeognatha*, *Ptinidae*, *Tenebrionidae*); 3. présence de troglobies aquatiques intéressants (au moins dans une série des groupes); 4. relativement haut pour cent de formes d'origine marine dans la faune des eaux souterraines; 5. la faune aquatique souterraine et une partie de trogliphiles terrestres gravite zoogéographiquement aux pays du Méditerranée, bien qu'il y a aussi de formes d'origine de l'Asie Orientale; 6. absence d'une claire jonction de peu nombreux troglobies avec le Méditerranée.

Discussion: J. A. Birstein, S. Matvejev, A. Vandel.



## SUR DEUX TYPES D'ANOMALIES CHEZ *STENASELLUS VIREI* DOLLFUS (CRUSTACÉ ISOPODE TROGLOBIE)

Guy Magniez

Laboratoire de Biologie Animale et Générale  
de la Faculté des Sciences

Dijon

Depuis septembre 1960, nous avons été amené à étudier la biologie de l'Isopode cavernicole *Stenasellus virei* Dollfus. Les problèmes qu'elle pose ont déjà été évoqués dans un travail de HUSSON (1957) et dans le film consacré aux Crustacés cavernicoles aquatiques réalisé par le même auteur.

Pour élucider le mode de vie de cet Asellide, de nombreux individus sont nécessaires afin de réaliser des élevages durables en se plaçant dans les conditions les plus proches possibles de celles du milieu où vit *Stenasellus virei*. Ces élevages sont installés dans les chambres froides du laboratoire de Biologie Animale et Générale de Dijon et à la grotte-laboratoire du C. N. R. S. à Moulis.

Chez les Asellides, les femelles possèdent une paire de pléopodes de moins que les mâles. RACOVITZA (1920) démontra que c'est la paire d'appendices du premier pléonite qui fait défaut chez elles, alors que chez le mâle (fig. 1 A), elle est représentée par une paire de lames aplaties et biarticulées qui recouvrent les pléopodes suivants. La seconde paire, appendices copulateurs de structure compliquée et spécifique chez le mâle, se réduit chez la femelle à deux palettes uniarticulées, subtriangulaires et garnies de fortes soies sternales dans le genre *Stenasellus* (fig. 1 B). Les quatre paires postérieures sont identiques dans les 2 sexes. Les 2 segments antérieurs du pléon, libres chez les Asellides, sont remarquablement développés chez *Stenasellus*, ce qui facilite l'étude de l'insertion de leurs appendices respectifs et la femelle normale de *St. virei* montre bien la région sternale du premier pléonite dépourvue de tout appendice.

Les nombreux exemplaires de *St. virei* récoltés dans plusieurs grottes des Pyrénées entre septembre 1960 et août 1964 ont été examinés individuellement à la loupe binoculaire. Il est indispensable d'étudier avec soin la face ventrale de ces Crustacés, afin tout d'abord de déterminer leur sexe. Cette observation porte sur la région sternale des pléonites I et II pour séparer mâles et femelles. Quant à ces dernières, un autre examen s'impose, pour vérifier la présence éventuelle et l'état de leurs oostégites. Ces observations sont délicates et laborieuses puisqu'elles doivent être effectuées sur des animaux vivants en évitant tout traumatisme.

Les 3 grottes du Mont de Chac (Hte-Garonne), de Lestelas (Ariège) et de Bas-Nistos (Htes-Pyrénées) nous ont fourni plus de 200 mâles parmi lesquels nous n'avons jamais noté la moindre anomalie dans la structure des appendices. Par contre, parmi les quelques 300 femelles originaires de ces 3 stations, nous avons relevé 6 cas flagrants d'anomalies dont 5 consistent en la présence d'une paire d'appendices surnuméraires (ou d'un appendice impair unique) au premier pléonite normalement nu; et le sixième montre un aspect non conforme d'un des pléopodes du segment II.

#### Le premier type d'anomalie:

Racovitza (1920, 1924) avait étudié plusieurs femelles de *St. virei* portant une paire de pléopodes I d'aspect mâle et plus récemment nous avons décrit des cas similaires. Au total nous avons disposé de 5 individus:

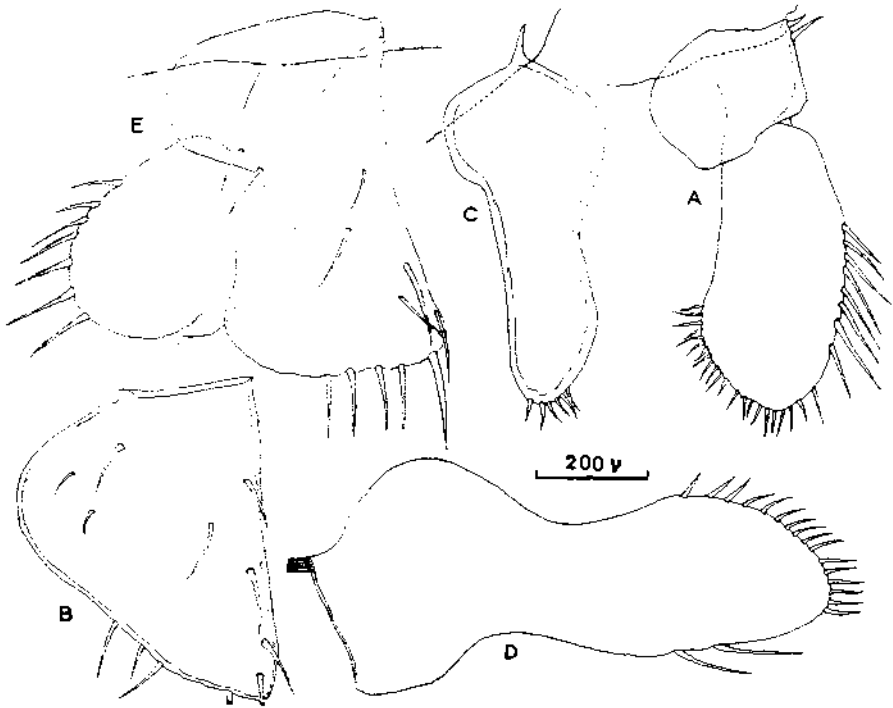


Fig. 1. A à E

- A — Pléopode I gauche, face tergale, d'un ♂ adulte de *Stenasellus virei*;  
 B — Pléopode II droit, face sternale, d'une ♀ adulte de *Stenasellus virei*;  
 C — Pléopode I impair (droit) de la ♀ de 9,85 mm du Mont de Chac;  
 D — Un des pléopodes I symétriques de la ♀ de 8,5 mm du Mont de Chac;  
 E — Pléopode II droit, face sternale, de la ♀ anormale de Lestelas;

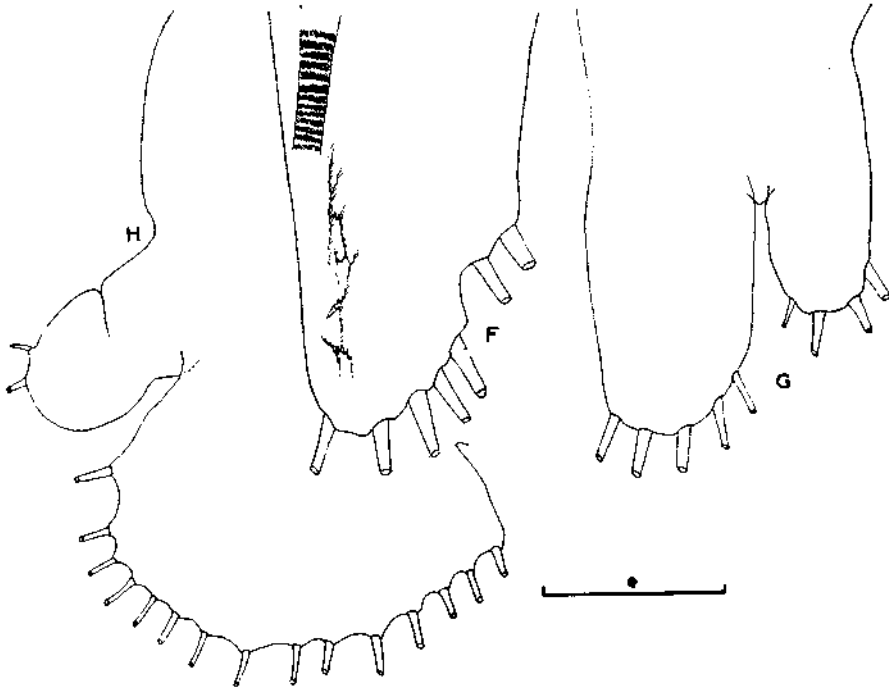


Fig. 1. F à H.

F —, G — 2 stades de la morphogenèse du pléopode II ♂ d'*Asellus meridianus* chez des individus de 2,6 et 2,8 mm;  $e = 50$  microns; (d'après Needham 1941).  
 H — Pléopode II d'une ♀ adulte d'*A. aquaticus*, 18 jours après greffe de glande androgène  $e = 200$  microns; (d'après Balesdent 1964).

— 2 femelles présentant un seul pléopode au pléonite I, inséré à droite dans les 2 cas. La première (5,5 mm) de la grotte de Bas-Nistos avec des oostégites réduits, la seconde (9,85 mm) de celle du Mont de Chac avec un marsupium vide (fig. 1 C).

— 2 femelles adultes (8,5 et 8 mm) de la grotte du Mont de Chac portant une paire de pléopodes I symétriques, d'aspect mâle, mais toujours uniarticulés (fig. 1 D).

— Un dernier individu récolté au stade oostégites réduits et mis en élevage a acquis un marsupium normal et est devenu ovigère; examiné après sa mue post-incubatoire, il s'est montré pourvu de 2 pléopodes 1 comme les 2 femelles précédentes. Il sera conservé vivant pour suivre son évolution ultérieure.

#### Le second type d'anomalie:

Une seule femelle adulte de 8,5 mm de la grotte de Lestelas la présente. Son pléonite 1 est absolument normal. Elle porte un marsupium vide donc sa mue post-incubatoire n'est pas encore intervenue. Le pléo-

podé II gauche est une lamelle triangulaire parfaitement typique (fig. 1 B). Le pléopode droit est plus grand, subrectangulaire aux angles arrondis avec 6 fortes soies lisses distales. Il est complété par un lobe externe ovalaire portant 7 tiges distales. Son aspect est donc nettement biramé (fig. 1 E).

Cet aspect atypique du pléopode II est nouveau chez *Stenasellus*; pourtant des constatations analogues ont été faites chez d'autres Asellides:

Maercks (1930) signale chez *Asellus aquaticus* ♀ une tendance à l'aspect intersexué avec apparition de pléopodes I, de »pénis« et de la bilobation des pléopodes II; et déjà Racovitz a (1920, fig. 77, 78, 79) avait montré que chez *A. aquaticus* et *A. meridianus*, la morphogenèse des pléopodes II ♂ débute sur des appendices en palettes d'abord bilobées, puis biramées, que simule l'anomalie que nous signalons. Needham (1939, 1941) confirme ces vues (fig. 1 F et G). C'est Mme Balesdent (1964) qui éclaire la question expérimentalement en greffant à des femelles adultes d'*A. aquaticus* des portions de glande androgène. L'auteur note au cours des mues qui suivent l'intervention, la masculinisation progressive des caractères sexuels externes. Plusieurs stades sont définis, dont le premier consiste en l'apparition de bourgeons de pléopodes I et d'exopodites aux pléopodes II (fig. 1 H).

Les anomalies naturelles des appendices des pléonites I et II des femelles de *Stenasellus* ne sont pas spécifiques (Chappuis 1951), elles se retrouvent chez d'autres Asellides. La biologie expérimentale en provoquant des déséquilibres hormonaux chez des femelles normales amène une évolution vers le type mâle dont certains aspects rappellent les précédents. Pourtant les tendances à l'intersexualité partielle d'origine naturelle sont beaucoup plus fragmentaires que celles induites expérimentalement; elles ne semblent frapper qu'un territoire limité de l'individu, restant parfois unilatérales (à droite comme le note déjà Racovitz a 1924), alors que l'intersexualisation expérimentale s'attaque graduellement à tous les caractères sexuels externes.

Dans les deux cas, ces tendances mettent en évidence la grande plasticité potentielle des pléopodes sexuels des Asellides et l'importance des phénomènes de morphogenèse dont ils peuvent être le siège, même chez des adultes dont la constitution doit être tenue pour définitive.

#### Bibliographie

- Balesdent (M. L.), 1964: Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustace Isopode). Th. Fac. Sc. Univ. Nancy, 231 pp.
- Chappuis (P. A.), 1951: Isopodes et Copépodes cavernicoles. Rev. Zool. Bot. Afr. 94, 4, 342—359.
- Dalens (H.), 1964: Sur un cas de monstruosité double chez *Armadillidium vulgare* (Latreille). Bull. Soc. Zool. France, 89, 4, 459—461.
- Graf (F.), 1962: Intersexualité et glande androgène chez *Orconectes limosus* Rafinesque. Crustaceana, 4, 2, 151—157.



- Henry (J. P.), 1965: Sur une anomalie du péréion chez un Crustacé Isopode troglobie *Asellus cavaticus* Leydig mâle. Crustaceana (sous presse).
- Husson (R.), 1957: A propos de la Biologie du Crustacé troglobie *Stenasellus virei* Dollfus. Ann. Univ. Saraviensis, 6, 4/1, 259—268.
- Legrand (J. J.), 1947: Modalités de la régénération des organes mâles externes chez les Oniscoides intersexués. C. R. Soc. Biol., Paris, 141, 382.
- Legrand (J. J.), 1948: Sexualité des Isopodes terrestres. 13<sup>e</sup> Cong. Int. Zool., Paris, 174.
- Maercks (H. H.), 1930: Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus* L. Zool. Jb., 48, 399—508.
- Magniez (G.), 1963: A propos d'une anomalie de certaines femelles de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacé, Isopode, Troglobie). Ann. Spéléol., 18, 4, 483—490.
- Munro (W. R.), 1953: Intersexuality in *Asellus aquaticus* parasitized by a larval Acanthocephalan. Natures, G. B., 168, 1127—1128.
- Needham (A. E.), 1938: Abdominal appendages in the female and copulatory appendages in the male *Asellus*. Quart. J. micr. Sc., 81, 1, 127—150.
- Needham (A. E.), 1941: Abdominal appendages of *Asellus*, II. Quart. J. micr. Sc., 82, 4, 61—89.
- Racovitza (E. G.), 1920: Notes sur les Isopodes; 7: les pléopodes I et II des *Asellides*; morphogénie et développement. Arch. Zool. exp. gen., 58, N. et R., 4, 79—115.
- Racovitza (E. G.), 1924: Notes sur les Isopodes; 12: morphologie et morphogénie des pléopodes I et II des femelles des *Asellides*. Arch. Zool. exp. gen., 62, N. et R., 2, 35—48.
- Remy (P.), 1951: Stations de Crustacés obscuricoles. Arch. Zool. exp. gen., 88, 2, 217—230.
- Vandel (A.), 1964: Biospéologie; la Biologie des Animaux Cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 619 pp.
- Williams (W. D.), 1962: A note on the sexual pleopods of *Asellus*. Crustaceana, 4, 3, 244—245.



## COMMENTS ON THE BACTERIAL POPULATIONS OF SMALL POOLS IN CAVES

Ann Mason-Williams

Department of Microbiology, University College

Cardiff

The problem of food and energy sources for the continued existence of the characteristic animal populations of caves is one which has exercised the minds of many biologists over years (Vandel, 1964). Despite the valuable contributions of these biologists the problem remains unsolved. Recently the importance of micro-organisms in the food-chains of these cave-dwelling forms has been brought into prominence (Carmartin, 1961) and it is hoped that the observations recorded in this paper will form a further small contribution to the elucidation of the problem.

Since many of the animal species found in caves are associated with water, in pools or in the films of water flowing over calcite, it seemed that an investigation into the bacterial populations to be found in these waters would yield valuable information to zoologists as well as to microbiologists.

The work reported in this paper was carried out in caves situated in the northern outcrop of limestone in South Wales, G. B. and may be regarded as being in some way complementary to that of Dr. Jefferson who is presenting results of zoological investigations carried out in the same region (Jefferson, 1965).

### Chemical and physical characters of the waters

Table 1 shows various characteristics of pools found in Ogol Ffynnon Ddu (a cave in Breconshire, South Wales, G. B.). The pools in this cave are representative of those in all the caves in the region. In order that comparison can be made between these pools and those in caves in other regions, the distances of the pools from the cave entrance have been included.

The results of these oxygen demands are being taken as the basis for further work to gain more precise knowledge of the composition and source of the organic matter.

It is not possible to ascertain the sources of the water feeding all the pools. None of those investigated was fed by the main stream flowing through the cave in which the pool was situated. The probable water source in each case is the seepage water percolating from the surface.

**Table 1:** Features of pools in Ogor Ffynnon Ddu

Pool	Distance from entrance	Maximum depth.	Surface area.	Water temperature	Hd	Organic O <sub>2</sub> demand.*
1.	200 ft	8"	10" × 4"	6.0°	7.1	0.14 mg/l
2.	300 ft	14"	9" × 14"	6.5°	7.4	0.35 mg/l
3.	700 ft	20"	72" × 24"	8.5°	7.4	0.37 mg/l
4.	950 ft	15"	24" × 27"	9.5°	7.4	0.44 mg/l
5.	950 ft	5"	10" × 4"	9.5°	7.1	0.42 mg/l

### Bacterial populations

A variety of methods were used for isolating and identifying bacteria from the pools. The methods fall into two general categories:

(i) *Slide cultures*. This method extremely simple but none the less effective. It consisted of placing microscope slides in the pools and leaving them for various periods of time. The slides were either left bare or coated with a thin film of nutrient medium.

Primarily the slides were intended to act as surfaces of attachment for any sessile forms which might be present. It was discovered however that as silt settled onto the surfaces of the slides, a wider variety of micro-organisms than had been expected was found both on the surface and in the water-layer immediately above the slide.

When the slides were recovered they were examined directly and then fixed and stained for further examination.

(ii) *Laboratory cultures*. Samples of water were taken and inoculated into nutrient media. The principle media used were:

1. Inorganic salts solutions for nitrating and nitrifying bacteria.
2. Inorganic salts solutions for sulphur bacteria.
3. Mannitol agar for nitrogen fixing bacteria.
4. Nutrient agar, soil extract agar and Thorntons agar for aerobic heterotrophic bacteria.
5. Reinforced Clostridial Medium for anaerobic heterotrophs (particularly Clostridial species).

Details of the media used can be found in the following references: Mackie and McCartney, 1962; Oxoid Manual 1961; Maclean and Cook, 1941.

Using the methods outlined above the wide variety of bacteria shown in Table 2 were isolated. For convenience they have been arranged into 4 groups:

I. Truly autotrophic forms which require no organic materials for growth.

\* The only test which has been applied to all the pools visited has been the one for organic oxygen demand as shown by the oxygen uptake from acid permanganate (Mackereth 1964). The amounts demonstrated by this method are relatively small as is shown by comparing them with those for a surface stream and a surface pool:

Stream 9.03 mg/l

Pool 1.77 mg/l

II. Bacteria important for their ability to utilize and fix certain inorganic materials but which are not autotrophic.

III. Common heterotrophic bacteria requiring organic nitrogen and/or carbon for growth.

IV. Bacteria regarded as more specialised or complex with regard to either growth requirements or morphology.

(Identification is according to Bergey 1957, unless otherwise stated).

Table 2.

Group 1.

**Autotrophic bacteria**

<i>Nitrosomonas europaea</i>	convert ammonia to
<i>Nitrosococcus europaea</i>	nitrite
<i>Nitrobacter winogradski</i>	convert nitrite to
	nitrate
<i>Thiobacillus novellus</i>	

Group 2.

**Bacteria important for the fixation of certain inorganic materials but not autotrophic**

<i>Azotobacter aquatilis</i>	fix atmospheric nitrogen
<i>Clostridium pasteurianum</i>	fix atmospheric nitrogen
<i>Micrococcus nitrificans</i>	fix atmospheric nitrogen

Group 3.

**Heterotrophic bacteria: simple forms**

<i>Micrococcus</i> spp. including <i>M. luteus</i> , <i>M. freundrichii</i>	
<i>Leuconostoc</i> sp.	
<i>Corynebacterium</i> spp. including <i>Coryneb. helvolum</i>	
<i>Clostridium</i> spp. including <i>Cl. tetani</i>	
<i>Bacillus</i> spp. including <i>Bac. cerus</i> , <i>Bac. cerus</i> var. <i>mycoides</i> , <i>Bac. subtilis</i> , <i>Bac. megaterium</i> , <i>Bac. pumilus</i>	
<i>Pseudomonas</i> spp. including <i>Ps. fluorescens</i> , <i>Ps. pyocyanea</i>	
<i>Chromobacter violaceum</i>	
<i>Achromobacter</i> spp.	
<i>Flavobacterium</i> sp.	
<i>Escherichia coli</i> (intermediate)	
<i>Aerobacter aerogenes</i>	
<i>Bacterium qualis</i> , <i>Bact. mutabile</i> (Bergey 1948)	
<i>Bacterium</i> spp. (Bergey 1948)	

Miscellaneous Gram negative rods which it proved impossible to identify.

#### Group 4.

##### Complex forms

- Caulobacteria*, including *Gallionella* sp. and *Caulobacter* spp.
- Chlamydobacteria* sp. including members of the genera *Leptothrix* and *Crenothrix*
- Streptococcus albus*
- Nocardia* spp.
- Myxobacteria*, including *Cytophaga* spp.

#### Discussion

It is a common idea that the cave environment is normally barren of organic matter. One important fact which has resulted from the rare instances when it has been possible to search for animal life in caves not previously entered by man, is that animals can, and do, live at profound depths remote from direct sources of food and energy. As an example of this one can instance the animals found in the depths of Gouffre Pierre St. Martin. Such discoveries mean that the idea of a virtually barren cave environment is untenable. Organic matter must be available to these animals from some source. There are at least two ways in which this can be achieved:

- (i) fixation of inorganic matter to an organic form through the activities of autotrophic microorganisms.
- (ii) organic matter may enter the cave by some mechanical route and be rendered useful to the animals by the action of heterotrophic bacteria.

There are several ways in which organic matter can enter a cave system. In caves not accessible to man, it may be brought in in colloidal or true solution in the water percolating through joints and beds in the rocks, while gross organic matter may enter with flood water. In caves with openings of any appreciable size, man and other animals will take into the cave relatively large quantities of organic matter. In either case the organic matter will bring with it its own characteristic bacterial flora.

This idea of organic matter foreign to the cave entering by these various routes is often referred to as "pollution". It is an unfortunate term for, although it is true that gross pollution with rubbish or toxic inorganic chemicals will result in harm, it is the author's contention that certain aspects of such "pollution" may be necessary for the continued life of the cave animals.

In considering the results reported here which have shown that the bacterial life in pools in caves in South Wales is abundant and varied, it must be pointed out that all the caves from which samples were collected are visited frequently by cavers. This means that they are all open to "pollution" by material brought in by the cavers, by a

variety of troglobitic animals and by the draughts associated with the cave openings to the surface. The material brought in by flooding of the streams in the caves need not be considered here as none of the pools sampled was fed by a stream.

Various aspects of the possible activities of these bacterial population deserve comment.

1. Bacteria involved in several important steps in the natural turn-over of nitrogen and nitrogenous compounds are well represented amongst the populations from the pools.

Proteins and amino-acids can be broken down to a variety of end-products, including ammonia, by many heterotrophic bacteria, amongst them species of the genera *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Clostridium*, *Bacillus* and *Micrococcus*. All these genera are represented in the populations under discussion.

Another step in the natural cycle of nitrogen is the fixation of gaseous nitrogen for their nitrogen requirements by microorganisms. Of the microorganisms which can carry out this reaction, two species have been isolated frequently, *Azotobacter aquatile* and *Clostridium pasteurianum*. Inorganic nitrates can be built up to protein cell substance by many of the heterotrophic species present in the pools, while the autotrophic forms *Nitrosomonas* and *Nitrobacter*, when present in association with each other, can convert ammonia to nitrates.

2. The degradation of cellulose is an important primary step in the turn-over of carbohydrate material in any habitat. Among the bacterial species which possess the necessary enzymes for this degradation are members of the Myxobacteriales, most notably members of the group, *Cytophaga*. Although it has not been possible to isolate representative species of this group from all the pools, they have been found in sufficient numbers to make it certain that the role they play is an important one in the cave habitat.

3. Carbohydrate metabolism is too complex a topic for detailed consideration but the reactions of some of the species found are particularly relevant to this problem. Starch and hemicelluloses can be utilised as energy sources with resultant degradation to substances useful to a wide variety of microorganisms. Members of the genera *Cytophaga*, *Nocardia*, *Streptomyces*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Pseudomonas* and *Achromobacter*, are organisms which can bring about these reactions and which have been found during this work.

In addition to the activities mentioned above another feature of bacterial metabolism must be noted, the excretion into their surroundings of a variety of complex substances. Some are beneficial to other forms of life such as vitamins, others are substances which have become known as antibiotics through their harmful effects on other biota. Notable in this latter group are the exopigments of species of *Pseudomonas* and the various metabolic products of *Streptomyces albus*.

Although it is difficult to assess the precise role of the bacteria in the economy of cave pools until further information is available concerning the metabolic reactions of the bacteria *in situ*, it would appear that the potential activities of the populations are at least adequate for the breakdown of chance organic matter reaching the pools and its incorporation into the total biomass. The problems of the quantities and the rate of conversion of inorganic material to an organic form by autotrophs with regard to the demands made by the animal populations are complex and await investigation and it seems probable that these autotrophic forms play an important role, though in the case of the caves open to man and other animals, a subsidiary one.

#### References

- Bergey's Manual of Determinative Bacteriology 1948 6<sup>th</sup> Ed. and 1957; 7<sup>th</sup> Ed. The Williams & Wilkins Co. Baltimore.
- Caumartin V., 1961: Bull. de la Soc. Bot. du Nord de la France, Tome XIV no. 3, 53—60.
- Jefferson, G. T., 1965: IV<sup>th</sup> Int. Cong. Speleology, Ljubljana.
- Mackereth, F. J. H., 1963: Freshwater Biological Assoc., Sci. Pub. no. 21 "Some methods of Water Analysis for Limnologists".
- Mackie & McCartney's Handbook of Bacteriology, 1962: 10<sup>th</sup> Ed.
- Maclean, R. C. & W. R. I. Cook, 1941: "Plant Science Formulae" Macmillan, London.
- Oxoid Manual, 1961: Issued by the Oxoid Division of Oxo Ltd. London.
- Vandel, A., 1964: "Biospeleologie", Gauthier Villars, Paris.



## **A NOTE ON THE EFFECTS OF TRACER DYES ON MICROBIAL POPULATIONS OF STREAMS**

Ann Mason-Williams

Department of Microbiology, University College

Cardiff

### **Introduction**

In recent years considerable anxiety for the biota of underground streams has been expressed by a number of biologists. They have become concerned over the effects of the variety of substances tipped into such streams. The substances fall into two categories: (i) the "waste" products of caving, spent carbide, old dry batteries, used flash-bulbs etc. (ii) substances such as the water-tracing dyes introduced deliberately in the course of experimental work. It is generally agreed that the substances in the former category are harmful and should never be left in a cave if this can be avoided. There is equal agreement that the substances used in experimental work should be chosen to have the least possible effect on the normal chemical, physical and biological conditions of the stream.

A variety of criteria have been listed elsewhere (Cullingford C. D. H., 1962) for a substance to possess before it can be considered useful as a water-tracing agent. The criterion of most importance to the biologist is that should be non-poisonous to man or to any other form of life which may be in the stream or in contact with it.

The work reported here was concerned with the effect of three dyes on the biota of a small stream flowing in a limestone region in South Wales, G. B.

### **Experimental information**

Although, in the main, concern has been expressed for the larger forms of life found in caves, it was decided to test the dyes for their effects on the microflora of the stream. The principle reasons for this decision were:

- (i) Micro-organisms are very susceptible to the direct effects of chemical agents and are regarded as sensitive indicators of pollution.
- (ii) Micro-organisms can be cultured and maintained easily in the laboratory, rendering the experimental work reliable and reproducible.
- (iii) It is a valid assumption that any agent affecting the microbial population adversely will constitute at least a potential danger to the total biota. The menace may be an indirect one, poisoning of the lower forms resulting in the starvation of higher forms, or it may be a direct one with the higher forms being poisoned directly.

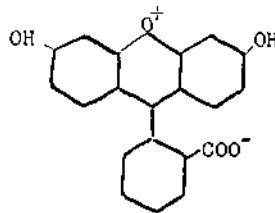
(iv) The amount of information already available concerning the effect of dyes on bacteria gave some indication of the effects to be expected in the experiments.

### Dyes

The effects of three dyes were investigated. Two of these, rhodamine B and fluorescein are used frequently in water-tracing experiments in Great Britain. The third, eosin has rarely been used for such work. Eosin was included in these experiments because it is related chemically

FIGURE 1 Chemical Structures of the three dyes

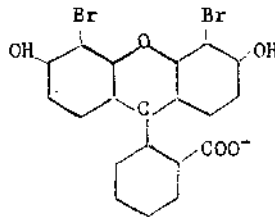
Fluorescein



used as the sodium salt

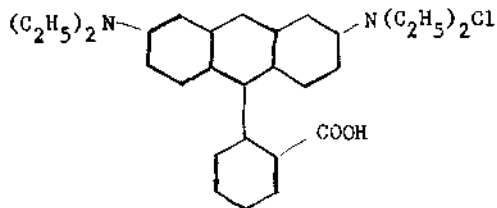
Eosin

(Tetrabromofluorescein)



used as the sodium salt.

Rhodamine B



to the other two dyes and is well-known for its antagonistic effect on many species of bacteria. The dye has a selective action against Gram positive bacteria.

The three dyes are soluble in the range pH 6 — pH 8 and each can be detected in high dilution.

Fig. 1. Shows the chemical structures of the three dyes.

### Test organisms

Various species of bacteria and algae were isolated from a stream flowing in a region of carboniferous limestone near Cardiff, Great Britain. This surface stream was chosen as a source of test organisms as it was known to contain a flora typical of streams sinking or resurging in populated limestone regions (Mason-Williams M. Ann, unpublished work). It was reasoned that if an adverse effect was demonstrated for any of the dyes with any of the species present in the stream, an equal or worse effect could be anticipated in the more sparsely populated cave streams.

Samples of water were taken from the stream throughout five winter months, November to March. Figure 2 shows some of the physical characters of the stream. It will be noticed that these characters resemble closely those of streams flowing in caves in South Wales. The example given for comparison is the analysis of water from the stream in Ogor Ffynnon Ddu, a cave in Breconshire, South Wales.

Fig. 2.	Month	Average temperature	pH	Total hardness
	November . . .	11°	8.2	307
	December . . .	9°	8.0	304
	January . . .	8°	8.0	305
	February . . .	7°	8.0	305
	March . . .	9°	8.2	304
	Ogor Ffynnon Ddu . . .	8°	8.2	308

Figure 3 shows the principle bacteria and algae isolated from the stream. For the methods used in the isolation and identification of the organisms reference can be made to Bergey 1957; Skerman 1977; Chapman V. J., 1962.

Fig. 3.

#### I. Bacteria

<i>Achromobacteria</i> spp.	including <i>Achromo. iophagus</i>
<i>Flavobacterium</i> spp.	including <i>Flavo. aquatile</i>
<i>Escherichia</i> spp.	including <i>E. coli</i> and <i>E. intermedius</i>
<i>Aerobacter aerogenes</i>	
<i>Pseudomonas</i> spp.	including <i>Ps.flourescens</i>

*Sarcina flava*  
*Micrococcus* spp. including *M. luteus*  
*Bacillus* spp. including *Bac. cerus* and  
*Bac. megaterium*

## II. Algae

Species from the following genera:

*Chlorella*  
*Scenodermus*  
*Chlorococcum*  
*Nostoc*  
*Anabaena*  
*Oscillatoria*

together with several flagellate forms and some members of the *Myxophyceae*.

Estimates of total numbers of viable bacteria were made at intervals during the test period. These estimates were made by means of plate counts for the colonies which developed on nutrient agar after 3 days incubation at 25°. It is recognised that such a method is purely arbitrary and fails to account for many of the species to be expected from such a fresh-water habitat. It was chosen however, as it formed an easily applied and reproducible measure of the population. Figure 4 shows the average counts obtained by this method during the test months.

**Fig. 4:** Average viable counts from the stream as shown on nutrient agar at 25° after 3 day's incubation.

Month	Count
November . . . .	1,395
December . . . .	1,200
January . . . .	1,010
February . . . .	1,120
March . . . .	1,570

### Results of the tests for the effects of the three dyes

Each of the dyes was tested for its effect on the total counts of bacteria and for its activity against pure cultures of bacteria and algae. The effects of continuous and of short term contact with different concentrations of the dyes were tested in both cases.

In the former case plate counts were made using dilutions of the stream water with the inclusion of different dilutions of the dye under test in the nutrient agar used for plating out. In every case a series of plates covering the same range of dilutions of the stream water were plated out without the inclusion of the dye as controls. Figure 5 gives a summary of the results obtained from these experiments. It shows the reduction in the counts attributable to the various dilutions of the dyes. No attempt is made to analyse these results statistically nor is

it claimed that they represent anything more than a general indication of the toxicity of the dyes to certain heterotrophic bacteria.

**Fig. 5:** Effect on plate counts of continuous contact between dyes and the stream water. The figures are the averages obtained from a number of experiments.

Dye	Numbers of colonies developing Concentrations of dyes in parts per million of the culture medium					
	None	10	100	1,000	10,000	100,000 p. p. m.
Eosin . . . . .	1,240	*	*	135	109	60
% reduction . . . . .				89.1 %	91.2 %	95.2 %
Rhodamine B . . . . .	1,200	*	800	300	215	< 30
% reduction . . . . .			33.4 %	75 %	82.1 %	
Fluorescein . . . . .	1,006	*	*	510	370	270
% reduction . . . . .				49.3 %	63.3 %	73 %

\* Indicates counts comparable with those on the control plates.

To obtain more precise information regarding the toxicity of the dyes further tests were carried out designed to show the effect of continuous contact on individual species of bacteria and algae. For the experiments with bacteria a few drops of known concentrations of the dyes were placed in Heatley cups which had been sealed to the surface of nutrient agar plates previously seeded to give lawn growth of the bacterial species being tested. The results of these test are shown in Figure 6.

**Fig. 6:** Concentration of dye giving an inhibitory zone of more than 0.5 mm.

Organism	Fluorescein	Eosin	Rhodamine B
<i>Achromo. spp.</i>	1,000 p. p. m.	unaffected	10,000 p. p. m.
<i>Flavo. aquatile</i>	10,000 p. p. m.	unaffected	1,000 p. p. m.
<i>Bac. cereus</i>	unaffected	10 p. p. m.	1,000 p. p. m.
<i>Aero. aerogenes</i>	unaffected	unaffected	10,000 p. p. m.
<i>E. coli</i>	10,000 p. p. m.	unaffected	unaffected
<i>Micrococcus sp.</i>	unaffected	10 p. p. m.	10,000 p. p. m.
<i>Ps. fluorescens</i>	unaffected	unaffected	unaffected

The effects of the dyes on pure cultures of algae isolated from the stream were shown by adding known concentrations of them to cultures of the algae in Knops solution and recording the varying amounts of growth shown after 7 days incubation. The assessment of growth was by visual comparison between the cultures containing dilutions of dyes and untreated controls. Figure 7. shows the results of these tests with the concentrations of the dye given in parts per million of the final culture solution.

**Fig. 7:** Concentrations of the dyes in parts per million of the culture medium medium

Organisms	Rhodamine B		Fluorescein		Eosin	
	100 ppm.	10 ppm.	100 ppm.	10 ppm.	100 ppm.	10 ppm.
<i>Chlorella</i> sp. . . . .	±	++	+	++	+	++
<i>Scenedesmus</i> sp. . . . .	±	+	—	—	—	—
<i>Chlorococcum</i> sp. . . . .	—	+	—	—	—	±
<i>Nostoc</i> sp. . . . .	—	±	—	—	—	—
<i>Anabaena</i> sp. . . . .	—	±	—	—	+	++
<i>Oscillatoria</i> . . . . .	—	±	—	—	—	—

++ good growth  
 + fair growth  
 ± poor growth  
 — no growth.

### Conclusions

The results are presented for the use and consideration of biologists working on problems connected with cave biota. It seems that there is still some doubt concerning the advisability of using the dyes in large quantities and high concentrations. It appears that each of the dyes tested has some deleterious effect on the microflora of freshwater when present in high concentrations. That this applies to the widely used dye fluorescein as well as the less well-known rhodamine B, is an unexpected and disturbing result.

Eosin showed the worst effect on both the bacterial and algal populations; an expected result in view of its established use in elective media for bacteria.

Any ill-effect will be greatest at the point at which the dye is emptied into the stream though it would appear that the effect of each dye is minimised by rapid dilution.

The mechanisms of the actions of the dyes are still to be investigated together with the possible protective effects of organic matter in peat-laden waters such as often sink into caves. It seems probable that the effect on the photosynthetic algae which are typical of those found at sinks and resurgences, is due to reduction in light intensity through the colouration of the water by the dye.

The long term effect on the animal life of caves of alteration of microbial populations is a topic on which there is no information available, yet one of fundamental importance.

### References

- Bergey, (1957): »Manual of Determinative Bacteriology« 7th Ed. Baillière, Tindall and Cox, London.  
 Chapman, V. J., (1962): »The Algae« Macmillan, London.  
 Cullingford, C. D. H., (1962): »British Caving« 2nd Ed. Routledge and Kegan Paul Ltd. London.

## DIE EPIZOISCHE HÖHLENFAUNA UND IHRE BEZIEHUNG ZU DEN WIRTSTIEREN

Janez Matjašič

Biologisches Institut der Universität

Ljubljana

Wider alles Erwarten sind die epizoischen Tiere auf den Höhlentieren ziemlich häufig. Die meisten gehören zu den Ciliaten. Von den anderen Gruppen sind vertreten: Temnocephalen, Rotatorien, Nematoden (in sehr geringem Masse), Oligochaeten (Branchiobdeliden in Nordamerika), Ostracoden (die Gattung *Sphaeromicola*) und Acarinen. Die Krebse, insbesondere die Malocostraca, sind an epizoischen Tieren am reichsten.

Da ich mich mit den epizoischen Ciliaten und Temnocephaler beschäftigt habe, werden wir hauptsächlich diesen beiden unsere Aufmerksamkeit widmen.

Von den Ciliaten leben als Epizoen vor allem die Peritrichen und Suctorien. Von den übrigen erwähne ich nur den Vertreter der Heterotrichen und zwar die *Diapoliculina hadzii* Matjašič, die auf den Röhrchen des Polychaeten *Marifugia cavatica* Absolon & Hrabě lebt, und einige Vertreter der Gruppe *Apostomea*, die auf den *Niphargus* leben und wahrscheinlich der Gattung *Gymnidinioides* angehören.

Die Peritrichen sind in den Höhlen als Epizoen sehr zahlreich vertreten. Einige gehören den weiter verbreiteten Arten der Gattungen *Vorticela*, *Carchaesium* und *Zootamnium* an, andere wieder sind an die Höhlentiere, insbesondere an die Krebse gebunden. Viele sind sogar spezifisch für gewisse Gattungen und Arten: einige Arten aus den Gattungen *Epistilis*, *Pyxidium*, *Platycola*, *Vaginicola*, ferner *Scyphidia microlistrae* Hadži, *Pyxicola psamata* Hadži, *Lagenophrys monolistræ* Stammer. Eine Besonderheit ist die *Ballodora marceli* Remy, die auf den Kiemen des Landkrebse *Titanethes albus* Schiödte lebt, man kennt sie jedoch auch von den aussen lebenden Trichonisciden (Matthes, 1955).

Die Suctorien sind regelmässige Begleiter der unterirdischen Krebse. Zumeist sind sie an bestimmte Arten gebunden und kommen manchmal in sehr grosser Anzahl vor. Die hauptsächlichsten Vertreter sind die Arten der Gattungen *Tocophrya*, *Acineta*, *Podophrya*, *Spelaeophrya* und *Choanophrya*.

Die Temnocephalen leben auf den Höhlendecapoden *Troglocaris* und *Spelaeocaris* und auf dem Amphipoden *Niphargus* (*N. orcinus* Joseph und *balcanicus* Absolon). Sie gehören den Gattungen *Scutariella*, *Troglocaridicola*, *Subtelsonia*, *Bubalocerus* und *Stygodyticola* an. Letztere lebt nur

auf den Niphargen. In Europa sind alle Temnocephalen Höhlenbewohner mit Ausnahme der *Scutariella didactyla* Mrazek, welche auf der *Atyaephyra* in den Seen von Scutari und Dojran lebt.

Dem Grossteil der Höhlenepizoen dient das Wirtstier nur als günstige Unterlage für die Ansiedlung oder als Transportmittel. Einige bedienen sich des ständigen Wasserzufflusses zu den Kiemen als Nahrungs- oder Sauerstoffquelle. Nur einige sind Kommensilen im engeren Sinne, die in der Nähe des Mundes sich mit den Überbleibseln der Nahrung ihrer Wirtstierchen ernähren. Von diesen führt Prof. Hadži die Art *Vaginicola (Miculipodium) cementata* Hadži und *Scyphidia microlistrae* Hadži an, beide auf der *Microlistra* lebend. Wirkliche Parasiten sind die Höhlentemnocephalen. Es ist interessant, dass die aussen wohnenden Temnocephalen mit Ausnahme der *Scutariella didactyla* Mrazek keine Parasiten sind. Unsere Temnocephalen ernähren sich mit der Hemolymphe der Wirtstiere. Nur *Subtelsonia* saugt den Inhalt des letzten Darmteiles des *Troglocaris*.

Der Aufenthaltsort auf dem Wirtstier ist bei einigen Höhlenepizoen ein beliebiger, andere sind an gewisse Körperteile gebunden, sind also streng »stenökisch«. So sehen wir, dass z. B. *Tocophrya spec.*, welche auf *Stenasellus* lebt, bezüglich ihres Standortes nicht besonders wählerisch ist. Wir finden sie sowohl auf den Extremitäten als auch auf dem Rumpf selbst. Manchmal tritt sie in solchen Mengen auf, dass das Wirtstier behaart aussieht. So lebt auch *Pyxicola psamata* Hadži überall auf dem Körper der *Microlistra*, mit Ausnahme des Mundes. Das Gleiche ist der Fall bei der Art *Platycola lageniformis* Hadži.

Von den stenökischen Arten ist *Lagenophrys monolistræ* Stammer bekannt, die ausschliesslich auf den Flächen der Ventralseite des Abdomens, besonders an den Pleopoden der *Monolistræ* und *Microlistra* angesiedelt ist und manchmal sehr zahlreich auftritt.

Auf den Pleopoden des *Stenasellus virei* aus den Pyrenäen hält sich *Choanophrya stenaselli* Matjašič und *Epistilis* sp. auf, auf den Kiemen des *Niphargus longicaudatus* Costa aus Süd-Frankreich (Pyrenäen, Gouffre du Chemin de Salège) eine andere Art der Gattung *Epistilis*. Eine Besonderheit ist, dass auf den Maxillipeden der gleichen *Niphargus*-Art eine zweite *Epistilis*-form lebt, die sich von der ersten morphologisch vollkommen unterscheidet. Ferner unterscheiden sie sich auch dadurch, dass die *Epistilis*-Form der Kiemen isoliert sehr schnell und zwar in einigen Minuten umkommt, während die andere isoliert auch mehrere Stunden lang leben kann.

Boris Sket hat auf *Asellus anophthalmus* St. Karaman aus der Herzegowina eine sehr aberrante Suctorie gefunden, die keinen Stiel besitzt, und nur am Rande der Kiemen lebt. Eine andere Suctorien-Art der Gattung *Podophrya* lebt auf den Füßen derselben Krebsart. Nur auf den Extremitäten des *Niphargus longicaudatus* Costa der Grotte de Audinac (Ariège) lebt ein *Pyksidium*. Nur an die Mundteile der *Micro-*



listra sind *Scyphidia microlistrae* Hadži, *Vaginicola cementata* Hadži und zwei Arten der Gattung *Acineta* angeheftet. Unter den Suctorien ist streng stenökisch auch die aberrante *Spelaeophrya troglocaridis* Stammer, die auf beiden Antennenpaaren lebt, wo sie jedoch so stark befestigt ist, dass man sie sogar mit der Nadel nicht abreißen kann.

Die Temnocephalen sind trotz ihrer Mobilität vor allem an gewisse Körperteile der Krebse gebunden. Die meisten leben in der Kiemenhöhle der Gattungen *Trogllocaris* und *Spelaeocaris* (*Scutariella*, *Trogllocaridicola*-Arten), *Stygodyticola* ist an die Kiemen der *Niphargus* gebunden, doch finden wir sie auch zwischen den Pleopoden. *Bubalocerus* ist ausschliesslich an den Antennen und Vorderfüssen der Höhlengarnelle befestigt. *Subtelsonia* lebt ringsum den Anus des *Trogllocaris*, wo sie sich, wie schon erwähnt, mit dem Darminhalt ernährt.

Die Höhlenepizoen sind zumeist schon sehr alte Begleiter der Wirtstiere. Für einige können wir behaupten, dass sie schon seit der Zeit epizoisch sind, als die Vorfahren der Wirtstiere noch im Meere lebten. Solche sind z. B. der Ostracode *Sphaeromicola*, die Suctorie *Spelaeophrya*, der Heterotriche *Diafoliulina*, der Peritriche *Ballodora* (nach Matthes, 1955). Für die übrigen ständigen Epizoen aus der Gruppe der Peritrichen und Suctorien kann man schwer sagen, ob sie schon aus dem Meere stammen oder erst dann, als sich die Vorfahren der Wirtstiere in Süßwassertiere umwandelten, epizoisch wurden. Das gleiche können wir auch für die Temnocephalen behaupten, denn heute kennen wir im Meere keine nähere Verwandte, was jedoch deren Abstammung aus dem Meere nicht ausschliesst. Noch schwerer ist zu bestimmen, welche Epizoen erst in den Höhlen entstanden sind. Auf den Höhlenkrebsen finden wir oft aussen vorkommende Formen verschiedener Vorticeliden und einiger Rotatorien, die nicht obligate oder nur zufällige Epizoen sind.

#### Schrifttum

Hadži J., 1940: Über eine an der Höhlen-Assel (*Microlistra spinosissima* Rac.) epibiontisch lebende Infusorien-Faunula. Razprave I, Ljubljana.

Matjašič J., 1956: Observations ont he cave Suctorium *Spelaeophrya troglocaridis* Stammer. Biološki vestnik V, Ljubljana.

Matjašič: J., 1957: Biologie und Zoogeographie der europäischen Temnocephaliden. Verh. der Deutsch. Zool. Ges., Graz.

Matjašič J., 1963: Une nouvelle *Choanophrya* (Ciliata, Suctoria) sur *Stenasellus virei*. Annal. de Spél., tome XVIII, fasc. 3, Moulis.

Matjašič J., 1962: Eine neue Höhlenfollikuline (Euciliata, Heterotricha) aus Herzogowina. Biološki vestnik X, Ljubljana.

Matthes D., 1955: Neues zur Kiemenfauna der Landisopoden. Verh. der Deutsch. Zool. Ges., Erlangen.

Matthes, D., 1955: Die Herkunft isopodobionter Ciliaten im Lichte zweier neuer Funde. Arch. f. Protistenkunde, 100 B. H. 3, Jena.

Stammer H.-J., 1935: Zwei neue troglobionte Protozoen: *Spelaophrya troglocaridis* n. g., n. sp. von den Antennen der Höhlengarnelle *Troglocaris schmidti* Dorm. und *Lagenophrys monolistræ* n. sp. von den Kiemen (Pleopoden) der Höhlenasselgattung *Monolistra*. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 84. H. 3, Jena.

Vandel, A., 1964: Biospéologie. Gauthier-Villars Éditeur, Paris.

Discussion: R. Husson.

## UNIVERSALITÀ BIOSPELEOLOGICA

Pietro Parenzan

Centro Speleologico Meridionale

Taranto

Il titolo di questa mia comunicazione potrà sembrare strano, se non addirittura paradossale. Tuttavia ci tengo a precisare che, almeno per quanto riguarda le mie ricerche nel sottosuolo dell'Italia meridionale, ed anche per qualche informazione giuntami dall'estero, posso assicurare che emersero dei fatti nuovi e strani, che danno al titolo »universalità biospeleologica« un significato preciso e assolutamente veritiero.

Per sintetizzare in poche parole quanto andrò esponendo, affermo che le caratteristiche biologiche considerate tipiche, o proprie, dell'ambiente carsico, delle caverne che si aprono in terreni calcarei antichi, del sistema idrico ipogeo dei territori carsificati, non sono propri solo di un tale ambiente, ma possono presentarsi, per quanto possa sembrare inverosimile, in qualsiasi altro ambiente sotterraneo, qualunque siano le condizioni geologiche, perfino in cavità formatesi in terreni vulcanici, antichi e recenti, in basalto, in lava, in tufo. È ovvio che analoghi reperti potranno venir fatti, con sorpresa, a conferma di queste mie affermazioni, da altri ricercatori, in terreni di ogni genere e in ogni continente, qualora non li avessero già fatti...

Ho già avuto, per la cortesia di un illustre Collega presente in questo Congresso, cioè del Prof. Vandel, una notizia inedita su reperti troglobi nelle caverne di un'isola vulcanica.

La necessaria brevità di questa comunicazione non mi consente di dilungarmi; citerò però alcuni elementi fondamentali, come notizie preliminari ad uno studio più approfondito, ed anche a titolo di orientamento per altri ricercatori.

Campo delle mie ricerche è stato, ed è, l'Italia meridionale. La Campania e la Sicilia costituiscono due vasti territori vulcanici attivi, che nei loro periodici parossismi, con gli scorrimenti lavici e successive fasi di dilavamento idrico, hanno dato e danno luogo alla formazione di caverne, per lo più minuscole, ma che comunque sono sempre degne di studio nel quadro generale della fenomenologia vulcanica. Interessante il fatto che se nessun parallelo si può fare, ovviamente, fra la speleogenesi carsica e quella vulcanica dal punto di vista geo-idrologico, la biospeleologia comparata dei due ambienti opposti invece offre l'opportunità di rilevare fatti di particolare interesse, che potranno portare a concetti nuovi, anche da far rivedere certuni che godono oggi maggior credito su taluni aspetti della distribuzione geografica dell'endogeobio, delle specie troglifile, sul popolamento delle caverne, almeno in quanto concerne questo popolamento nel periodo geologico in corso.

Nei territori vulcanici dobbiamo considerare, per ora, due tipi distinti di caverne: in lava e in tufo.

Il sottosuolo della intera città di Napoli e di tutta la regione flegrea è costituito di tufi e di materiali vulcanici vari, e quindi tutte le cavità di questo territorio devono venir considerate vulcaniche. Essendo infine dimostrata l'equivalenza delle cavità naturali ed artificiali in speleobiologia (Parenzan, Atti VII<sup>o</sup> Congresso Naz. Speleol., Mem. III di Rass. Spel. Ital. e Soc. Spel. Ital., Como, 1956), dobbiamo tener conto anche della fauna che popola il sottosuolo di Napoli nelle numerose gallerie, nei sotterranei, nelle catacombe, la costruzione di molte delle quali risale ad una ventina di secoli, e le cui condizioni climatiche sono paragonabili a quelle delle caverne naturali (Parenzan, Boll. Soc. Naturalisti, Napoli, Vol. LXII, 1953).

E' ovvio che gli sconvolgimenti vulcanici comportano la distruzione totale degli esseri viventi che vengono a trovarsi entro un certo raggio, e che le caverne di neoformazione, per scorrimento lavico, sono inizialmente sterili, non solo, ma la lava ad altissima temperatura »cauterizza« un strato ambientale circostante, bruciando ogni traccia di vita animale e vegetale, otturando fessure e screpolature del preesistente terreno.

Siamo di fronte, quindi, a caverne vulcaniche antiche ma non preistoriche, a cavità in tufo esistenti da pochi decenni e da alcune decine di secoli, nonché a grotte e grotticelle recenti, la cui origine risale approssimativamente a 200, a 100, ed anche ad una sola ventina di anni (eruzione vesuviana del 1944).

Ora, sarebbe giusto attendersi, dall'esplorazione biologica di queste caverne, comunque, una *facies* biologica caratteristica, ben diversa da quella delle caverne di natura carsica, grandi e piccole, e per le caverne di formazione più recente una fauna costituita da pochi elementi fondamentalmente troglösseni, con qualche raro campione delle specie troglofile più frequenti nei territori calcarei più prossimi.

L'aspettativa, invece, è stata delusa. La *facies* biologica delle caverne e cavità in genere, in territorio vulcanico, rivelò le stesse caratteristiche delle caverne in roccia calcarea, di natura carsica, di origine preistorica. E, quel che è peggio, addirittura nelle stesse condizioni non solo qualitative, ma anche quantitative. Sembra un paradosso speleo-biologico. Non è da escludersi, logicamente, che l'esplorazione di un numero maggiore di tali caverne possa rivelare qualche impronta biologica caratteristica, mancante cioè nelle caverne di natura carsica.

In cavità in terreno vulcanico, anche relativamente recente, trovai dei *Niphargus* bianchi e ciechi. Nel canale d'acqua della Grotta della Fontana, in lava, a Torre del Greco, trovai il *Niphargus orcinus* Joseph, di una sottospecie che il Ruffo ritiene nuova, simile a quella raccolta nella grande grotta di Castelcivita del Salernitano (terreno carsico).

In una galleria in tufo, scavata venti secoli or'sono, dai romani, nel sottosuolo di Napoli, scopersi un anfibio bianco e cieco di grandi dimensioni (fino a 37 mm.), che, inviato in esame al Prof. Sandro Ruffo, risultò

trattarsi di una sottospecie, probabilmente nuova, del *Niphargus stygius* Schiödte, vicina al *N. longicaudatus* A. Costa.

Lo straordinario micromicete acquatico appartenente agli *Hyphales-Dematiaceae*, che il Prof. Ottone Servazzi studiò accuratamente e classificò sotto il nome di *Parenzania sibyllae* istituendo un nuovo genere, è stato trovato nella Grotta della Sibilla (Napoli), in tufo vulcanico, e nella Grotta alle Fontanelle (Penisola Sorrentina), in terreno calcareo (Servazzi, Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. LXIII, 1954).

Fra gli isopodi, *Androniscus dentiger* Verh., *Chaetophiloscia cellaria* (Doll.), *Porcellio dilatatus* Brdt. e *Trichoniscus sorrentinus* Verh., costituiscono reperti frequenti in tutte le grotte meridionali, grandi, piccole, piccolissime, cavità artificiali, in tutti i terreni, calcarei, tufacei, lavici, anche in terreni vulcanici di origine più recente.

Fra i coleotteri, il *Ceutosphodrus acutangulus* Schauf. è pure frequentissimo in tutti i tipi di grotte e cavità artificiali dell'Italia meridionale. Fra gli aracnidi, specie dei generi *Leptoneta*, *Amaurobius*, *Nesticus*, ecc., vivono indifferentemente in tutti gli ambienti indicati. Fra i Diplopodi il *Callipus sorrentinus* è stato trovato in molte grotte del corso meridionale e in quasi tutte le grotte vulcaniche, anche recenti, cioè in lave delle ultime eruzioni.

I molluschi *Orychilus cellarius* Müll., l' *O. alliaris* Müll., l' *O. lucidus* Drap. sono fra le specie troglifile più vistose e frequenti delle caverne carsiche e vulcaniche. Così i Collemboli della specie *Heteromurus nitidus* (Templ.), i Lepidotteri *Apopestes spectrum* Esp. e *Hypena obsitatis* Hb., gli Ortotteri del gen. *Dolichopoda*, *Gryllomorpha* e *Troglophilus*.

Il banale coleottero *Elenophorus collarius* L. frequente sotto le pietre, nelle cantine e all'ingresso di grotte carsiche, è stato trovato nella parte più profonda della Grotta del Maone (Isola d'Ischia), dove sopporta le emanazioni solforose e la temperatura di 33° C. Per concludere questa breve nota sulla strana analogia fra le facies biologiche delle grotte vulcaniche e di tipo carsico, dirò che le specie troglifile più frequenti nelle grandi grotte calcaree sono le più frequenti pure nelle piccole grotte vulcaniche, vero controsenso ecologico, il cui studio approfondito darà certamente risultati di particolare interesse.

Discussione: R. Husson, S. Matvejev, A. Vandel.



## FONDAMENTI PER UNA BIOSPELEOLOGIA MARINA NEL QUADRO GENERALE DELLA SCIENZA OCEANOGRAFICA

Pietro Parenzan

Centro Speleologico Meridionale

Taranto

Una **speleologia sottomarina** ha il più ampio diritto di esistere nel quadro generale della scienza oceanografica, non solo per la fenomenologia carsica, che al margine dei continenti è abbinata alla dinamica del mare, e che, come ben sappiamo, offre aspetti di particolare interesse. Anche l'idrologia, che nelle grotte marine costituisce spesso un punto d'incontro fra mare e acque interne, offre aspetti particolari (es.: Grotta »Zinzulusa«, (Lazzari, 1947). Numerosissimi corsi d'acqua sotterranei, in molti casi, attraverso a caverne, finiscono nel mare, come sorgenti sottomarine più o meno profonde (Parenzan, 1960).

Le grotte marine possono presentare tutti gli aspetti geomorfologici delle grotte continentali, sia che si aprano sotto il livello del mare, sia si aprano al livello del mare, in parte sommerse e in parte emerse (es. »Grotta Azzurra«, Capri), sia che si aprano al di sopra del livello del mare e siano direttamente o indirettamente ad esso collegate. La grande varietà di ambienti comporta una grande varietà negli aspetti biologici. Difatti, anche le grotte marine offrono allo studioso, al ricercatore, un'infinità di problemi, molti dei quali differiscono ovviamente da quelli offerti dalla fauna cavernicola terrestre. Così ad esempio il fatto che nelle caverne marine anche a livello del mare si possono trovare specie che fuori delle caverne, nel mare libero, vivono a maggiori profondità, ed anche in zone abissali, e specie appartenenti a gruppi zoologici che non hanno rappresentanti sulla terra emersa, nelle acque continentali.

Se molte specie che vivono nelle caverne marine differiscono poco o nulla dagli individui delle stesse specie che vivono all'esterno, molte altre presentano delle modifiche più o meno marcate, aspetti particolari nella colorazione, nello sviluppo morfologico, nelle dimensioni, e certe specie hanno subito trasformazioni notevoli di adattamento, passando dal mare, dalle profondità marine abissali, alle caverne costiere, e lungo le coste tropicali alle caverne madreporiche, penetrando gradualmente nelle acque interne. Così ad esempio alcuni pesci del gruppo dei *Brotulidae* (es.: *Lucifuga*, *Stygicola*) di Cuba e del Messico, ed una del gruppo dei *Gobiidae* (*Luciogobius pallidus* Reg.) del Giappone.

I pesci cavernicoli mancano in Europa, e le specie raccolte in acque sotterranee della Jugoslavia (gen. *Aulopyge*, *Paraphoxinus*, *Chondrostoma*), sono specie dulcacquicole che passano circa un terzo dell'anno nelle

acque periodiche di superficie, sprofondandosi con la scomparsa dell'acqua (bacini carsici). Tuttavia, anche fra i pesci marini vi sono delle specie cavernicole, troglifile. L'Abel cita, come specie per le quali le grotte costituiscono l'ambiente normale di vita: *Anthias anthias* e *Tripterygion minor*, pesciolini dalle tinte rossastre e rosee. L'*Anthias*, nel mare aperto, vive normalmente a profondità maggiori (circa 300 m.).

Il *Typhlogobius californiensis*, che frequenta la zona di marea della costa californiana vivendo nelle antrattuosità, sotto le rocce, nelle cavernosità costiere, da adulto presenta gli occhi atrofizzati, sotto la pelle. Solo nei giovani gli occhi sono funzionali o quasi, come nel nostro classico *Proteus*. E' ovvio supporre che si tratti di specie adattata alla vita nelle vere caverne marine profonde, e che l'apparizione nel mare esposto alla luce, nelle fessure delle rocce, costituisce una eccezione. Si tratterebbe insomma dello stesso fenomeno dei pesci *Typhlobelus ternetzi* Myers, completamente anoftalmo e decolorato, trovato nelle rapide del Rio Negro in Brasile, e *Caecomastacembelus brichardi* delle rapide di Stanley Pool nel Congo, pure decolorate e con occhi atrofizzati (Poll, 1959), che, seconde me, si devono considerare cavernicoli, che vi capitano a caso nelle acque superficiali, non essendo concepibile un'opinione diversa circa il loro habitat.

La grotta marina di Nettuno, in Sardegna, presenta un particolare interesse per i reperti malacologici di Segre (1956), con forme arcaiche, affini a «fossili viventi», e forme nane (*Turbo sanguineus* L. f. *minima*, *Clanculus corallinus* Gmel. f. *minor*), viventi nel Lago Lamarmora (lungo oltre 120 m., profondo da 5 a 9 m.) insieme ad una *Emarginula* simile alla fossile *Emarginula grateloupi* Bell.-Mich.

La citata ascesa delle specie di profondità e abissali, nelle grotte dei piani superiori, potrebbe venir paragonata al «paradosso geo-botanico» capovolto. In questo, la flora delle parti più alte dei monti scende nelle «foibe», nelle ampie voragini carsiche, creando una zonatura invertita; nel mare, le specie di profondità si portano, ove trovano caverne, in piani superiori. Propongo di chiamare questo fenomeno, per analogia con quello terrestre, con la definizione di «paradosso bati-bentonico».

Non mi dilungherò sui vari aspetti morfologici delle grotte marine, sulle quali ho presentato una classificazione in un mio precedente lavoro (1960). La speleobiologia marina ha già anche una sua storia, e ricorderò qui la prima spedizione subacquea austriaca, del 1848-49, nei mari di Napoli e della Sicilia («Unterwasser-Expedition Austria»).

Il Centro Speleologico Meridionale è stato il primo, in Italia, a creare una Sezione Speleologica Sottomarina (1957), ed una nota di Elena Messina (Rudimenti di speleoalgologia) apparve in «STUDIA SPELAEOLOGICA» (nr. 3, 1958). Una vera spedizione moderna per l'esplorazione della grotte del Mare Tirreno è stata la «Oesterreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952», sotto la direzione di Rupert Riedl dell'Istituto Zoologico dell'Università di Vienna.



In Francia, J. M. Pérès e Picard fra i primi si interessarono attivamente delle esplorazioni speleologiche sottomarine con risultati notevoli, ed i biologi francesi, fra i quali il Vacelet, hanno già riportato una messe notevole di risultati.

Un gruppo di particolare interesse di specie marine cavernicole è quello dei Poriferi, la cui distribuzione e biologia sono state particolarmente studiate recentemente dal Sarà dell'Università di Bari. Questo gruppo, che tanto interesse presenta nelle grotte marine, è solo eccezionalmente rappresentato nelle acque dolci delle grotte continentali. Nel loro Manuale di Bionomia Bentica del Mediterraneo (1958) Pérès e Picard prendono in considerazione una vera biocenosi delle grotte, facente parte del Piano Circalitorale.

Nell'ambiente delle grotte sottomarine J. Laborel e Vacelet distinguono addirittura sette *facies* ben caratterizzate e distinte: a) la *facies* a Madreporari; b) la *facies* del *Parazooanthus axinellae*; c) la *facies* a *Corallium rubrum*; d) la *facies* a Poriferi; e) la *facies* dei grandi Briozoi; f) la *facies* ad *Astroides calycularis* e *Ophidiaster ophidianus*; g) la *facies* a Gorgonari, suddivisa in tre, a caratteristiche diverse per il predominio di una delle seguenti specie: *Eunicella cavolinii* (gialla), *Eunicella gramineae* (bianco-verdastro), *Muricea chamaeleon* (rosso-viola).

L'importanza del tutto eccezionale dei Poriferi in speleobiologia marina è rivelata dai recenti lavori del Sarà e del Vacelet.

È interessante notare come numerose specie che nel mare aperto si trovano di raro, o in elementi isolati, o a maggiori profondità, nelle grotte possono essere frequenti o addirittura apparire come caratteristiche di determinate *facies* o di determinati tipi di grotte o di limitate zone topografiche delle stesse.

Fino ad oggi sono state repertate, nelle grotte marine, oltre cento specie. La *Pachastrella compressa*, ad esempio, nota per il mare aperto fra 25 e 1800 m. di profondità, nelle grotte è stata trovata a 0.30—2.50 m. — Così pure la *Stelletta grubii*, nota per profondità fra 20 e 134 m., nelle grotte è stata trovata fra 0.30—1.20 m. La *Thenea muricata* che vive nel mare aperto fra 80—4050 m., è stata trovata nelle grotte a 1—2.50 m. La *Triate discophora*, che vive nel mare libero fra 13—1384 m., nelle grotte è stata trovata fra 0.30—0.50 m. La *Rhizaxinella pyrifer*, raccolta fra 30 e 1800 m. nel mare libero, nelle grotte è stata trovata fra 1—2.50 m., ecc.

Particolarmente interessante si presenta la *Petrobiona incrustans*, scoperta nel 1962 dal Sarà in una caverna a pavimento sommerso del litorale pugliese presso Capo di Leuca. Questa specie, con la *Petrobiona massiliana* Vac. et Levi (1958) di una grotta dei pressi di Marsiglia, rappresentano dei veri «fossili viventi», come rappresentanti del gruppo dei Faretronidi, spugne calcaree per lo più estinte, attualmente rappresentate da nove specie, tutte indo-pacifiche. Non è escluso che possa trattarsi, nel caso delle due specie mediterranee cavernicole, di elementi

giunti nel Mediterraneo attraverso il Canale di Suez. — La *Petrobiona massiliana* è nota, fino ad oggi, solo per l'*habitat* cavernicolo. La *Petrosia ficiformis* raggiunge, decolorata, le parti più profonde delle caverne, ove assume una forma piccola, arrotondata, con un osculo apicale.

Per quanto riguarda i Crostacei, numerose sono le grotte costiere semi-sommerse, o comunque comunicanti col mare, che dettero reperti anche notevoli, fra le quali parecchie della costa dalmata, e soprattutto della costa salentina (Italia merid.), con specie dei generi *Monedella*, *Spelaomysis*, *Stygiomysis*, *Salentinella*, *Hadzia*, *Typhlocaris*.

Varie sono le specie Arpatticoidi che si trovano nelle grotte costiere, come *Laophonte spelaea* Chapp., ecc. Notevole è il Carideo della famiglia *Palaemonidae*: *Typhlocaris salentina* Caroli, che è il più grande crostaceo cavernicolo italiano (mass. 10 cm.), che vive nel »Cocito«, minuscolo laghetto terminale della grotta »Zinzulusa« presso Castromarina. Le altre due specie del genere, *T. galilea* Comm. e *T. lethaea* Parisi, sono rispettivamente delle sorgenti salmastre del lago di Tiberiade e della Grotta del Lete presso Bengasi (Libia).

Notevole la specie depigmentata di Anomuro: *Munidopsis polymorpha* Koelbel, delle acque più o meno salate della Grotta Jameo de Agua (Is. Lanzarote, Canarie).

Il reperimento di crostacei di tipo arcaico specializzati in senso cavernicolo nelle grotte costiere dell'Italia meridionale, secondo il Ruffo (1955), dimostra che la fauna pugliese rappresenta qualcosa di profondamente estraneo alla fauna italiana, che parla in favore di una maggiore antichità di insediamento, con ricchezza di specie troglobie paleo-mediterranee.

I Nemertini delle grotte marine sono stati studiati dal Riedl. Nell'esame di 33 campioni raccolti su superfici di 1/16 di metro quadrato (cm. 25 × 25), trovò 283 esemplari, di 13 specie, fra le quali *Lineus geniculatus*, *Tetrastemma flavidum*, *T. vermiculus*, ecc. Nelle grotte favorevoli la popolazione di Nemertini può essere ben cinque volte maggiore di quella degli *habitat* del vicino litorale aperto, raggiungendo addirittura i 3000 esemplari per mq.

Interessante il gruppo dei Turbellari, e particolarmente, fra essi, degli *Prolecithophora*, fra i quali 15 specie, ben 8 delle quali nuove per la scienza: *Plicastorna cavernae*, *P. xenophthalmum*, *Vorticeros rudis*, *Cylindrostoma laetum*, ecc.

Il Riedl ritiene che le particolarità morfologiche, l'omogeneità del gruppo scoperto e la densità delle popolazioni nei biotopi esaminati, fanno supporre che si tratti di elementi tipici della fauna marina cavernicola.

Ricca appare la speleofauna marina in Idroidi, con una ventina di specie (gen. *Obelia*, *Laomedea*, *Cuspidella*, *Campanularia*, ecc.), repertate nelle parti più interne delle grotte. Il 98% degli Idroidi cavernicoli appartengono a specie di tipo reófilo, senza forma medusoide, con ma-

turazione invernale e primaverile, e la loro distribuzione, per conseguenza, è molto legata ai movimenti dell'acqua (A b e l).

Particolarmente interessanti sono le conclusioni di A b e l sugli Antozoi raccolti nelle grotte dei Golfi di Lione, Genova e Napoli, dell'Adriatico presso Rovinj e Dubrovnik.

Fra gli Antozoi, oltre al *Corallium rubrum* e all' *Astroides calycularis* (Pall.), sono stati repertati nelle grotte sottomarine: *Epizoanthus parii* (E. Abel), *Parazoanthus axinellae* (O. Schm.), *Phellia elongata* (D. Ch.), *Coenocyathus dohrni* Död., *Cornularia cornucopiae* Pall., *Eunicella verrucosa* (Pall.), ecc.

Il *Corallium rubrum* si rivela come specie cavernicola, che fuori delle grotte, sugli strapiombi, si sviluppa a maggiore profondità, fino ai 200 e più metri. Nelle grotte invece si trova anche alla profondità di una decina di metri, e lo sviluppo è migliore: si riscontrano le colonie meglio ramificate, con parallelismo del piano di ramificazione, e generalmente con parallelismo anche rispetto all'asse della grotta, ove cresce con maggior floridezza alla volta.

Negli Antozoi è spiccato il fenomeno della reofilia. L' A b e l ha notato, fra altro, che la densità di popolazione nelle grotte prive di cupole d'aria, cioè completamente invase dall'acqua, diminuisce coll'aumento della distanza dall'imboccatura e con l'allontanarsi di questa dalla superficie libera. Senza un certo grado di presenza di una superficie libera non può sussistere nessun animale macroscopico (A b e l). La mancanza di una corrente d'acqua, e quindi del naturale vettore di larve di Antozoi, fa sorgere nelle grotte una popolazione caratterizzata dall'accrescimento vegetativo degli animali.

Fra gli abitanti delle caverne marine costiere dobbiamo annoverare anche un grosso mammifero, cioè la Foca monaca (*Monachus albiventer* Gray), che, osservata frequentemente in caverne della costa jugoslava, si trova qua e là lungo le costa del Mediterraneo, ed ha dato fama alla grande Grotta del Bue Marino in Sardegna, dove si trova a suo agio e prolifica.

La flora delle grotte marine presenta molto maggiore interesse di quella delle grotte continentali. In queste, la flora scompare repentinamente, all'ingresso delle caverne, e solo qualche crittogama si spinge nella zona di penombra per qualche metro, mentre a maggiori profondità, al buio completo, si trovano solo funghi e batteriacee. Nelle caverne sottomarine invece penetrano molte alghe, anche a profondità notevoli, e le Rodoficee vi crescono spesso con particolare rigogliosità, dando luogo anche a speciali varietà. Sul fenomeno dell'ascesa delle specie di profondità, verso le grotte al livello del mare, ho fatto alcuni cenni nel mio colume divulgativo »TENEBRE LUMINOSE« (S. E. I., Torino, 1957). Nelle grotte marine del Golfo di Napoli furono trovate oltre un centinaio di specie, delle quali 77,7% Rodoficacee, 12,8% Cloroficacee, 9,5% Feoficacee. Si nota quindi il predominio assoluto delle alghe rosse, che appartengono a svariati generi: *Amphiroa*, *Ceramium*, *Chrysomenia*, *Chondria*, *Nito-*

*phyllum*, *Phyllophora*, *Wrangelia*, ecc. In una grotta è stata trovata in massa la *Chondria cerulescens* (Crona) Falkbg. — Frequente in grotte fuori del Golfo di Napoli è stata trovata la *Rhizophyllis squamaria* Kütz.; caratteristiche per varie grotte sono state notate la *Dasya ocellata* (Gratel.) e la *Plumaria Scousboei* (Born.).

Per quanto riguarda la flora algologica delle caverne marine bisogna rendere omaggio all'algologo tedesco **Georg Funk**, che con la sua poderosa opera sulle alghe del Golfo di Napoli, pose le basi della speleoalgologia, sin dal 1927. Nel suo lavoro »Die Algenvegetation des Golfs von Neapel«, un intero capitolo tratta l'ambiente delle grotte, ed è il capitolo più lungo della I<sup>a</sup> parte del lavoro. — Del **Funk** sono anche le prime osservazioni sulla ascesa delle specie di profondità verso le grotte: »Die Zusammenstellung über die Vertikalverbreitung der in der Strandregion beobachteten Arten lässt natürlich das Zurücktreten der Tiefen-Pflanzen an den freien Aussengolfsküsten (17 %) und ihr Ansteigen in den Grottengebieten (50 %) deutlich erkennen«.

A voler elencare tutte le specie troglofile delle grotte marine (oltre alle non poche troglobie), ed esporre tutte le considerazioni fatte sui vari problemi delle popolazioni delle numerose grotte costiere dei vari tipi, bisognerebbe scrivere un voluminoso trattato. Attualmente le varie notizie sono sparse, per lo più frammentariamente, in diversi periodici, e, purtroppo, di rado, anzi quasi mai, nei periodici speciali, di speleologia.

Perciò, ritengo che questa mia prima sintesi di speleobiologia marina, forzatamente lacunosa, nella quale sono incluse ovviamente anche alcune mie osservazioni personali, non sia del tutto priva di utilità, e gioverà soprattutto a destare l'attenzione dei ricercatori verso una branca biologica e speleologica molto suggestiva e certamente ricca di sorprese non meno della speleologia continentale.

#### Bibliografia consultata

**Abel E. B.**: Zur Kenntnis der Beziehungen der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. Öst. Tyrr.-Exped. 1952. Pubbl. St. Zool. Napoli, V. 30, 1959.

**Abel E. F.**: Die Anthozoen der marine Höhlen. Pubbl. St. Zool. Napoli, V. 30, 1959.

**Banse K.**: Ueber die Polycheten-Besiedlung einiger submariner Höhlen. Pubbl. St. Zool. Napoli, V. 30, 1959.

**Caroli E.**: Sulla fauna acquatica delle caverne del Salento. Atti Soc. It. Progr. Sci., 1926.

**Caroli E.**: *Stygiomysis hudruntina* n. g. n. sp., Misidaceo cavernicolo in Terra d'Otranto, ecc. Boll. Zool., A. VIII, n. 5-6, 1937.

**Page L. et Monod Th.**: La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île de Lanzarote. Biospeologica, LXIII, Arch. Zool. expér. gén., LXXVIII, 1936.

**Fuchs Th.**: Ueber Tieffseetiere in Höhlen. Ann. Nat. Hofmus., Wien, IX, Notizer, 1894.

**Funk G.**: Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. Pubbl. St. Zool. Napoli, Vol. 7, Suppl., 1927.

- Laborel J. et Vacelet J.: Etude des peuplements d'une grotte sous-marine du Golfe de Marseille. Bull. Inst. Oc. Monaco, n. 1120, 1958.
- Laborel J. et Vacelet J.: Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. C. R. Sci. Acad. Sci. 248, 1959.
- Laborel J. et Vacelet J.: Répartition bionomique du *Corallium rubrum* Lmck dans les grottes et falaises sous-marines. Rapp. et Pr.-Verb. reun. Comm. Int. Expl. Sci. Méd., Monaco, V. XVI, f. 2, 1961.
- Lazzari A.: Sopra un fenomeno di idrografia sotterranea osservabile nella grotta Zinzulusa presso Castro (Lecce). Boll. Soc. Nat. Napoli, 56, 1947.
- Messina E.: Rudimenti di Speleoalgologia. »Studia Speleol.«, n. 3, 1958.
- Parenzan P.: Pesci delle acque sotterranee della Somalia. Boll. Pesca, Pisc. e Idrob. — Roma, A. XIV, f. 6, 1938.
- Parenzan P.: Tenebre Luminose. S. E. I., Torino, 1957, 2<sup>a</sup> ed. 1964.
- Parenzan P.: Il mistero della »Zinzulusa« svelato. »Studia Speleol.«, 1958.
- Parenzan P.: Speleobiologia marina e criteri da seguire nelle ricerche, alla luce dei risultati delle prime indagini. »Thal. Jonica«, 1960.
- Parenzan P.: Guida per le ricerche biospeleologiche e per la raccolta di materiali biologici nel sottosuolo. »Boll. Inform.«, n. 5, 1964.
- Pax F. u. Müller I.: Die Anthozoenfauna der Adria. Fauna et Fl. Adriatica, Split, 1962.
- Peres J. M. et Picard J.: Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines de la région de Marseille. C. R. som. séanc. Soc. biogéogr., 26 (227), 1949.
- Peres J. M. et Picard J.: Manuel de Bionomie Benthique de la Méditerran. 1958.
- Riedl R.: Das Vorkommen von Nemertinen in unterseeischen Höhlen. Pubbl. St. Zool. Napoli, 1959.
- Riedl R.: Die Hydroiden des Golfs von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen. Pubbl. St. Zool. Napoli, V. 30, 1959.
- Riedl R.: Turbellarien aus submarinen Höhlen. P. St. Z. Nap., Vol. 30, 1959.
- Rossi L.: Osservazioni ecologiche su alcuni Antozoi del Golfo di Genova. Boll. Zool., 23 (2), 1958.
- Ruffo S.: *Monodella stygicola* n. g. n. sp., nuovo crust. Termosbenaceo delle acque sotterranee d. Pen. Solentina. Arch. Zool. It., XXXIV, 1949.
- Ruffo S.: Le attuali conoscenze della fauna cavernicola della Regione Pugliese. Mem. Biogeogr. Adriat., Vol. III, 1955.
- Ruffo S.: Contributo alla conoscenza degli Anfipodi delle grotte sottomarine. Ost. Tyrr.-Exp. 1952. Pubbl. St. Zool. Napoli, V. 30, 1959.
- Russ K. e Rützlér K.: Zur Kenntnis der Schwammfauna unterseeischer Höhlen. P. St. Zool. Napoli, v. 30, 1959.
- Sara M.: Studio sui Poriferi di una grotta di marea del Golfo di Napoli. Arch. Zool., 43, 1958.
- Sara M.: La fauna dei Poriferi nelle grotte delle Isole Tremiti. id. 1961.
- Sara M.: Zonazione dei Poriferi nella grotta della Gaiola. Ann. Ist. Mus. Zool. Univers. Napoli, 13, 1961.
- Sara M.: Zonazione dei Poriferi in biotopi litorali. Pubbl. St. Zool. Napoli, 32, 1962.
- Stella E.: *Monodella argentarii* n. sp. di *Thermosbaenacea* (Crust.), limnotroglobio di Monte Argentario. Arch. Zool. It. XXXVI, 1951.
- Tortonese E.: Bionomia marina della regione costiera fra Punta della Chiappa e Portofino. Arch. Ocean. e Limn., Venezia, V. II (2), 1958.
- Vacelet J. et Levi C.: Un cas de survivance, en Méditerranée, du groupe d'éponges fossiles des Pharetronides. C. R. Ac. Sci. Paris, 246, 1958.

Vacelet J. et Levi C.: Répartition général des Eponges et systématique des éponges cornées de la région de Marseille et de quelques stations méditerranéennes. *Red. Trav. St. Mar. Endoume*, 16, n. 26, 1959.

Vacelet J.: The order Pharetronida in Hartman's Classification of the Calcarea. *Syst. Zool.*, 10, 1961.

Vandel A.: *Biospéologie*. Gauthier-Villars Éditeur, Paris, 1964.

## POPULATION SIZE, DENSITY, AND REGULATION IN CAVE FISHES

Thomas L. Poulson

Department of Biology, Yale University  
The Cave Research Foundation

New Haven

I have shown that the troglophilic amblyopsid cave fish *Chologaster agassizi* and the three troglobites — *Typhlichthys*, *Amblyopsis spelaea*, and *A rosae* — represent a progression of sensory and metabolic adaptations to low food supply which parallels that for length of isolation in caves as indicated by degree of eye and pigment reduction (Poulson, American Midland Naturalist, vol. 70, p. 257—290, 1963). The influence of an approximately 100-fold reduction in food supply in caves (Poulson, op. cit.) is dramatically indicated by the 240-fold lower populations density of *C. agassizi* in caves as compared to epigean spring (Table I). The cave populations of this troglophile become extinct periodically because its one two year life span does not allow it to survive years when food supply is too low enable any female to produce the normal complement of 150 eggs of 2.0 mm diameter. The caloric cost of this egg production for a female is twice the total cost of her activity for the six month period required to produce mature eggs (eggs 2400 calories and routine metabolic rate 1296 calories). Thus the high cost of reproduction is a crucial problem to be solved in adapting to the cave environment.

Table I. Aspects of population size in amblyopsid cave fishes

Species	No. habitats	Pop. no. fish	Impact/Hectare cc O <sub>2</sub> /hr.	Pop. no. fish	Size max/min	no. fish
<i>Chologaster agassizi</i>	epigean	11200	315	?	?	
	cave entrance	1500	48	39	5.9	
	cave	50	2	15	?	
<i>Typhlichthys subterraneus</i>	6	265	5	41	2.6	(1.7—4.2)
<i>Amblyopsis spelaea</i>	2	520	27	105	1.7	(1.3—2.1)
<i>Amblyopsis rosae</i>	2	1500	19	55	1.5	(1.3—1.8)

The series of three troglobitic amblyopsids shows that have been two solutions to this problem of food restriction in the simple food web in caves. I have already discussed the trend, with increasing cave adaptation, of decreasing growth and metabolic rate coupled with increasing sense organ development or sensory integration (Poulson, op. cit.) which accounts in part for the increase in population density and metabolic demand of populations of these troglobites (Table I). For the re-

mainder of this paper I will discuss adaptations which result in reduction in absolute and relative cost of reproduction per se and thus allow more females to breed. This is of great importance for maintenance of genetic variability in the small populations which we are dealing with (Table 1).

On an energetic basis an individual female *Typhlichthys* would seem to have less chance of breeding than a *C. agassizi* since, though it produces half as many eggs and has half the metabolic rate of *C. agassizi*, its eggs are larger and the cost of their production is three times the female's metabolic cost of activity (eggs 1800 calories and routine metabolic rate 650 calories). This means that the proportion of female *Typhlichthys* which can produce eggs and breed is lower than for *C. agassizi* but the absolute number is higher because population density is higher (Table 1). The increased cost of an egg, associated with a decreased fecundity, is due increased size. This increased cost must be more than balanced by the increase in survival which follows with increased egg size. Thus increased size of fry means greater swimming ability and thus greater foraging range, more effective escape from predators or resistance to current, and also means increase in size range of food which can be utilized. In addition, the twofold increase in longevity of *Typhlichthys* means that the population is less likely to become extinct in years when food supply is too low to allow females to produce a full complement of

YEAR	EGGS or YOUNG	CENSUS NO.	AGE DISTRIBUTION							NO of FISH
			0	1	2	3	4	5	6	
1957	1	2	—	—	■	■	■	■	—	117
1958	0	3	—	■	■	■	■	■	—	130
1962	3	2	—	—	—	■	■	■	—	84
1963	1	1	—	—	■	■	■	■	—	102
1964	0	1	—	—	■	■	■	■	—	123

Fig. 1.



eggs. That food supply is a problem for *Typhlichthys* is shown by the relatively high range of population size fluctuation (Table 1) and the high variability of egg number per gram of female as compared to either *Amblyopsis* species (e. g., 27—118 for *Typhlichthys* and 9—12 for *A. spelaea*).

*A. spelaea* habitats support populations which are denser, are more closely regulated, and have much higher metabolic demands than *Typhlichthys* populations (Table 1) even though metabolic rates and relative cost of egg production are closely comparable for the two species. The proportion of females breeding is less than for *Typhlichthys* but absolute numbers breeding are comparable since the metabolic demand of *A. spelaea* is raised by its larger size (Fig. 1 and Table 1).

**Table II:** Aspects of population regulation for *Amblyopsis spelaea* in Upper Twin Cave, Indiana

Year	Total Fish number	Fish Weight grams	Fish Met. Rate cc O <sub>2</sub> /day
1957	117	363	149
1958	130	465	180
1962	84	420	154
1963	102	403	153
1964	123	455	176
$\frac{\text{max.}}{\text{min.}} = 1.55$ $\frac{\text{max.}}{\text{min.}} = 1.28$ $\frac{\text{max.}}{\text{min.}} = 1.21$			

The importance of food supply in regulating amblyopsid populations through density dependent feedback mechanisms is shown well by seven years of data on *A. spelaea* populations in Upper Twin Cave, Indiana. Despite great fluctuations in age distributions and population size (Fig. 1) the precision of biomass and especially metabolic demand regulation is very great (Table 2). In this cave success of reproduction is very high when the population of adults and young is relatively low. During 1962 enough food was available per adult female to allow egg production and to decrease the density dependent cannibalism by adults on young fish, and there was plenty of food available for the young of the year since there were so few one and two year old fish. The contrasting situation with low reproduction and high cannibalism prevailed in 1958 and especially 1964. Cannibalism is not an inefficient means of regulation and in fact may be adaptive in the simple food webs of caves since it adds another link which may help to stabilize the community.

The number and proportion of *A. rosae* females breeding in a given year is higher than for *A. spelaea* because, in marked contrast to *A. spelaea*, the cost of producing eggs is less than the cost of activity for a female (eggs 425 calories and routing metabolic rate 750 calories). An important part of this more favorable energy balance is accounted for by a metabolic rate half that of *A. spelaea*. On the population level

this lower metabolic rate has allowed a three-fold increase in population density while still keeping a low enough population metabolic demand to accommodate the extra cost of egg production by the large proportion of females of reproductive age (Table 1).

Although *A. rosae* has the same growth rate and age at first reproduction as *A. spelaea* and has more eggs per gram of female, it has fewer and smaller eggs and lives only one year after first reproduction. This gives *A. rosae* populations an energetic advantage for reproduction over *A. spelaea* populations, in which animals live up to four years after first reproduction and attain such a large size that they cannot produce a full complement of eggs. These large fish have such a high metabolic demand that they compete seriously for food with smaller individuals which are in a more favorable position energetically to produce a full complement of eggs. As a result there is less time lag in the density dependent control of *A. rosae* populations through reproduction and cannibalism. From this follows more precise population regulation (Table 1) and less fluctuation of age distributions.

Two tentative conclusions emerge from my analysis: 1. selection for low metabolic rates in caves may have its primary basis in the high cost of egg production, and 2. selection will favor modifications which allow increase in number of females actually breeding in a given year.

## CIRCADIAN RHYTHMS IN CAVE ANIMALS

Thomas L. Poulson and Thomas C. Jegla

Department of Biology, Yale University

New Haven

Most of the previous studies of rhythms in cave animals have been designed only to show the presence or absence of day-night rhythms. In this report we are presenting preliminary data which suggest that when rhythms occur in cave animals they are not exogenously synchronized to the solar day. Rather, our data suggest that there are rhythms of metabolic rate which have no particular relation to the solar day (ie. they are circadin rhythms).

In the original work on activity of a cave crayfish, *Orconectes pellucidus*, Park, Roberts, and Harris (American Naturalist, Vol. 55, p. 154—171, 1941) found no difference between day and night activity and reported this crayfish to be arrhythmic. However, Brown (Nature, Vol. 191, p. 929—930, 1961) maintains that the data indicate a solar day pattern of activity. After evaluation of the original data, it is clear to us that no solar day rhythm of activity is shown; in fact the experimental design was such that neither solar day nor circadian rhythms could have been demonstrated if present. Even Ginet's data on the troglobitic amphipod *Niphargus orcinus* (Annales de Speleologie, Vol. 15, p. 127—377, 1960) which show the absence of a solar day rhythm of activity do not preclude the presence of a circadian rhythm because the data presented are averages for successive 24 hour periods.

It is now generally accepted that organisms have endogenously controlled rhythms of about a day in length (circadian), which may be synchronized with the solar day by »Zeitgebers«, usually dawn and dusk. During the present study we are concerned with determining the presence or absence of circadian rhythms of activity and metabolic rate in animals living in an environment lacking the usual »Zeitgebers«. Such experiments have to be performed over a period of several days to allow the animal to become adjusted to the experimental chamber after the initial disturbance and to show periodicities of more or less than 24 hours. For these reasons any experiments of one day duration are not sufficient to demonstrate a circadian rhythm.

Activity data for three species of amblyopsid fishes were obtained from animals maintained in the dark from 5 to 13 months previous to the experiments. Movements of 1 *Cholgaster agassizi*, 2 *Typhlichthys subterraneus*, and 2 *Amblyopsis rosae* were recorded for several consecutive days by means of a near infra-red light beam and a system of photocells. The troglophilic species *C. agassizi* exhibited a clear circadian pattern of

activity in a 7 day experiment. There are periods of activity averaging 7.5 hours duration that alternate with periods of inactivity or sporadic low activity. Although there is some variation in time between the beginning of activity periods, the average is 23 hours. It should be emphasized here that the activity periods demonstrated in this experiment are circadian and show no relation to the solar day. In nature the circadian activity of *C. agassizi* may be synchronized with the solar day by light. Some populations live entirely within caves but the individuals used in our experiments were collected from a locality where they have access to the epigeal environment and may come out at night to feed.

*Typhlichthys*, the least specialized of the troglotic amblyopsids, showed no circadian pattern of activity in 7 day experiments. Both specimens exhibited periods of high activity interspersed with periods of inactivity or low activity. There is no obvious regularity of length of or interval between the high activity periods. There is a definite absence of regularity of activity periods in the most specialized of the troglotic amblyopsids, *Amblyopsis rosae*. Both specimens of this species showed continuous activity with periods of increased activity throughout the 7 day experiments. These preliminary data suggest that circadian activity has been lost during the progression of cave adaptation.

We have obtained data on oxygen consumption of the cave crayfish *Orconectes pellucidus* which can be used to test for presence of a solar day rhythm of metabolic rate. Eight animals of variable size and sex were tested randomly for one hour, twice a day, during a period of two weeks until experiments had been performed at all times of day. If there were any differences in oxygen consumption related to the solar day by exogenous controls, we should have detected them in these experiments. The variation for some animals during certain hours was large enough to include the entire range of oxygen consumption for the individual. For other animals the hourly variation was large during many of the 24 hours. On the whole hourly fluctuations in oxygen consumption were highly variable within and between individuals. From these data we conclude that these cave crayfish show no solar day rhythm of metabolic rate. However there is some indication of rhythmic fluctuations in most of the animals when using the minimum hourly values. They may be simply random fluctuations or perhaps are a reflection of a circadian rhythm of metabolic rate.

The data from the experiments just discussed do not preclude the presence of endogenous rhythms of metabolism since they were not obtained continuously over a several day period. However, oxygen consumption was recorded continuously using an oxygen electrode over a period of 52 hours for one *Orconectes pellucidus* that had been in the laboratory about a year. These data show small fluctuations during the first 21 hours, presumably while the animal was becoming adjusted after the initial disturbance at the beginning of the experiment.

Then oxygen consumption ascended to a maximum and declined to a minimal period about 12 hours later, after which it ascended again to a second relatively high period before the experiment was accidentally terminated.

At the present time we are extending the studies reported here to simultaneous recording of activity and oxygen consumption over one week periods in a variety of cave fish and crayfish. Our data reported here suggest that aquatic troglobites show no circadian rhythms of activity but may show circadian rhythms of metabolic rate. With the absence of solar day »Zeitgebers« in caves it is not surprising to find a lack of activity cycles. The question arises whether there is any adaptive significance for circadian rhythms of metabolism in a cave animal. We would like to suggest that metabolic rate rhythms are a reflection of an endogenous clock mechanism which is necessary for synchronization of growth and reproduction with the seasonal changes seen in cave waters. Poulson and Smith (these Proceedings) discuss seasonal changes in caves and show that reproduction is seasonal in a variety of troglaphiles and troglobites. And, Jegla (these Proceedings) shows in detail the presence of seasonal cycles of molting and reproduction in *Orconectes pellucidus*, the crayfish which we report on in this paper. Of particular interest is the rise in frequency of breeding males from 27 % to 67 % during a two-week period in August of 1964. This suggests to us that endogenous clocks in the population might have been synchronized many months earlier by a sharp onset of spring flooding (see. Jegla and Poulson, 1968, J. Exp. Zool., 168: 213—282).



## THE BASIS FOR SEASONAL GROWTH AND REPRODUCTION IN AQUATIC CAVE ORGANISMS

Thomas L. Poulson and M. Smith

Department of Biology, Yale University  
The Cave Research Foundation

New Haven

There is a seasonal cycle in the aquatic cave habitats of central-eastern United States even though there is no seasonal rainfall cycle. This cave cycle depends on differential runoff of rain. A water balance for the Mammoth Cave Plateau in Kentucky shows the spring peak of runoff (Fig. 1 A), and data taken over 38 years on Green River (U. S. Geological Survey files) show that the spring peak in river discharge coincides with this runoff (Fig. 1 B, peak river discharge). Influx of river water affects both water level and water chemistry in the lower parts of the Mammoth Cave system (Hendrickson, U. S. Geological Survey Professional Paper, Article 308, 1961; and, Kuehne and Barr, personal communication). The area of Mammoth Cave in question is not a typical troglobite habitat. Because of the influence of Green River it shows late summer plankton blooms associated with small floods. This would seem to be advantageous to troglobites but the massive spring floods must offset this food richness since the occurrence of troglobites is sporadic. We have less complete data for smaller and more stable systems which include two biologically important caves in each of four karst areas of east-central United States. These data show the same pattern as that in Mammoth Cave but with lower amplitude (Poulson, American Midland Naturalist, vol. 70, p. 257—290, 1963). The pattern illustrated in Figure 1 B (possible Zeitgebers) is a composite. The basic element of this pattern, spring flooding, is stable from year to year since it holds even in years when summer-fall rainfall exceeds winter-spring rainfall by several-fold (Poulson, op. cit.). The pattern has also been stable over historical time since data on the effect of reforestation on runoff (Tennessee Valley Authority, Report No. 0-5163 A, 1961) suggest that the only difference in the normal seasonal pattern (Fig. 1 A) before land clearing was that there was considerably less sediment carried into caves and that there were no floods other than in late winter or early spring.

Our collected data suggest that reproduction by aquatic troglobites is triggered by spring floods (Fig. 2: for details see Jegla, these Proceedings; and Poulson, unpublished). Reasoning a posteriori from these data we suggest that there are two advantages to using spring floods as a trigger for reproduction in caves. Recently hatched young will have best chance for survival when the change of flooding is least

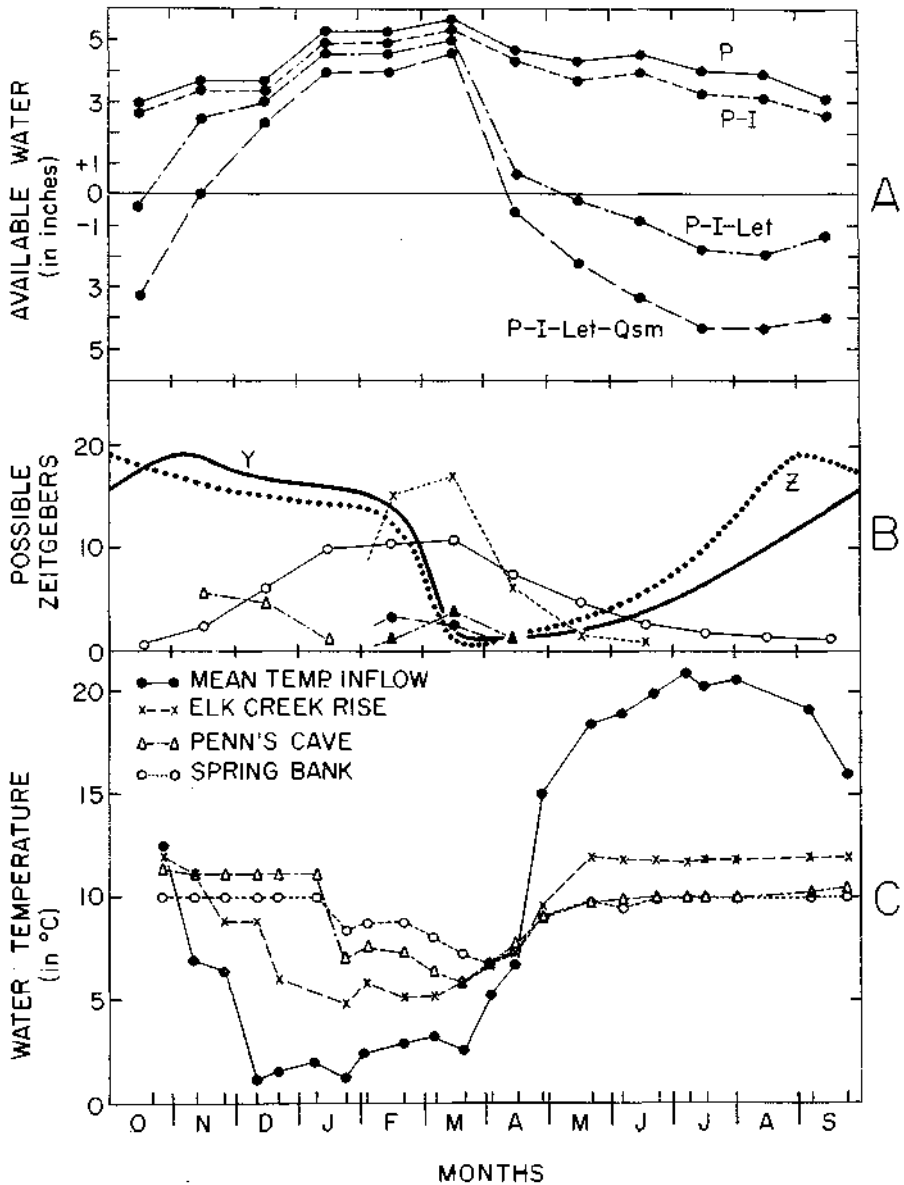


Fig. 1. Physical and chemical correlates of seasonal cycles in cave and epigeal environments of east-central United States.

A. Water balance for Mammoth Cave Plateau showing peak runoff in January through early March. Designations are: »P,« precipitation; »I,« interception; »Let,« evaporation-transpiration; »Qsm,« soil storage; and »P-I-Let-Qsm,« runoff.

B. The seasonal distribution of possible »Zeitgebers« in cave and associated epigeal streams in east-central United States. This composite seasonal pattern is based on data



		MONTH												
EVIDENCE		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
INDIRECT		∇∇∇	○ ∇∇∇ XXXX	○○○ ∇∇ XXX ∇∇∇	○ X ∇∇						+ ∇	+ ∇	●● ∇ ∇ ∇	∇∇ X
DIRECT						□□□	□ □							□
EARLY EGG			○ XXXXX	XXXXX	XXXXX	X	○ ○ ○		○					
LATE EGG- EARLY YOUNG						○ X	X		○ ○	○ ○	□	□ □	○	○
MIDDLE- LATE YOUNG							X		X			○	X	
groups of small FREE-LIVING YOUNG		○	○ ∇∇∇	∇∇ ∇	∇	○	○ ○	○ ○ ○	○ ○	○○○○○	○○○	○○	○○	○

Fig. 2. Evidence for late winter and spring reproduction in aquatic cavernicoles. Designations are as follows: ∇, *Chologaster agassizi*, a troglomorphic amblyopsid fish; ●, *Typhlichthys*, the least cave adapted amblyopsid; X, *Amblyopsis spelaea*, a specialized amblyopsid; +, *A. rosae*, the most cave adapted amblyopsid; ○, *Orconectes pellucidus*, a troglomorphic crayfish; □, *Palaemonetes ganteri*, a troglomorphic atyid shrimp; and ∇, *Niphargus orcinus*, a troglomorphic amphipod. Under "indirect evidence" each symbol for the amphipod represents 10 per cent of the 19 females which laid eggs in the laboratory whereas for the other species each symbol represents 25 per cent of females sampled with mature ovarian eggs. For the direct evidence each symbol represents an individual record. Sources of previously published data used here can be found in *Jegla*, University Microfilms, Ann Arbor, Michigan, No. 64-8397, 1964, or *Poulson*, Chapter 47, *Handbook of Physiology*, Section IV - Environment, American Physiological Society, 1964.

and the food available is greatest, namely after spring floods, in summer and fall. Also, the high energetic cost of reproduction in caves (Poulson, these Proceedings) makes it advantageous to have a period of growth in spring-summer separated from a period of preparation for reproduction in fall-winter. A priori there is yet another advantage to using spring floods as a trigger for reproduction. That is, any anticipatory preparations for reproduction, in a context of small number of females actually reproducing (see Poulson, these Proceedings), will be most advantageous when synchronized. In fact, we have suggested

from the following sources: *Hendrickson, op. cit.*; *Poulson, op. cit.*; *Ginet, Annales Spéologie*, Vol. 15, p. 127-377, 1960; and *Heuts and Leleup, Annales Royale Musée Congo Belge*, Vol. 35, p. 1-71, 1954. Designations are as follows: "Y," line indicating relative changes in pCO<sub>2</sub>, pH, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> with the peak in fall, and pO<sub>2</sub> and current with the peak in spring; "Z," line indicating relative changes in water temperature and dissolved organic matter; ○-○, relative Green River discharge; ● - ●, 11<sup>+</sup> meter river flood crests; △-△, first fall floods in river; ▲-▲, drops in temperature in Mammoth Cave; and X...X, relative discharge into Mammoth Cave other than from Green River. C. Graph showing that temperature of outflowing waters from small cave systems in Brush Valley, Pennsylvania, are less affected by seasonal changes in the inflowing water than are larger systems. Also, the time of year at which temperature drops occur is restricted to the late winter and spring in the small systems.

that the adaptive value for persistence of a biological clock in troglobites may be synchronization of its behavior and physiology with spring floods (Poulson and Jegla, these Proceedings). The individual clocks need not be synchronized to explain the sharp onset of such events as molting of crayfish (Jegla, op. cit.) or annulus formation on fish scales (Poulson, 1963, op. cit.) which occur during the slow progression of physical-chemical changes which follow as cave water level drops after spring floods. Coincident with these changes (Fig. 1 B) there is an increase in interspecific contact and competition for food and it is this change which we suggest that the troglobites measure against the constant time base of their internal clock.

Whatever the details, we are convinced by the weight of diverse evidence that reproduction by aquatic troglobites is triggered by spring floods and that other seasonal events follow from this. For the remainder of our discussion we will explore limitations to the sharpness of both the seasonal cycle of the troglobites and the cycle in the caves.

There is a five-fold increase in proportion of females breeding going down the food web in the series: *Amblyopsis spelaea*, a fish; *Orconectes pellucidus*, a crayfish; and *Niphargus orcinus*, an amphipod (see Fig. 2 and: Ginet, op. cit.; Jegla, op. cit.; and Poulson, 1963, op. cit.). We conclude that this indicates decrease in food limitation. The more discrete reproductive cycle of *A. spelaea* as compared to *O. pellucidus* (Fig. 2) supports our suggestion that it is advantageous for the reproductive season of the most food limited troglobite to be closely synchronized with spring floods so that the small number of ripe individuals will be more likely to encounter one another. Apparently overall food limitation is a more important determinant of seasonal cycle than the availability, to top level predators in the food web, of a succession of smaller species which have different gestation periods and thus different times of maximum abundance after breeding at time of springs floods.

We must emphasize that data do not give best indication of the sharpness of seasonal reproduction unless they are derived from a single habitat in a single year. The minimum requirement is to break down data by stage of development as in Figure 2. To see the possible bias in grouped data compare the data on *Orconectes pellucidus* in Figure 2 with that from a single habitat in Figure 3. The data in Figure 3 show that there were newly hatched young from August through October in 1961 but from June through July in 1963 thus suggesting that spring flooding, and thus egg laying, were at different times in the two years. Also, the unusual length of the reproductive period in 1962 suggests that floods that year started earlier than usual and continued for longer than usual. It is because of these year to year differences that the presence of seasonal cycle is more easily shown by processes which are far enough removed from flood time not to be affected by variations in their timing. The production of mature ovarian eggs in fall and winter (Fig. 2 and Fig. 3) is an example of such a process.

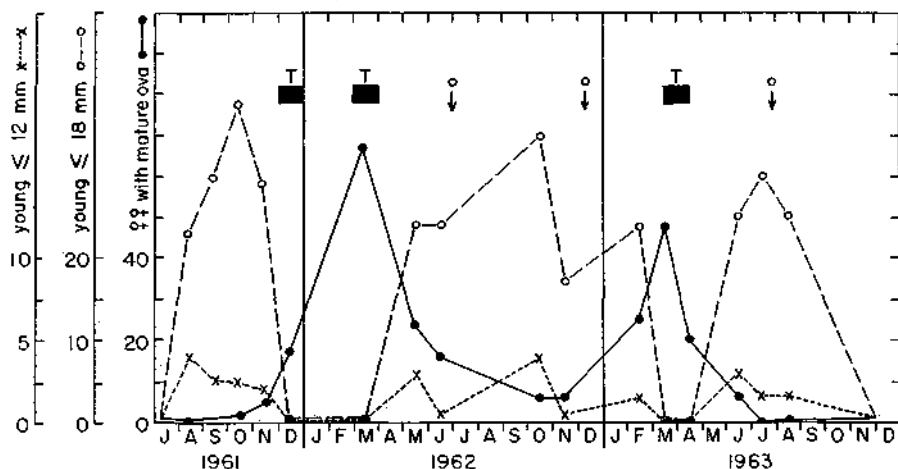


Fig. 3. Aspects of reproduction of *Orconectes pellucidus* in Shiloh Cave Indiana (Jegla, op. cit., and Poulson, unpublished data). This graph shows that in contrast to presence of mature ovarian eggs, actual reproduction reaches peaks at differing times with differing sharpness in different years. Designations are as follows: T, known times of high turbid water in cave;  $\downarrow$ , ovigerous female;  $\bullet$ , per cent of adult females with mature ovarian eggs;  $\circ$ , per cent of total population made up of young  $\leq 18$  mm carapace length; and X, per cent of total population made up of young  $\leq 12$  mm carapace length.

Finally we will consider physical-chemical limitations to the sharpness of onset of spring floods and the amplitude of the overall seasonal cycle in caves. We suggest that caves which are most open to epigeal influence will have the greatest amplitude of seasonal fluctuation but will show the least discrete spring flood period. This idea is supported by the water temperature data collected by White and Stellmack incidental to their studies of carbonate solution in Brush Valley, Pennsylvania (see these Proceedings). A graph of these data (Fig. 1 C) shows that onset of spring floods is sharpest and their amplitude-duration least in the system least open to epigeal influence—Spring Bank. A similar pattern, but on a larger scale, is seen for inputs into the base level of Mammoth Cave (Fig. 1 B). Here the water coming into the cave from the sinkhole plain, vertical shafts, and other non-river inputs shows a more discrete flood peak than that due to Green River discharge, and the large 11' meter floods of Green River are the only ones which lower the water temperature in the cave.

Our present studies are aimed at further testing of the hypotheses presented in this paper. We are paying particular attention to following biological cycles as function of degree of food restriction of the species and openness of the cave system.



## SENSORY SPECIALIZATION AND ALLOMETRIC GROWTH IN CAVERNICOLOUS CRAYFISHES

Martha Riser Cooper

Department of Biology, Yale University

New Haven

It is commonly stated that cavernicolous crayfish have longer, more sensitive tactile and chemical receptor structures than do epigean crayfish. These statements are based on reports of longer, thinner bodies and legs, longer antennae, and longer, more numerous sensory setae for the cavernicoles. Except for weight per unit length, however, only rough quantitative data have been given to support these statements. In general the described increases in length of body and appendages have been interpreted as »functional hypertrophy« of chemical and tactile sensitivity in compensation for the absence of visual functions in caves.

It is the purpose of my study to determine how consistently such characters as lengthening of appendages and increased development of sense organs are found among some twenty species and subspecies of cavernicolous Cambarinae when compared with their closest epigean relatives, and in addition to determine what actual differences in sensory capacities may exist. In this paper data are given for two species groups of troglobites and for epigean species closely related to each group.

The widespread *Orconectes pellucidus* complex is represented by data for populations of *O. p. inermis* and *O. p. australis*, and is compared with the epigean *O. limosus*, which is probably as closely related to the troglobitic group as any species (Hobbs, Journal of Washington Academy of Sciences, Vol. 38, p. 14—21, 1948). The *Procambarus lucifugus* subgroup is represented by a population of *P. l. alachua*, and is compared with one of *P. seminolae*, an epigean relative inhabiting surface streams in the same area of Florida (Hobbs, Journal of Florida Academy of Sciences, Vol. 21, p. 71—91, 1958). Data are presented for single populations in each case because different populations are found to reach sexual maturity at different characteristic sizes; however all populations of the cave species examined showed the same contrasts with the epigean forms as do the populations described here.

The third pereiopod is the longest of the four small walking legs in all populations here compared. Merus length is taken as an index to length of the whole pereiopod since it has been shown to be the center of allometric growth gradients in crustacean appendages (Huxley, American Naturalist, Vol. 65, p. 289—315, 1931). Figure 1 (A, B) indicates the relative lengths of chelae and third pereiopods in the troglobitic and epigean species. Not only do the troglobites exhibit greater relative length

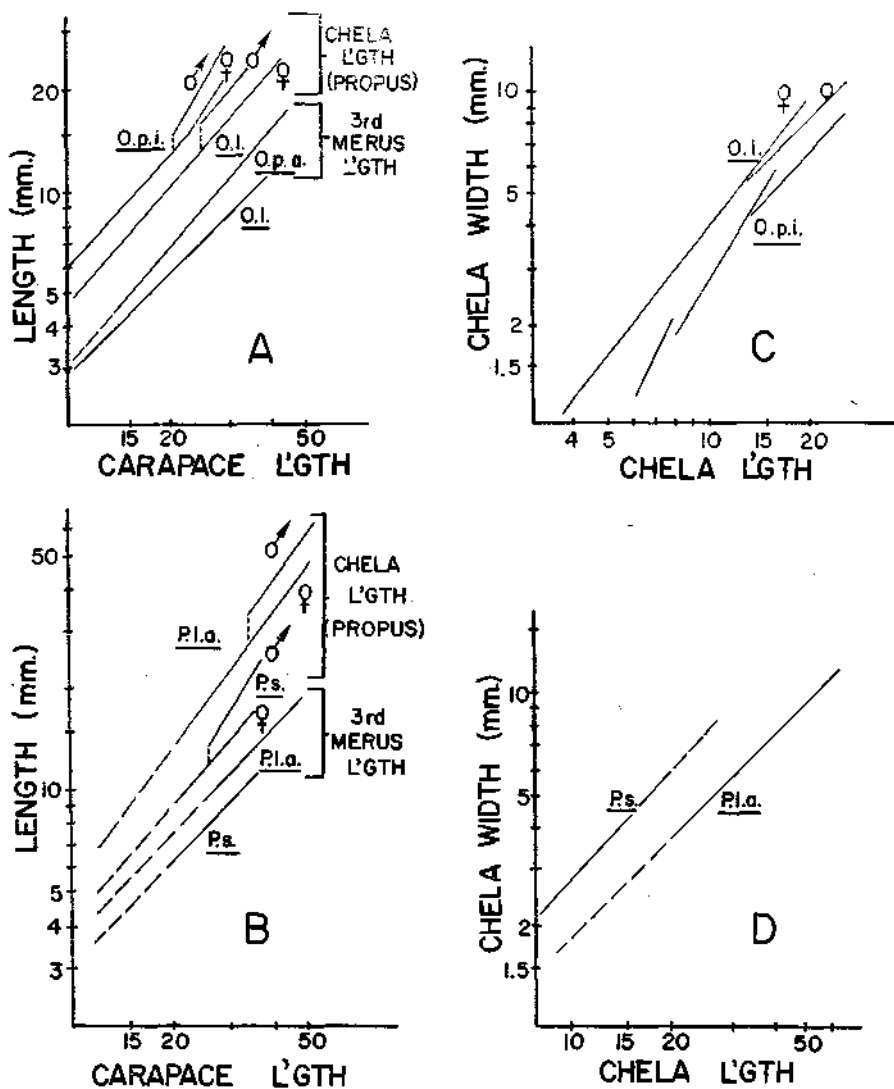


Fig. 1. Allometric growth plots show that troglolithic species of *Orconectes* and *Procambarus* have longer, thinner chelae and other perleopods than do their closest epigeic relatives. Designations are: O.p.i., *Orconectes pellucidus inermis*, Shiloh Cave, Indiana; O.p.a., *Orconectes pellucidus australis*, Shelta Cave Alabama; O.l., *Orconectes limosus*; P.l.a., *Procambarus lucifugus alachua*, Hog Sink, Florida; P.s., *Procambarus semiotolae*. Sample sizes include 30 or more from each population, except in the case of P.l.a., where only 12 individuals are included, distributed over the size range indicated. No overlap in points was seen between different species except in the case of merus length in very small (under 15 mm carapace length) O.p.a. and O.l.

A and B: chela length relative to carapace length (upper curves) and merus length of third perleopod relative to carapace length (lower curves).

C and D: chela width relative to its length.

of chelae than do the epigean forms, but mature *Orconectes* show an increased rate of elongation as well. (All four species show at the point of sexual maturity a dimorphism in which the male has longer chelae than does the female.) Although length of the third pereopod in young *O. p. australis* shows some overlap with that of *O. limosus*, it increases at a markedly greater rate relative to carapace length than in the epigean species; it thus is considerably longer in adult animals. This may support the possibility suggested by Poulson (Chapter 47, Handbook of Physiology, Section IV — Environment, American Physiological Society, 1964) that lengthening of some appendages may result from the demonstrated lower absolute growth and metabolic rates of the cave forms, rather than from genetic traits which have been selected for in themselves. In addition to longer walking legs and chelae the cavernicoles have relatively narrower chelae, as illustrated in Figure 1 (C, D). Similar plots, not included here, show that other appendages are longer and bodies are narrower in the troglobites than in their epigean relatives.

Antennae and antennules in crayfishes bear numerous sensory setae. The long second antenna and the internal flagellum of the shorter antennule bear tactile hairs, whereas the external antennular flagellum bears both tactile hairs and, on its distal half, a series of rod-like chemoreceptors (asthetascs). Packard in 1888 (Memoirs of National Academy of Sciences, Vol. 4, p. 1-156) summarized all information then available regarding antennae and antennules of cavernicolous crayfishes, concluding that the second antennae are not longer in the troglobitic *O. p. pellucidus* and *Cambarus hamulatus* than in »some species« of epigean *Cambarinae*. Regarding antennules and asthetascs the consensus was that the number of segments may vary but that the asthetascs are longer in troglobitic species than in epigean forms. Despite frequent mention of longer antennae as a characteristic of cavernicolous crayfishes, there have been no further quantitative comparisons since Packard's summary, until the present studies. The data presented by Packard suffer from the fact that size of the animal is never specified, a factor essential when comparing species since both number of segments and length of antennae and antennules increase during ontogeny. Furthermore Packard's analysis of antennae did not compare the cavernicolous species with epigean relatives but rather with unrelated species. Table 1 provides comparisons of antennae and antennules of matched pairs of troglobitic and epigean species of *Procambarus* and *Orconectes* (see above). Differences between members of these pairs hold throughout the size ranges examined. It is apparent that the second antennae of the cavernicoles extend much farther from the body than do those of the epigean forms. However the whole antennules of the troglobites are no longer than for the epigean species; rather the sensitive flagella are relatively longer in the troglobites because the basal segments are shorter (5.42 mm in *P. l. a.* and 7.17 mm in *P. s.*). If this represents sensory increment it should naturally result in a greater total number of receptors present, whereas if allo-

metric effects alone are involved there might be longer segments in the flagella without necessary increment in numbers of receptors. It is seen however that in the external flagellum the troglobites have a greater number of segments, greater number of aesthetasc-bearing segments, and, as earlier studies claimed (Packard, *op. cit.*), a strikingly greater length of the chemoreceptive aesthetascs. Electrophysiological studies are being undertaken to determine whether the greater size of these aesthetascs actually represents greater functional sensitivity. Unlike the external flagellum, the structures bearing solely mechanoreceptors (i. e., internal flagellum and second antenna) are considerably longer in the troglobites than in the epigean species.

**Table 1:** Comparison of antennae and antennules in individuals of similar sizes illustrates the marked increase in length of tactile structures and of single chemoreceptor rods borne on antennules of troglobitic *Orconectes* and *Procambarus* as compared with their epigean relatives. All length measurements are in mm.

Carapace length and Sex	Length of second Antenna	Length antennular Flagella		Length Flagellum of Antennule			
		internal	external	total bearing aesthetascs	no. per segment	Max. aesthetascs length	
<i>P. seminolae</i>							
♂ 26.1	85.5	10.85	10.42	39	22	5	0.10
<i>P. l.alachua</i>							
♂ 25.5	81+	16.33	13.0	50	29	5	0.18
<i>O. limosus</i>							
♀ 30.5	42	9.0	10.5	31	18	7	0.12
<i>O. p. australis</i>							
♀ 30.45	86	12.17	11.42	36	22	7	0.18

The preceding analysis has verified the fact that the troglobitic species here considered have consistently longer appendages and antennae than do their epigean relatives, but analysis of differences in sensory capacity is just beginning. Table 2 compares times for detecting, actively seeking, and locating food stimuli in individuals of troglobitic and epigean *Orconectes*. When reactions to glycine alone are compared with reactions to a moving, injured worm, it is seen that the *O. limosus* showed initial reaction to both stimuli in approximately the same time, but hesitated longer before actively seeking the worm than it did for glycine alone. *O. p. inermis* detected the moving worm much more quickly than it did the glycine, indicating a mechanoreceptor component in initial detection. (Restlessness of the troglobite unfortunately prevented accurate determination of its initial detection times for the purely chemical stimuli; experiments in progress with additional individuals of these and other species should help determine whether or not longer aesthetascs permit faster detection.) Although *O. limosus* apparently detected the chemical alone in considerably shorter time than did the cavernicole, and thus located it in shorter time after introduction, it should be noted that once



the troglobite started seeking the chemical it located the source in much less time than did *O. limosus* (mean of 23 sec. for *O. p. i.*, and 125 sec. for *O. l.*). For the combined chemical and mechanical stimulus given by the worm, the quickened initial reaction of the cave species was twice as fast as that of the epigean form. As was true for the glycine, time spent in seeking the worm until its capture was shorter in the troglobite, which required a *maximum* of 45 seconds, as compared with a *minimum* time of 55 and a mean of 97 seconds for *O. limosus*.

**Table 2:** Comparison of feeding reactions by a single *O. p. inermis* and a single *O. limosus*, showing greater precision of locating food in the troglobite. Both animals are females of 26.5 mm carapace length and were tested in round bowls 20 cm in diameter, containing one liter of water. Chemical stimuli were introduced below the water surface through a pipette fixed in the center of the bowls, thus avoiding mechanical disturbance of the water. To adjust for a threefold difference in metabolic rate of *O. p. inermis* as compared with an epigean form (Jegla, University Microfilms, Ann Arbor, Michigan, No. 64-8397, 1964), the troglobite was starved three times as long as the *O. limosus* before testing. Eyes of the epigean species were painted with enamel. Reaction times are given in seconds.

Trial	5 drops 0.25 M Glycine			Moving, Injured <i>Enchytraeus</i> worm		
	React	Seek	»Capture«	React	Seek	»Capture«
<i>O. limosus</i>						
1	130	295	395	60	240	328
2	20	360	630	45	540	660
3	15	60	65	60	340	465
4				60	380	435
Mean	55	205	363	53	375	472
<i>O. p. inermis</i>						
1	?	350	380	27	190	235
2	?	285	295	?	325	343
3	235	855	885	20	115	150
4				?	?	225
Mean	—	497	520	24	210	238

Behavioral observations suggest that actual use of structures during foodfinding may be correlated with their relative lengths. Once the presence of a chemical has been sensed (presumably by the aesthetascs), one of several reactions is the movement of the second antennae in slow stages through an arc on each side of the animal. If an antenna touches a moving worm, capture is instantaneous; if the worm remains 1–2 cm. beyond the tip, the crayfish »freezes« for some seconds with the antenna pointing directly toward the worm, then turns immediately in that direction and capture follows quickly. If the worm is farther from the tip of the antenna several successive advances and sweeps of antennae are generally required to permit more accurate localization. Since the antennae bear only mechanoreceptors it is apparent that they cannot be responsible for detecting chemical stimuli. Instead, after a small arc has been investigated, the antenna is pulled through the maxillipeds, which bear contact chemoreceptors. If the antenna had extended into a region of chemical concentration, the animal generally orients in that direction.

Thus longer antennae are a definite advantage in localizing the sources of chemical as well as mechanical stimuli.

Some general conclusions may be indicated by the data presented here. Since most epigeal crayfishes are nocturnal in their foraging, it is unlikely that vision is important in finding food. Thus if cavernicoles exhibit superior ability to locate food, the selection factor is more likely the scarcity of food in caves than the absence of visual function. The eyes of epigeal crayfishes are probably used largely in detecting predators — which are not a problem in most caves — and in social interactions, which may be maintained visually or by antennae alone (B o v b j e r g , *Physiological Zoology*, Vol. 29, p. 127—136, 1956). Cavernicoles too could presumably maintain social relations using antennae alone, and here the increased length might actually represent some compensation for visual loss. Eyes of epigeal crayfishes may also function in spatial orientation, which again could be accomplished by longer antennae in cavernicolous forms. The experiments reported here do not show that lengthening of chelae and other legs of the troglobites is of any obvious advantage in locating food, although if the animal is very close to a food substance the contact chemoreceptors on the second and third pereopods would presumably be more likely to contact it if these legs are long. The sensory advantage afforded would appear to be slight, however.

Thus from data available at present it appears to me that lengthenings of body and of legs in cavernicoles reflect allometric affects more than sensory specialization, but that increases in chemoreceptor development reflect selection based on food scarcity in caves, whereas longer antennae reflect selection based both on scarcity of food and on the absence of vision.

## DIE BLINDEN TRECHINAE ÖSTERREICHS

Manfred E. Schmid

Wien

Die Blindkäferfauna Österreichs in seinen heutigen Grenzen ist, verglichen mit der anderer Länder, sehr arm. Von den Carabiden der Unterfamilie *Trechinae* sind bis jetzt 9 Arten und Unterarten bekannt, von denen einzelne zu den grössten Seltenheiten zählen. Allerdings werden höchstwahrscheinlich einzelne Arten, die aus angrenzendem Gebiet bekannt gemacht worden sind, auch noch bei uns nachzuweisen sein — als Beispiel soll hier lediglich eine Art angeführt werden, und zwar der aus den jugoslawischen Karawanken (aus einem Stollen unterhalb der Valvasorhütte am Stol) beschriebene *Anophthalmus ajdovskanus pretneri* Müll. Ausserdem ist, wie gerade die jüngste Vergangenheit gezeigt hat, auch immer wieder mit Neuentdeckungen zu rechnen.

Die meisten blinden *Trechinae* weist das Bundesland Kärnten auf, nämlich 2 Gattungen (*Anophthalmus* Sturm und *Orotrechus* Müller) mit 6 Arten und Unterarten.

Am längsten bekannt ist *Anophthalmus bernhaueri* Ganglb., der 1895 beschrieben wurde (Lit. 1). Es handelt sich um eine terrikole Art mit schon etwas verlängerten Fühlern und Beinen, die sowohl aus dem hochalpinen Bereich des Obir (Type unter Steinen am Rand eines Schneefeldes, 2100 m) als auch aus der Waldregion des Jovanberges (aus ca. 1600 m) bekannt ist. Andere Fundstellen liegen in der Bleigrube Seealpe; der tiefstgelegene Fundpunkt ist ein Stollen im Bergrücken W Eisenkappel mit ca. 600 m Seehöhe. Zwischen den Formen des Hochgebirges und denen der Waldregion wird vielleicht eine subspezifische Trennung möglich sein, doch konnte dies mangels einer genügend grossen Zahl von Exemplaren noch nicht untersucht werden. Das Tier findet sich meist unter tief im Boden eingebetteten Steinen, seltener in aufgelassenen Bergwerksstollen — dann aber immer im Eingangsbereich.

Im Jahre 1904 wurde dann, erstmals aus einer Höhle, die zweite Art beschrieben: *Anophthalmus mariae* Schatzm. Die Type stammt aus dem Eggerloch bei Warmbad Villach (Lit. 9). Diese Art steht den Arten *A. hirtus* Sturm und *A. ajdovskanus* Ganglb. nahe. *A. mariae* Schatzm. wird auch aus einem Stollen am Hochstuhl (Stol) angegeben. Diese Bestimmung erschien mir immer sehr zweifelhaft, doch verdanke ich Herrn E. Pretner die Mitteilung, dass das Exemplar sowohl ektokeletal als auch im Bau des Aedeagus mit den Exemplaren aus dem Eggerloch völlig übereinstimmt. *A. mariae* Schatzm. konnte 1963 auch in den Villacher (= Möltschacher) Naturschächten nachgewiesen werden (Lit. 10). Die Larve wurde 1938 von Strouhal beschrieben (Lit. 13).

1911 beschrieb dann wieder Ganglbauer die dritte Kärntner Anophthalmus-Art, *Anophthalmus gobanzi* Ganglb. (Lit. 2). Die Type stammt aus einer kleinen, an einem Bachufer am N Hang des Paulitschsteines in ca. 1400 m Seehöhe gelegenen Höhle. Nur in dieser Höhle und am Ufer des Baches unter Steinen konnte die typische Form bis jetzt gefunden werden. Es handelt sich bei dieser Art wieder um einen typischen »Stein-Anophthalmus«, mit noch kürzeren Beinen und Fühlern als *A. bernhaueri* Ganglb.

Jeannele beschrieb dann 1926 vom Jovanberg (Obirmassiv) aus der Waldregion (ca. 1300 m) eine ebenfalls unter Steinen lebende Rasse, *Anophthalmus gobanzi obirensis* Jeannel. (Lit. 3).

K. Mandl, unser derzeit wohl bester Kenner der Kärntner Blindkäferfauna, beschrieb 1940 eine neue Rasse des *A. ajdovskanus* Ganglb., den *Anophthalmus ajdovskanus fodinae* Mandl (Lit. 4). Die Type stammt aus einem Stollen am Hochobir in ca. 2000 m Seehöhe. Charakteristisch für diese Rasse ist ein auffälliger Sexualdimorphismus; auch sind die ♀♀ etwa 5 mal häufiger zu finden als die ♂♂. *A. ajdovskanus fodinae* Mandl ist auch von der Bleigrube Seealpe (ca 1800 m) bekannt und konnte erst kürzlich in den Obir-Tropfsteinhöhlen (Wilhelmsgrötte = Lange Grotte, 2. 8. 65, ca. 1100 m) nachgewiesen werden. Seine Vertikalverbreitung liegt nach allen bisher gemachten Funden zwischen etwa 1100 — 2100 m Seehöhe.

In der gleichen Arbeit (Lit. 4) beschrieb Mandl auch den wohl interessantesten der Kärntner blinden Trechen, den *Orotrechus carinthiacus* Mandl. Die Type, ein ♀, stammt ebenfalls aus einem Stollen am Hochobir (ca. 2000 m). Die Art ist die nördlichste der Gattung und auch eine der grössten Arten. Sie steht *O. messai* Müll. und *O. stephani* Müll. sehr nahe.

Das ♂ von *Orotrechus carinthiacus* Mandl (bei der Originalbeschreibung lagen nur 2 ♀♀ vor) beschrieb Meschnigg 1943 (Lit. 8). In dieser Arbeit findet sich auch eine Abbildung des ♂, die, soweit sie den Körper betrifft, gut ist — die Beine jedoch sind, wie schon Mandl (Lit. 5) betonte, völlig falsch dargestellt. Durch die Funde Mandl's und Meschnigg's ergibt sich eine Vertikalverbreitung der Art von ca. 1400 — 2000 m Seehöhe.

Ausserdem sind aus Kärnten noch einige Larven bekannt, die vielleicht auch der Gattung *Anophthalmus* Sturm angehören, und zwar aus einem Stollen unterhalb des Kolschahauses auf der Petzen (Lit. 6). Die dazugehörigen Käfer sind bis jetzt noch nicht bekannt geworden.

Aus den übrigen Bundesländern Österreichs sind nur 3 Arten blinder Trechinae bekannt geworden (u. zw. je 1 Art aus Oberösterreich, Niederösterreich und der Steiermark), die alle einer Gattung (*Arctaphaenops* Meixner, gen. dist.!) angehören.

Vom tiergeographischen Standpunkt sehr bedeutsam war die Entdeckung des 1925 beschriebenen *Arctaphaenops angulipennis* Meixn. (Lit. 7) im Dachsteinmassiv, O. Ö. — des ersten Höhlenkäfers weit

nördlich der Drau. Die Type, ein ♂, stammt aus der Koppenbrüllerhöhle (ca. 600 m) bei Obertraun; später wurde die Art auch dem eisfreien Teil der Dachstein-Rieseneishöhle und aus der Dachstein-Mammuthöhle (+ Ödlhöhle) in ca. 1400 m Seehöhe nachgewiesen. Bekannt sind ♂, ♀ und Larve. Das ♀ ist noch nicht publiziert; die Larve beschrieb Strouhal 1950 (Lit. 14).

Einige Jahre später, 1933, beschrieb A. Winkler eine zweite Art dieser hochinteressanten Gattung, nämlich *Arctaphaenops styriacus* Winkl. (Lit. 17; ♂, ♀) aus der Bärenhöhle im Lugauer (ca. 1400 m), Eisenerzer Alpen, Stmk. Damit fand die Vermutung Meixner's (Lit. 7), dass auch noch in den nördlichen Kalkalpen mit der Entdeckung weiterer Höhlenkäfer zu rechnen sei, eine glänzende Bestätigung. Die spezifische Trennung von *A. angulipennis* Meixn. und *A. styriacus* Winkl., die immer wieder in Frage gestellt wurde, ist, wie ich mich vor kurzem selbst überzeugen konnte, sehr wohl berechtigt und nicht etwa nur auf Grund in der Variationsbreite liegender Merkmale erfolgt.

Im Jahre 1964 glückte dann der Fund einer dritten *Arctaphaenops*-Art in den nördlichen Kalkalpen, des *Arctaphaenops ilmingi* M. Schmid (Lit. 11; 12), wodurch die Vermutung Meixner's neuerlich bestätigt wurde. Das einzige bis jetzt bekannte Exemplar dieser dem *A. styriacus* Winkl. nahestehenden Art, ein ♂, stammt aus der (erst 1962 entdeckten) Lechnerweidhöhle am Dürrenstein, N. Ö., aus etwa 1350 m Seehöhe. Es ist dies der nördlichste Fundpunkt der Gattung und der nördlichste eines Höhlenkäfers in Österreich überhaupt.

Die Arten der Gattung *Arctaphaenops* Meixn. sind sicherlich in den feinen Spalt- und Kluftsystemen der einzelnen Kalkstöcke weit verbreitet. Nur durch diese Lebensweise erklärt sich ihre »grosse Seltenheit« und so werden uns auch weiterhin wahrscheinlich bloss Zufallsfunde beschieden sein.

Diskussion: J. Vornatscher.

#### Nachtrag

Erst lange nach Abschluss des vorliegenden Manuskriptes, 1966, konnte ein weiterer *Arctaphaenops* in den nördlichen Kalkalpen nachgewiesen werden: *Arctaphaenops hartmannorum* M. Schmid (Lit. 12a). Auch diese Art ist nur in einem einzigen Exemplar bekannt. Das Tier, ein ♀, stammt aus dem Hochkarschacht (Hochkar), u. zw. aus etwa 1555 m Seehöhe.

Durch diesen Nachweis hat sich somit die Zahl der aus Niederösterreich bekannten blinden Trechinae auf 2, die Gesamtzahl der aus Österreich bekannten Arten und Unterarten auf 10 erhöht.

## Literatur

1. Ganglbauer L., 1895: Zwei neue Anophthalmen. — Wiener Ent. Ztg., Wien, 14; 261—263.
2. Ganglbauer L., 1911: Neue Carabiden der Ostalpen. — Wiener Ent. Ztg., Wien, 30: 237—245.
3. Jeannel R., 1926: Le genre *Anophthalmus* Sturm (Note préliminaire). — Bull. Soc. Sci., Cluj, 3: 29—64.
4. Mandl K., 1940: Die Blindkäferfauna der Karawanken. — Kol. Rdsch., Wien, 26: 25—36.
5. Mandl K., 1944: Die Blindkäferfauna der Karawanken. II. Teil. — Kol. Rdsch., Wien, 29: 103—108.
6. Mandl K., 1957: Die Blindkäferfauna der Karawanken. III. Teil. — Ent. Nachr.-Bl. Österr. u. Schweizer. Ent., Wien, 9: 3—10.
7. Meixner J., 1925: *Trechus* (*Arctaphaenops* nov. subgen.) *angulipennis* n. sp., ein Höhlenlaufkäfer aus dem Dachsteinmassiv. — Kol. Rdsch., Wien, 11: 130—136.
8. Meschnigg J., 1943: *Orotrechus carinthiacus* K. Mandl ♂ vom Obir. — Mitt. Münchn. Ent. Ges., München, 33: 56—58.
9. Schatzmyr A., 1904: Drei neue Arten der Kärntner Koleopteren-Fauna. — Münchn. Kol. Z., 2: 210—214.
10. Schmid M. E., 1964: *Anophthalmus mariae* Schatzm. — neu für die Villacher Naturschächte. — Die Höhle, Wien, 15: 39—41.
11. Schmid M. E., 1964a: Der erste Höhlenlaufkäfer aus Niederösterreich (Vorläufige Mitteilung). — Die Höhle, Wien, 15: 76.
12. Schmid M. E., 1965: *Arctaphaenops ilmingi* n. sp. Der erste Höhlenlaufkäfer aus Niederösterreich (Col., Trechinae). — Die Höhle, Wien, 16: 43—46.
- 12a. Schmid M. E., 1966: *Arctaphaenops hartmannorum* n. sp. Der zweite Fund eines Höhlenkäfers in Niederösterreich (Col., Trechinae). — Die Höhle, Wien, 17: 63—66.
13. Strouhal H., 1938: Die Larve des *Anophthalmus mariae* Schatzm. — Mitt. Höhlen. Karstforsch. s'Gravenhage, 1938: 105—110.
14. Strouhal H., 1950: Die Larve des *Trichaphaenops* (*Arctaphaenops*) *angulipennis* Meixn. (Coleoptera, Carabidae). — Ann. Naturhist. Mus., Wien, 57: 305—313.
15. Strouhal H., 1964: Die Tierwelt der Höhlen Österreichs. — Dritter Int. Kongr. Spel., Wien, 3: 103—107.
16. Winkler A., 1923: Die spezifische Umgrenzung einiger *Anophthalmus* STRM. s. str. aus den Ostalpen. — Kol. Rdsch., Wien, 10: 160—162.
17. Winkler A., 1933: Eine zweite Höhlenlaufkäferart aus den Nordalpen: *Arctaphaenops styriacus* sp. n. — Kol. Rdsch., Wien, 19: 237—240.

## THE RECENT FAUNA OF THE POLISH CAVES

Andrzej Skalski

Muzeum

Barbara Skalska

Institut Gospodarski Komunalnej w Warszawie  
Ośrodek Doświadczalny

Częstochow

### The Recent Fauna of the Polish Caves

Résumé: Cet article présente l'état actuel des recherches sur la faune souterraine de la Pologne.

#### Foreword

This paper intends to give the outline of the synthetical review of researches of the subterranean fauna of Poland. Now we listed troglotic species only. The list of all species found in caves will be detail in the »Catalogue of vthe Cave Fauna of Poland«, in preparation at present.

#### Caves

The distribution of the caves in Poland is shown in fig. 1 — it generally corresponds to the location of calcareous territories. Only few be met in other kinds of rocks, such as sandstones (Beskid Mts). Kowalski (1951—1954) was the first to make a full inventory of all known caves (658). Further explorations lead very intensively — have greatly increased the number of known caves, in particular in the Tatra Mts. By now about 1000 caves have been investigated in Poland.

#### A. Terrestrial biotope

1. **Microclimate.** Starzecki (1959) has been the only one, till now, to work out in detail the microclimate of 3 types of caves in the southern part of the Krakowsko-Częstochowska Upland. Others authors give incomplete and occasionally gathered data concerning microclimate (in particular temperature); Kowalski (1951—1954) — some caves of Poland, Demel (1918), Ciętak (1935), Szymczakowski (1957), Goliarzowski and co-workers (1960) — caves of the Krakowako-Częstochowska Upland, Żmuda (1915, 1916), Kowalski (1955), A. W. Chodorowski (1959), Pulina (1959) — caves of the Tatra Mts., Pax and co-workers (see literature) — caves of the Sudety Mts.

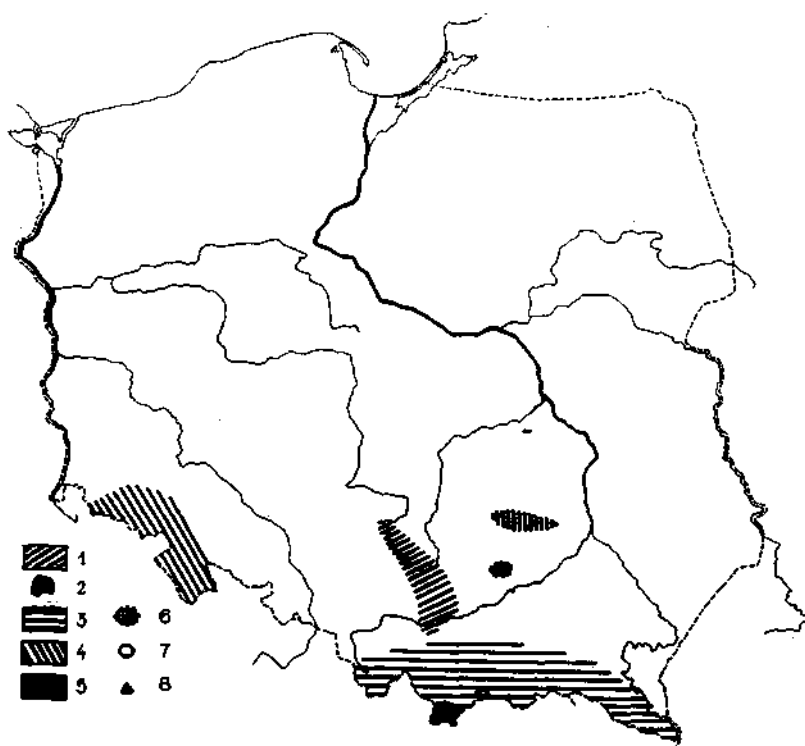


Fig. 1. Distribution of the caves in Poland (cave regions).

- |   |                              |
|---|------------------------------|
| 1. Krakowsko-Częstochowska Upland       | 5. Świętokrzyskie Mts.       |
| 2. Tatra Mts.                           | 6. Niecka Nidy               |
| 3. Beskid Mts. and Carpathian Highlands | 7. Pienniny                  |
| 4. Sudety Mts.                          | 8. Caves in environs of Puck |

The temperature of the Polish caves are shown in fig. 2. In the average the highest temperature have been found in the caves in August (Krakowsko-Częstochowska Upland) and in September (Tatra Mts.) and the lowest — respectively in February and April.

Humidity in the deep parts of the caves it is high 98—100% (relative humidity). Starzecki found slight differences of humidity corresponding to termal changes in the masses of air but independent of the supply of water on the exterior (rain or dry weather).

2. **Fauna.** The fauna of the Polish caves has been known very insufficiently to this moment. The knowledge obtained appears to be very unequal in what concerns different regions as well as different classes of the animals. The caves of the Sudety Mts. have been most thoroughly known in the faunistical aspect (Pax and many co-workers: Maschke, Sokołowski, Stach, Stammer, Willmann) and then ac-



cording to the Tatra Mts.<sup>1</sup> (Kowalski 1955, A. W. Chodorowski 1958, 1960, Doroszewski 1960) and the Krakowsko-Częstochowska Upland (Demel 1918, Szymczakowski 1957, 1959). The fauna of the caves of the northern part of the Krakowsko-Częstochowska Upland is being studied (A. Skalski).<sup>2</sup> In the caves of the Świętokrzyskie Mts. only *Araneae* have been thoroughly known till now (Sannocka-Wołoszyn 1964) and bats. *Chiroptera* are best known from among all animals living in the caves (new researches of prof. Kowalski and completed by mgr. Wołoszyn) and *Collembola* (research by prof. Stach). On the other hand *Acarina* have scarcely been studied though they are as dominant next to *Collembola* in the caves of Poland. From among invertebrates only *Arthropoda* (especially Insects) have been better known. It is also to be remembered that a part of the above mentioned studies have been performed more than 30 years ago, therefore some of their results can be considered as rather doubtful particularly in their systematic and taxonomic part.

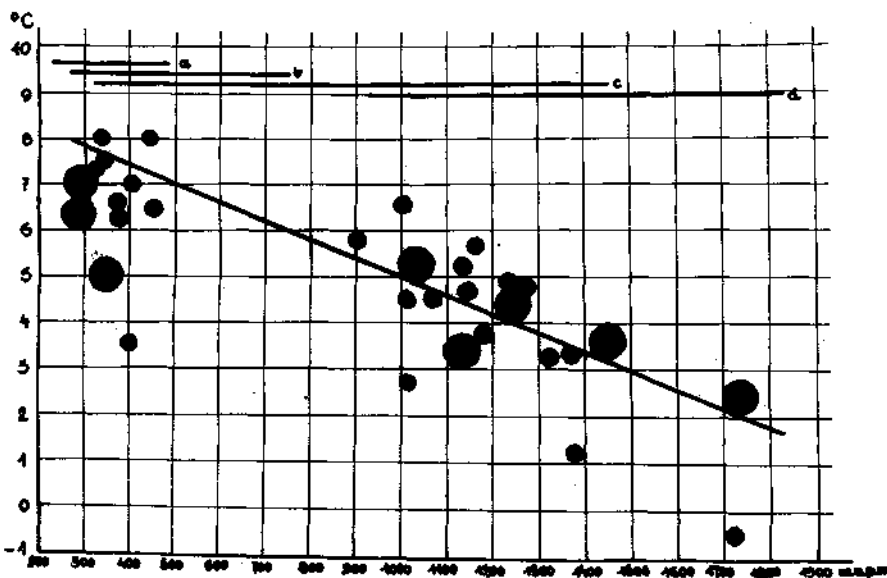


Fig. 2. Relation of the temperature in Polish caves to their situation above sea level. Caves in which whole year measurements were carried out are marked by large dots (Tatra Mts. and Krakowsko-Częstochowska Upland), and single measurements by small dots. After Kowalski (1955), a little completed.

a — Krakowsko-Częstochowska Upland  
b — Sudety Mts.

c — Beskid Mts. and Carpathian Highlands  
d — Tatra Mts.

<sup>1</sup> The first data about insects to be net in Polish caves gave Dziędziejewicz (1895) from the Tatra Mts.

<sup>2</sup> The materials of these investigations are collected in the Museum in Częstochowa.

The fauna of the Polish caves is very poor in troglobies. Two causes are considered responsible for this state of thing — a lack of conditions for the development of the subterranean fauna in Tertiary (damp tropical climate) and also destructive effects of the glacial epoch. In the Sudety Mts., where the glacial epoch has been less accentuated 12 troglotrophic species are living (9 tertiary or warm interglacial climate relicts) while on the rest of the territory there are 7 of them (3 tertiary relicts). It is probable that also a great part of the Krakowsko-Częstochowska Upland had been free of ice (1 tertiary relict). A wider distribution of the *Niphargus* species, perhaps, can be explained by their later spreading in postglacial period. This is possible that specimens of *Niphargus* can be transferred by rivers at all territory of Poland. Besides the tertiary relicts some other species have survived in the Polish caves which were inhabited territory of Poland in different phases of Pleistocene — cave-boreal disjunction (Szymczakowski 1957) — being now glacial, interglacial and postglacial relicts. In consequence of the climatic changes their distribution were limited to the caves and in effect conducted to an evolution to the typical troglobies. For instance the glacial relict *Onychiurus schoetti* (Lie Peters.) — which terrestrial and caverniculous population were separated in the postglacial period — is now a trogloby »in statu nascendi« living in Poland in the one cave. This species was found in free nature in Norway (Stach 1947). A similar situation in the course of the Mindel-Riss interglacial has led to the development of the cave subspecies of beetle *Catops tristis infernus* Szymcz., from the typical form *Catops tristis tristis* (Panz.), which is known today in all over the Polish territory. The population of the typical form was isolated by the geographical factors (because the climate becomes warmer) and has survived in the caves, adapted to the biotope, so that it has kept its individuality when the typical form came back to the Polish territory (Szymczakowski 1957). The subterranean biotope (widely taken) of Poland is inhabiting by troglonexes and trogliphiles species which are decidedly the most numerous (about 350 species but 17 troglobies only). Therefore this is a very young fauna in the historical aspect. In the opinion of other authors, some groups (e. g. *Acarina*, *Pseudoscorpionidea* or *Collembola*) show traces of adaptation to the biotope. The adaptation of some species is definite — *Onychiurus armatus* (Tullb.) living in caves the most numerous as the typical form and also as cave (adapted) variety *multituberculatus* Stach, 1934 (Tatra Mts.). The postglacial changes in the cave fauna (caused by changes of climate) have been observed on the subfossile bats (Wołoszyn 1951, 1964).

#### B. Cave and subterranean waters

Bigger water reservoirs are only met in the caves of the Tatra Mts. Smaller ones may be found in the caves of the Beskid Mts., Sudety Mts. and Niecka Nidy. The water reservoirs of the caves are mostly supplied by waters of endogenic origin and in a much smaller by autochthonic waters.

1. **Habitat.** The temperature of water of the deep parts of caves is very near of that of the cave itself. Yearly oscillations of the temperature of the water reservoirs are about 1° C. The difference between temperature of the air and that of the water amounts to about 2° C in summer and about 0,2° C in winter. The cave waters have been investigated in physico-chemical aspect in the Tatra Mts. by Chodorowski i Micherdziński for some years in time study of fauna. Analogical data from the Sudety Mts. are incomplete. General hardness amounts to about 50 mg/l CaO, pH about 7,8. The cave waters of the Tatra Mts. have concentration of nitrates much more higher (about 1 mg/l) than in other water of the Tatra Mts. The concentration of iron is also higher (about 100 times more), this of phosphorates (about 8 time more) and NH<sub>3</sub> also. The concentration of chlorides is lower.

2. **Fauna.** The subterranean waters seem to be a more uniform biotope than the terrestrial habitat of the subterranean biotope. The cave waters are transitory between surface waters and proper ground water. The surface species have a majority in the cave water of Poland. The water troglobies (list of species see part II) are met in subterranean water also outside caves (springs, rivers and lakes). Fauna of the cave waters was investigated by A. W. Chodorowski (1959 a, 1959 b, 1960), Doroszewski (1960), Kowalski (1955), Micherdziński (1956) and Pax (and co-workers: Arndt, Moszyński, Pateff, Schellenberg, Stammer) but fauna of the ground water has not been investigated so much. An indirect importance have investigations of Jaworowski (1888, 1893 a, 1893 b, 1895) here (they are historical by now) on the fauna of wells of Kraków and Lwów.<sup>3</sup> The author gives about 110 species, the majority of which have get into the wells quite occasionally falling in through the opening and only few of them have not been noted by others then Jaworowski from other localities in Poland (e. g. *Oligochaeta* — *Lumbricillus fossor* Vejd, and *Buchytracaeus humicultor* Vejd.) perhaps, these species are regular residents of the subterranean water.<sup>4</sup> Analogically *Oligochaeta* — *Trichodrilus speleus* Mosz. and *Trichodrilus moravicus* Hrabe. The first species (trogloby?) is known from the Sudety Mts. only (Moszyński 1936, Moszyńska 1962).

### Troglobies

The troglobiotic species mentioned below was noted in Poland.

#### *Archiannelida*

*Troglochaetus beranecki* Delachaux, 1921 — Sudety Mts., tertiary relict.

<sup>3</sup> Jaworowski (1893) described from the wells in Lwów new species *Niphargus leopoliensis* Jawor.

<sup>4</sup> The fauna of wells of Zakopane (Tatra Mts.) was studied by Wrześniowski (1888) which found and described two new species; *Niphargus tatrensis* Wrześn., and *Boruta tenebrarum* Wrześn.

## Araneidae

## Araneae

*Porrhomma egeria* Simon — to this moment known from Krakowsko-Częstochowska Upland (southern part) and the Świętokrzyskie Mts. Probably, its distribution is wider. The spiders *Porrhomma* are observed often in caves of all Poland (indetermines material is in collection of the Museum in Czestochowa). Postglacial element.

## Acarina

*Rhagidia volmsdorfensis* Willmann, 1936 — Sudety Mts., tertiary (or interglacial) relict.

## Crustacea

## Copepoda

*Acanthocyclops longuidoides clandestinus* (Kiefer, 1926) — Tatra Mts., tertiary relict.

## Amphipoda

*Boruta tenebrarum* Wrześniowski, 1888 — in the wells in Zakopane (Tatra Mts.) were found 226 specimens, one met only to this moment.

*Niphargus tatrensis* (Its systematic position is not clear) Wrześniowski, 1888 — Tatra Mts., Sudety Mts., Beskid Mts., was observed in caves, springs, wells, rivers (Białka, Dunajec), mountain lakes (Tatra Mts., Babia Mt.). Tertiary relict. *N. t. schneebergensis* Schellenberg, 1937 and *N. t. reyersdorfensis* Schellenberg, 1937 — Sudety Mts. In the results of modern research systematic value of these forms seems doubtful. Specimens from Sudety Mts. have characteristic slanting edge of the palm. Near to them are specimens from Beskid Śląski. Specimens discovered in other localities are nearer to *Niphargus*-form from the Tatra Mts., but are different from them by a tendency to deformations of the body (Micherdziński 1956).<sup>5</sup>

*Niphargus* sp. — Kazimierz Dolny, in the well (leg. prof. Kowalski).<sup>5</sup>

*Niphargus* sp. — Bieszczady Mts., in the spring.<sup>5</sup>

*Niphargellus arndti* (Schellenberg, 1933) — Sudety Mts. Tertiary relict.

*Crangonyx pazi* Schellenberg, 1935 — Sudety Mts., tertiary relict.

The distribution of the subterranean Gammarids in Poland is shown in fig. 3.

## Insecta

## Collembola

*Schaefferia emucronata* Absolon, 1900 — Sudety Mts., tertiary (or interglacial) relict.

*Mesachorutes ojcoviensis* Stach, 1919 — Krakowsko-Częstochowska Upland, tertiary relict, guanophil. This species was as an endemic of the

<sup>5</sup> They are to be described in »Materials to the Knowledge of *Niphargus* in Poland«, now in preparation by first author.

Nietoperzowa (Bat) Cave. Now it has been found to be identical with some other species allied to it? Noted in Italy, Spain, Austria, Switzerland, Hungary, Romania and Tschechoslovakia (Nosek 1962).

*Onychiurus schoetti* (Lie Petersen, 1896) — Sudety Mts. Glacial relict.

*Onychiurus pari* Stach, 1939 — Sudety Mts. Tertiary (or interglacial) relict. Endemic?

*Onychiurus ambulans* auct., Stach, 1934 — Sudety Mts. Tertiary (or interglacial) relict.

*Oncopodura reyersdorfensis* Stach, 1936 — Sudety Mts. Tertiary relict.

*Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860) — dispersal in caves of all Poland (leading form). Postglacial relict.

*Arrhopalites bifidus* Stach, 1945 — Sudety Mts. Postglacial relict.

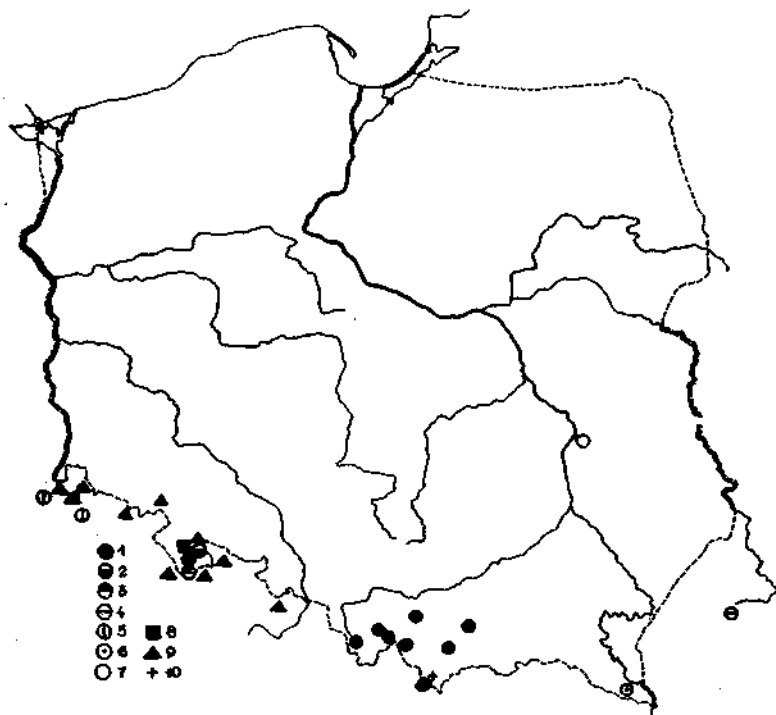


Fig. 3. Distribution of the subterranean Gammarids in Poland (and noted on the Ilce).

- |   |                                       |
|---|---------------------------------------|
| 1. <i>Niphargus tatrensis</i> Wrześń.                 | 6. <i>Niphargus</i> sp.               |
| 2. <i>Niphargus tatrensis reyersdorfensis</i> Schell. | 7. <i>Niphargus</i> sp.               |
| 3. <i>Niphargus tatrensis schneebergensis</i> Schell. | 8. <i>Crangonyx pari</i> Schell.      |
| 4. <i>Niphargus leopoliensis</i> Jawor.               | 9. <i>Niphargellus arndti</i> Schell. |
| 5. <i>Niphargus aquilex</i> Schiödte.                 | 10. <i>Boruta tenebrarum</i> Wrześń.  |

*Coleoptera*

*Choleva lederiana gracilentata* Szymczakowski, 1957 — Krakowsko-Częstochowska Upland. Glacial relict. Endemic.

*Catops tristis infernus* Szymczakowski 1957 — Krakowsko-Częstochowska Upland. Interglacial (Mindel-Riss) relict. Endemic.

Distribution of troglotibiotic species in the regions of Poland.  
Poland.

relicts: t = tertiary, i = interglacial, g = glacial, p = postglacial, e = endemic

Region	Habitat	Terrestrial					Water					Total	
	species	type					type						
Krak.-Częst. Upl.	5	1	1	1	2	2?	?	—	—	—	—	—	5
Tatra Mts.	1	—	—	—	1	—	2 (3)	2	—	—	—	—	3/4/
Beskid Mts., and Carpathian Higl.	?	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	2
Sudety Mts.	8	5	?	1	2	1	4	4	—	—	—	—	12
Świętokrzyskie Mts.	?	—	—	—	1	—	?	—	—	—	—	—	1?
other	1?	—	—	—	—	—	1?	1	—	—	—	—	1?

**Biological and ecological remarks**

Researches on biology and ecology of the cave animals have been only led a very poor degree (A. Chodorowski 1959, review). Biology of bats was studied by many authors, of invertebrates by W. Kowalski (1965), Siuda (1963), Szymczakowski (1953). Ecology of the water animals by A. Chodorowski and Micherdziński. That is why we only are going to give a few essential remarks on the subject. Among troglonexes and trogliphiles the leading species are: *Onychiurus armatus* Tull. (Collembola), *Meta* and *Porrhomma* (Araneae), *Quedius mesomelinus* (Marsh.) — all stadies and *Catopidae* (Coleoptera), *Petusia maculipennis* Meig — all stadies (Diptera). Mentioned above species are met in caves by all months at the year. In autumn (in particular) is formed abundant parietal association of troglonexes with characteristic as *Stenophylax permistus* McLach (Trichoptera), *Scoliopteryx libatrix* (L.) and *Triphosa dubitata* L. (Lepidoptera), *Culex pipiens* L. (Diptera) and *Opilionidae*. In Polish caves are met about 10 species of bats, *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.) and *Myotis myotis* (Borkh.) are dominant. *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreb.) was found one specimen only (Harmata and Wojtusiak 1962). Bats are met in caves single or in small colonies. Great conoly of *Myotis myotis* (Borkh.) lives in the Nietoperzowa (Bat) Cave only. The Koralowa Cave is also very interesting in chiropterological aspect as residence of 7 species of bats.

Food. Soprafagies are dominant group in our caves. Beasts of prey are represented by *Acarina*, *Araneae*, *Opilionidae* and *Coleoptera*.

Guano in quantities is found only in the Nietoperzowa Caves, where lives on it rich association (quantitative and qualitative) of invertebrates with characteristic species *Mesachorutes ojcowiensis* Stach. There are also numerous *Acarina*, *Porrhomma*, *Collembola*, *Coleoptera* and *Diptera*. In larvae of *Petusia maculipennis* Meig., which are living here in great number, appear parasitic larvae of *Proctotrupes gravidator* (*Hymenoptera*) by Demel (1918). According to Kowalski (1955) association of saprofaunias in the Tatra caves proceeding to higher altitudes above sea level it becomes poorer in quality. In the caves localised highest Collembolid *Onychiurus armatus* Tull. represents almost the whole of the fauna. This is characterized by following table:

Species	Caves above sea level	Dziura Wyżnia	Zimna	Groby	Magurska	Lodowa w Ciemniaku
		1030	1125	1230	1460	1715
		%				
<i>O. armatus</i>		52,0	86,5	96,1	99,1	99,5
<i>O. fimetarius</i>		—	13,0	0,8	0,6	0,5
<i>A. pygmaeus</i>		39,0	0,2	2,3	0,15	—
other species		9,0	0,3	0,8	0,15	—

Water. A. W. Chodorowski (1960) mentioned from the Tatra caves 4 types of associations of the water fauna. They are: 1. lenitical — in little lakes slimy (*Acanthocyclops*), 2. loticals — in little water reservoirs between rocks (*Niphargus*), 3. reophiles — in greater streams, 4. phreaticals — in sands and gravels saturated with water, rich in the fauna (dominant *Nematodes* and *Oligochaeta*).

#### Bibliography

- Chodorowski A., i Chodorowska W., 1958: Badania fauny wodnej jaskiń tatrzańskich, IV Zjazd Hydrobiologów Polskich w Krakowie.
- Chodorowski A., 1959 a: Les études biospéléologiques en Pologne (Biospéologie Polonica II). *Speleologia*, I, 3.
- Chodorowski A., 1959 b: Kilka danych o warunkach środowiskowych zbiorników wodnych w jaskiniach tatrzańskich (Biospéologie Polonica I). *Speleologia*, I, 1/2.
- Chodorowski A., 1960: Ugrupowania fauny wodnej w jaskiniach tatrzańskich (Biospéologie Polonica V). *Speleologia*, II, 1.
- Ciętak Z., 1935: Jaskinie południowej części Wyżyny Małopolskiej. *Ochrona Przyrody*, 15.
- Demel K., 1918: Fauna jaskiń ojcowskich. *Sprawozdania z Pos. Tow. Nauk. Warsz. Wydz. Mat.-przyrod.*, 11, 4.
- Doroszewski M., 1960: Parę uwag o występowaniu wymoczków w jaskiniach (Biospéologie Polonica IV). *Speleologia*, II, 1.
- Dziędzielewicz J., 1895: Zestawienie zapisków o owadach siatko-skrzydłych w Tatrach. *Spraw. Kom. Fizj. Akad. Um.*, 30.
- Harmata W. i Trzaska J., 1958: Nowe stanowiska nietoperza nocka orzęsionego (*Myotis emarginatus* Geoffroy) w południowej Polsce. *Zeszyty Naukowe UJ, Zoologia*, 3, 19.

- Harmata W. i Wojtusiak J., 1963: Podkowiec duży (*Rhinolophus ferrum-equinum* Schreber) nowym ssakiem dla fauny Polski. Przegląd Zoologiczny, VII, 2.
- Goliarzewski Z. & Jabłoński B. & Zdzitowiecki K., 1960: Wstępne badania termiki i wilgotności jaskiń na terenie Gór Sokolich (Biogeologica Polonica VI). Speleologia, II, 2/4.
- Jaworowski A., 1888: Wiadomości o faunie studni krakowskich. Spraw. z pos. Wydz. Mat.-przyr. A, U., 17.
- Jaworowski A., 1893 a: Fauna studzienna miast Krakowa i Lwowa. Spraw. Kom. Fizj. PAU., 28.
- Jaworowski A., 1893 b: Nowe gatunki fauny studziennej miast Krakowa i Lwowa. Spraw. Dyrektora C. K. IV. Gimnazjum we Lwowie.
- Jaworowski A., 1895: Neue Arten der Brunnenfauna von Krakau und Lemberg. Archiv für Naturgeschichte, 1, 1.
- Kowalski K., 1951—1954: Jaskinie Polski I-III, Warszawa.
- Kowalski K., 1951: Nocek orzęsiony *Myotis emarginatus* Geoffroy, nowy ssak dla fauny Polski. Fragm. Faun. Mus. Zool. Polonici, VI, 9.
- Kowalski K., 1953 a: Materiały do rozmieszczenia i ekologii nietoperzy jaskiniowych w Polsce. Fragm. Mus. Zool. Polonici, VI, 21.
- Kowalski K., 1953 b: Nietoperze jaskiniowe Polski i ich ochrona. Ochrona Przyrody, 21.
- Kowalski K., 1955: Fauna jaskiń Tatr polskich. Ochrona Przyrody, 23.
- Kowalski K. i Krzanowski A., 1954: Wyniki obrączkowania nietoperzy w latach 1950—1953. Kosmos, ser. B., 3, 3.
- Kowalski K. et Wojtusiak R. J., 1952: Homing experiments on bats, part I. Bull. Inter. de l'Ac. Pol. U. d. Sc. Math. et Nat. s. B. II, 1951, 1.
- Micherdziński W., 1956: Taksonomia i ekologia *Niphargus tatrensis* Wrześniowski 1888 (Amphipoda). Ann. Zool., XVI, 9.
- Moszyński A., 1936: Ein neuer Vertreter der Gattung »*Trichodrilus*« Clap. (»*Trichodrilus speleus*« nov. spec.) aus dem Stollen in Neu-Klessengrund. Beiträge zur Biol. des Glatzer Schneeberges, H. 2.
- Moszyńska M., 1962: *Oligochaeta*, Katalog Fauny Polski, XI, 2.
- Nosek J., The *Collembola* from the Cave Plavecké Podhradie in Small Carpathians. Čas. Čs. Spol. ent., 59, 1.
- Pax F., 1936: Die Reyersdorfer Tropfsteinhöhle und ihre Tierbevölkerung. Mitteil. ü. Höhlen- u. Karstforschung, 3.
- Pax F. u. Maschke K., 1935: Die Höhlenfauna des Glatzer Schneeberges. 1. Die rezente Metafauna. Beiträge zur Biol. des Glatzer Schneeberges, 1.
- Pateff P., 1926: Süßwasser-Rhizopoden aus der Höhle Salzlöcher (Schlesien). Mitteil. ü. Höhlen- u. Karstforschung, 2.
- Pulina M., 1959: Nowe obserwacje w jaskini Chocholowska Szczelina. Speleologia, I, 1/2.
- Sanocka-Wołoszyn E., 1964: Uwagi nad rozmieszczeniem i ekologią pająków (*Araneae*) z jaskiń Gór Świętokrzyskich. Mat. Seminarium Speleologicznego, Kielce.
- Schellenberg A., 1942: Flohkrebse oder *Amphipoda*. »Die Tierwelt Deutschlands«, 40, Jena.
- Sig Thor & Willmann C., 1941: *Acarina*. »Das Tierreich«, 71, Berlin.
- Siuda K., 1963: Ecological and ethological observations on *Eristalis tenax* L. (*Diptera*) and *Tegenaria domestica* Clerck. (*Arachnidae*) hibernating in the caves and subterranean casemates in the vicinity of Cracow. Zeszyty Naukowe UJ, Zool., 8.
- Sokołowski K., 1939: Catopiden aus den Höhlen des Schneeberggaues. Beiträge zur Biol. des Glatzer Schneeberges, 5.
- Stach J., 1919: Skoczogonki jaskiń Ojcowa. Rozpr. Wydz. Mat.-przyr. PAU, ser. III, 18 B.



Stach J., 1934: Die in den Höhlen Europas vorkommenden Arten der Gattung *Onychiurus* Gervais. Ann. Mus. Zool. Pol., X, 11.

Stach J., 1936: Eine neue Art von *Oncopodura* (*Collembola*) aus der Reyersdorfer Höhle in Deutsch-Schlesien. Mitteil. ü. Höhlen- u. Karstforschung, 3.

Stach J., 1939: Die Collembolenfauna der Salzlöcher bei Seitendorf. Beiträge zur Biol. des Glatzer Schneeberges, 5.

Stach J., 1945: The species of the genus *Arrhopalites* Börn. occurring in European caves. Prace Muz. Przyrodn., 1.

Stach J., 1947: *Onychiurus schoetti* (Lie Pettersen), a relict form in the cave Radochów (Silesia) and its relation to the group of *Onychiurus groenlandicus* (Tullb.) and related species. Prace Muz. Przyrodn., 7.

Stach J., 1947—1963: The Apterygotan Fauna of Poland in Relation to the World-Fauna of this Group of Insects, Kraków.

Stach J., 1964: *Aptorygota*. Katalog Fauny Polski, XV.

Stammer H. J., 1936a: Die aquatile Fauna der Reyersdorfer Höhle. Mitteil. ü. Höhlen- u. Karstforschung, 3.

Stammer H. J., 1936b: Die Wasserfauna der Schneeberghöhlen. Beiträge zur Biol. des Glatzer Schneeberges, 2.

Starzecki W., 1959: Badania mikroklimatyczne w jaskiniach południowej części Wyżyny Małopolskiej. Ekol. Pol., ser. A, VII, 7.

Szymczakowski W., 1953: Preferendum termiczne pająka *Meta menardi* Latr. Folia Biologica, 1.

Szymczakowski W., 1957: *Catopidae* (*Coleoptera*) des grottes dans les Sokole Góry près de Częstochowa. Acta Zool. Cracov., I, 4.

Szymczakowski W., 1959: Verbreitung der Familie *Catopidae* (*Coleoptera*) in Polen. Pol. Pismo Ent., XXIX, 2.

Willmann C., 1936: Die Milben der Reyersdorfer Höhle. Mitteil. ü. Höhlen- u. Karstforschung, 3.

Wołoszyn B. W., 1951: Die postglazialen Fledermäuse (*Chiroptera*) aus der Zimnahöhle in der Hohen Tatra. Die Höhle, 12, Wien.

Wołoszyn B. W., 1962: Nietoperze z jaskiń Gór Świętokrzyskich. Przegląd Zoologiczny, VI, 2.

Wołoszyn B. W., 1964a: Nowe obserwacje nad nietoperzami z jaskiń Gór Świętokrzyskich. Przegląd Zoologiczny, VIII, 3.

Wołoszyn B. W., 1964b: Subfosiłna fauna jaskiń tatrzańskich. Mat. Seminarium Speleologicznego, Kielce.

Wołoszyn B. W., 1964c: Badania nad nietoperzami z jaskiń Gór Świętokrzyskich. Ibidem.

Wrześniowski A., 1888: O trzech kielżach podziemnych. Pam. Fizjogr., 8.

Zmuda A., 1915: Über die Vegetation der Tatraer Höhlen. Bull. Inter. de l'Acad. des sciences de Cracovie. A. des Sci. Math. et Nath. S. B.

Zmuda A., 1918: O roślinności jaskiń tatrzańskich. Rozpr. Wydz. Mat. przyr. PAU, s. B., 5.



## ÜBER EINIGE MIT DER EVOLUTION DER HÖHLENTIERE VERBUNDENE PROBLEME

Boris Sket

Biologisches Institut und Biotechnische Fakultät der Universität

Ljubljana

Die Schnelligkeit, mit der sich eine Tierform im Laufe der geologischen Zeit verändert, wollten schon mehrere Autoren bestimmen und sogar das Schema für die Entstehung einzelner systematischen Kategorien aufstellen. Wenn auch solche Schemas als Durchschnitt stimmen könnten, müssen wir doch an konkreten Beispielen feststellen, dass bei den niederen Taxa wenigstens drei Tatsachen die Sache stark komplizieren. Erstens, die Frequenz des Mutierens ist bei verschiedenen Arten zweifellos verschieden. Zweitens, der »optische« und sogar biologische Wert der Eigenschaften, die mutieren, ist verschieden. Drittens, die nach der Mutation entstandenen Veränderungen kommen in verschiedenen Populationen verschieden schnell zur Geltung. Wie gewöhnlich, werden auch wir die Faktoren, die die Schnelligkeit der Evolution einer Art regulieren, in endogene, an die Struktur des Körpers und des Genoms gebundene, und in exogene, also vorwiegend Umgebungs-Faktoren, aufteilen.

Das Genom der sogenannten jungen oder besser plastischen Formen mutiert ziemlich oft; durch die Selektion bürgern sich hier biologisch höherwertige Mutanten ziemlich schnell ein. Im Laufe der Zeit können diese Arten veraltern, sie »mutieren sich aus«. Nur noch biologisch neutrale Mutationen, die zu verschiedenen Exzessivformen führen, und die negativen, welche die Selektion laufend eliminiert, können noch auftreten. Schöne Beispiele dafür geben uns die Genera *Monolistra* unter den Isopoden, *Plagigeyeria* unter den Gastropoden und einige andere Höhlentiere.

Von Zeit zu Zeit erlebt die Entwicklungslinie ein plötzliches Aufblühen. Sie wird morphologisch und auch ökologisch sehr plastisch, was ihr die Arealausbreitung ermöglicht, manchmal wird sie kosmopolitisch. Fast jede Tiergruppe hat ausser einigen Endemiten auch vereinzelt Kosmopolite. Diese Erscheinung bietet selbstverständlich wieder neue Möglichkeiten für das Variieren und die Speziation.

Im allgemeinen überwiegt die Meinung, dass die Schnelligkeit der Evolution sehr niedrig ist, aber es ist nicht immer so. Nach R a u s e r z. B. haben sich einige *Leuctra*-Arten auf den Britischen Inseln in gute Unterarten mit etwas abweichender Struktur der Copulationsorgane im Laufe der 8—9000 Generationen entwickelt. Die Insel-Populationen der

*Lacerta sicula*\* in Istrien haben während einiger zehntausend Jahre gewisse Eigenheiten in der Körpergrösse, Farbe und Farbenmustern bekommen. Nach J e a n n e l sollten stark evoluierte *Aphaenops* und *Orotrechus*-Arten erst nach den Vereisungen, also im Laufe von etwa 10.000 Jahre entstanden sein; die Generationszahl ist hier vielleicht noch kleiner; hier handelt es sich um Veränderungen der Länge der Extremitäten, der Körperform und Chaetotaxie.

Die Schnelligkeit der Evolution bzw. Speziation ist auch von der Populationsgrösse stark abhängig; für die Entstehung und Einbürgerung neuer Mutanten sind die mittelgrossen Populationen am geeignetsten. Ich möchte nur einige Daten über die Populationsgrösse in verschiedenen Biotopen für die *Asellus*-Arten als Beispiel anführen. Die Areale, in welchen es zu einer genetischen Mischung kommt, sind in den oberirdischen Gewässern der Ebene bestimmt am grössten; nicht nur, dass diese durch die Mündungen untereinander verbunden sind, es gibt auch andere Möglichkeiten für die Wanderung der Wassertiere. Grosse Areale haben auch die Tiere der phreatischen Gewässer, nur ist hier die Mobilität der Exemplare stark gehemmt. Die Formen, die an grössere unterirdische Räume gebunden sind, haben im Karst ziemlich grosse Verbreitungs- und Mischungsmöglichkeiten.

Die Karte des Ljubljana-Systems könnte uns zeigen, dass sich die unterirdischen Ströme mehrmals kreuzen, dass sie sogar die oberirdischen begleiten und so ein ausgedehntes, kontinuiertes Wassernetz bilden. Das oberirdische Wassernetz ist dagegen in mehrere kleine Fragmente zersplittert, die nur durch unterirdische Gewässer untereinander verbunden sind. Es folgt also, dass die genetische Mischungsmöglichkeiten überhaupt nicht in den Höhlen-, sondern in den oberflächlichen Gewässern des Karstes die kleinsten sind. Auch die Populationsdichte einzelner Arten in den Höhlen — besonders in den futterreichen Sinkflüssen — ist manchmal nicht kleiner als in oberflächlichen Gewässern; bei einigen Formen der Aselliden, Monolistrini, der Niphargen, der Schnecken, haben wir sogar grössere Werte festgestellt, was auch die Folge einer ärmeren qualitativen Zusammensetzung der Höhlenfauna (Extrembiotop!) ist.

Weil aber für die effektive Populationsgrösse die geschlechtlich vorbereiteten Weibchen massgebend sind, müssen wir auch dies in Betracht ziehen. Nach den neuesten Angaben ist die Copulationsfrequenz beim ziemlich alten unterirdischen *Asellus cavaticus* und *A. deminutus* überhaupt nicht vermindert, ein wenig aber bei den Monolistrini und vielen anderen alten Trogllobionten. Bei den phreatischen Bogidiellen und Microparaselliden finden wir die trächtigen Weibchen nur ausnahmsweise. Das sind alles die Tatsachen, die uns hindern, die Höhlentiere in Allgemeinen zu den Tieren mit einer gewissen Populationsgrösse und einer gewissen Evolutionsschnelligkeit zu rechnen. Man muss aber eine

\* S. Brelj, persönliche Mitteilung.

logische Voraussetzung betonen, dass die unterirdischen Populationen der Arten, die gerade am Übergange zum Höhlenleben sind, wirklich in einem gewissen Zeitpunkt für die Speziation die geeignetste Grösse erreichen. Und viele Beispiele können uns bestätigen, dass die ersten Veränderungen ziemlich schnell verlaufen.

Die konstanten Umweltfaktoren, besonders in den tiefen unterirdischen Strömen, ermöglichen da das Überleben auch den Formen, die ihre Plastizität schon eingebüsst haben, die also an der Oberfläche in der Konkurrenz minderwertig geworden sind. Das sind meist die letzten Reste der aussterbenden Gruppen oder die blinden Zweige der sonst vitalen Gruppen. Es scheint mir aber, dass wir den Konservatismus der unterirdischen Formen meist als zu gross betrachten.

Einige Lebensbedingungen, anscheinend besonders die konstanten, forrieren äusserst stark das Entstehen der Paedomorphosen und der Neotenie. In der Verlängerung der Dauer des unspezialisierten Stadiums können wir wenigstens eine Rationalisation im Metabolismus, in der Umgebung, welche die Spezialisierung nicht beansprucht, aufspüren. Die Neotenie kann zuerst durch Abwesenheit einiger Reize fenotypisch verursacht werden, sie kann sich aber später genetisch festigen.

Vielleicht sind es gerade die Paedomorphosen, die uns bei der Schätzung des Konservatismus bzw. der Progresivität einiger Höhlenformen zu Fehlern verleiten. Juvenile Stadien — auch wenn wir die embryonalen ausser Acht lassen — sind morphologisch gewöhnlich primitiver als die ausgewachsenen, besonders, weil sie bei manchen Tiergruppen noch nicht spezialisiert sind. So können wir meistens die Juvenilmerkmale den Primitivmerkmalen zur Seite stellen. Wir könnten die Niphargen als Beispiel anführen, wo die juvenilen Merkmale in solchem Masse zur Geltung gekommen sind, dass einige Autoren sogar den systematischen Wert derselben bezweifeln. Bei den kleineren Formen spielt hier nicht nur Neotenie, sondern auch die Allometrik des Wachstums eine grosse Rolle. Etwas ähnliches finden wir bei *Asellus aquaticus cavernicolus*, wo ausser einiger primitiven Längenverhältnisse an den Extremitäten, die von den primitiveren Vorfahren verblieben sind, ausser der Adaptationsmerkmale auch einige morphologische Besonderheiten an den Pleopoden zur Geltung gekommen sind, die sonst den juvenilen Stadien (und den ausgewachsenen einiger primitiveren, aber nicht nahe verwandten Formen!) eigen sind.

Diese teilweise Übereinstimmung der juvenilen Merkmale mit den primitiven kann aber für das »biogenetische Gesetz« keine zu starke Stütze vorstellen, denn man muss sofort betonen, dass einige neu erworbene Merkmale des Taxons sehr schnell auch an jüngere Stadien übergehen. So haben schon z. B. intramarsupiale Larven von *Asellus aquaticus cavernicolus* stark verlängerte Extremitäten, und die charakteristischen Karapax-Armatur entwickelt sich bei *Microlistra* spp. schon an späteren Embryonalstadien (Stadium 10), die Reduktion der Uropoden bei derselben Formen tritt noch viel früher ein.

Es besteht aber ein grosser Unterschied zwischen den echt konservativen und den paedomorphen Typen. Der Konservatismus führt zum Aussterben, das Auftreten der neotenischen Formen aber manchmal zu einem neuen Aufblühen der Entwicklungslinie.

Weil die Evolutionsschnelligkeit stark von der Vermehrungsschnelligkeit abhängig ist, wird ein direkter konservierender Einfluss der konstanten Umgebung auch indirekt, durch die Hemmung der Reproduction unterstützt.

Mehrere Beispiele zeigen uns, dass wir an die Existenz eines genetischer Trends und damit verbundener Parallelismen in der Evolution glauben müssen. Es ist zwar auch ganz logisch, dass verwandte Arten mit ähnlich gebautem Genom in einer ähnlichen Weise mutieren. Es ist ziemlich schwierig bei Formen, die sich nur unter dem Einfluss des Trends, ohne der Selektion entwickelt haben, die wirkliche Stufe ihrer Verwandtschaft auch nur schätzungsweise zu bestimmen. Man kann sie nicht mit den oberirdischen Typen, bei denen die Selektion ganz verschiedene Mutanten forsiert hat, vergleichen.

In gewissem Masse ist das auch durch das Ausmutieren verursacht und führt zu einigen seneszenten Zeichen. Dies können wir wirklich nicht als Spezialisierung, sondern als eine Degeneration der Entwicklungslinie bezeichnen.

Zoogeographisch sehr wichtig ist der Trend bei den Mutationen, die physiologische und damit verbundene ökologische Veränderungen verursachen, denn auf diese Weise erklärt sich manchmal ein polytoper Übergang der Tiergruppe aus dem Meere in das Süsswasser oder in die unterirdischen Gewässer.

Einige Autoren denken, dass in die Unterwelt vorwiegend solche Formen übersiedeln, die wegen einer Orthogenese in die Seneszenz gekommen sind und hier ein Refugium finden. Gerade in unserem Karste finden wir aber mehrere Beispiele, die uns zeigen, dass auch manche sog. lebende Fossilien in die Unterwelt wahrscheinlich noch als junge, aggressive Formen gekommen sind.

Die Schnecken *Frauenfeldia lacheineri*, *F. saturata*, *Emmercia patula*, der Egel *Trocheta bykowskii*, der Flohkrebs *Gammarus balcanicus* und viele andere sind Arten mit einer ziemlich weiten Verbreitung, grossen Variabilität, und wir finden sie in den Höhlen auch dort, wo sie in den oberflächlichen Biotopen dominieren. Das sind also die aggressiven Arten, die in ein neues Biotop eindringen. Die junge Unterart *Asellus aquaticus aquaticus* dringt aber sogar in Areale der älteren, mehr konservativen Unterarten derselben Art ein.

Diese Feststellungen sind eng mit der Frage einer mehrmals unterwegs erwähnten, evolutionistisch aber sehr wichtigen Eigenheit der unterirdischen Biotope verknüpft — mit der Frage des niedrigen Selektionsdruckes. Wenn die Selektion für die alten, wenigstens in den wichtigsten

Hinsichten schon adaptierten Bionte schon wirklich sehr mild ist (und auch viele unadaptive Veränderungen gestattet), sind die Tiere, die in diese Biotope erst eindringen, einer starken Selektion unterworfen. Vor allem kommen nur die Formen in Betracht, denen einen solchen Übergang ihr *gesamter* Stoff- bzw. Energiewechsel (oder die Plastizität desselben) gestattet; bei den phreatischen Biotopen kommt in erster Linie auch die Körpergrösse in Frage. Später lässt der Selektionsdruck allmählich nach. Es ist aber noch immer fraglich, ob in den Höhlen wirklich keine Konkurrenz unter den ökologisch ähnlichen Formen existiert. Ist es nur ein Zufall, dass in den Höhlen Ost-Serbiens und des Krim die Niphargen sehr selten sind, während dort *Gammarus balcanicus* in ziemlich grossen Populationen lebt? Auch das Eindringen des *Asellus aquaticus aquaticus* in das Areal des unterirdischen *A. a. cavernicolus* bei Postojna (der letzterwähnte ist kein Deszendent der ersterwähnten Unterart!) zeigt auf eine Konkurrenz und es ist noch immer nicht klar, warum *Monolistra caeca* nicht in das Areal der *M. racovitzae* (oder umgekehrt) eingedrungen ist, wenn auch beide Gebiete hydrographisch schon sehr lange Zeit miteinander verbunden sind. In der einzigen Höhle, wo beide obenerwähnte Arten gemeinsam leben, sind ihre Kolonien ökologisch getrennt, wenn auch sie in den sonstigen Teilen der Areale keine stärkere Spezialisierung zeigen.

Gewöhnlich treten bei der Population sofort nach deren Übergang in die Unterwelt einige Veränderungen auf, die anscheinend regressiv sind. Weil sie aber z. B. die Reduktion der Epidermalstrukturen (damit des Exoskeleton, der Pigmente, der Augen) sehr bald und auch fenotypisch auftreten, können wir diesen Veränderungen einen Adaptationswert im Sinne der Rationalisation des Metabolismus zuschreiben.

Die Merkmale, wie verschiedene Reduktionsformen des Integumentes und die Verlängerung der Extremitäten, treten bei den Höhlenpopulationen regelmässig und meistens alle zusammen auf, ihr Adaptationswert ist also ausser Zweifel. Dass sie aber — wie auch die meisten sonstigen Veränderungen — nur eine Folge der ganz zufälligen, aber von der unterirdischen Umgebung praeferierten Mutationen sind, zeigen uns einige oberirdische Populationen; viele dieser Merkmale haben sich nämlich vereinzelt bei einigen kleineren oberflächlichen Populationen eingebürgert.

Aber auch die Epidermisentwicklung regressiert nicht ständig. Bei physiologisch schon angepassten, alten Höhlentieren treten sehr oft aufs neue Hautstrukturen auf, die sich zuerst reduziert haben. So vermindert sich z. B. die Zahl der Chitindorne bei der *Niphargus puteanus*-Gruppe mit der steigenden Gebundenheit an die Höhlen und sie vergrössert sich wieder bei einigen stark evoluierten Formen des *Orniphargus*.

Mann kann sagen, dass mit dem Übergang in die Unterwelt die Entwicklungslinie eine regressive Phase erlebt, weil es wegen der physiologischen Nichtanpassung zu einigen Degenerationen kommt. Später, in der Adaptationsperiode, können sich die Tiere sogar an verschiedene

Nischen der Unterwelt anpassen, was uns z. B. schön der schaufelförmige Gnathopod des *Niphargus trullipes* zeigt, der extrem an das Graben im Lehm angepasst ist. Der regressiven Phase können die Tiere, die für das Höhlenleben schon in irgendeiner Weise disponiert waren, teilweise ausweichen und sofort in die adaptierte Phase übergehen.

Mehrere der hier behandelten Probleme kann ziemlich anschaulich die zwar fast rein taxonomische Arbeit Sket, 1965, Taxonomische Problematik der Art *Asellus aquaticus* etc. illustrieren. Die dort beschriebenen Formen soll man folgendermassen werten: *A. a. carniolicus* ist eine relikte, oberflächliche Form mit mehreren primitiven Merkmalen; *A. a. cavernicolus* ist ein alter Höhlenbewohner, welcher der vorhererwähnten Unterart am nächsten verwandt ist; *A. a. aquaticus* ist eine junge, aggressive Form und ganz »modern« gestaltet; *A. a. carsicus* ist ein heterogenes Taxon, das aus mehrmals ziemlich kleinen und in verschiedenen Hinsichten leicht abweichenden Populationen zusammengesetzt ist, als *A. a. longicornis*, *A. a. irregularis* (oberflächlich lebend) und *A. a. cyclobranchialis* (unterirdisch) wurden nur die abweichendsten davon benannt.

#### Literatur

- Birštejn, J. A., 1963: Nekotorye itogi izučenija podzemnoj fauny Kryma, Trav. exp. compl. carst. Acad. Sci. Ukrain. S. S. R., I.
- Gams, I., 1965: Aperçu sur l'hydrologie du Karst slovène et sur ses communications souterraines, Naše jame, VII/1-2.
- Henry, J. - P., 1965: Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig, Intern. Journ. speleol., I/3.
- Jersche, G., 1963: Zur Artfrage und Variabilität von *Niphargus tatrensis* Wrzesniowski, Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsf., I/3-4.
- Michieli, S., 1961: Prispevek k poznavanju evolucijskega mehanizma troglobiontov, II. jugosl. speleol. kongr., Split.
- Raušer, J., 1962: Zur Verbreitungsgeschichte einer Insektendauergruppe (Plecoptera) in Europa, Prace Brnenské zakl. ČAV, XXXIV/8.
- Sket, B., 1957: Über Zoogeographie und Phylogenie der Niphargen, Verh. DZG in Graz.
- Sket, B., 1964/65: Östliche Gruppe der Monolistrini, Intern. Journ. speleol., I/1-3.
- Sket, B., 1965: Taksonomska problematika vrste *Asellus aquaticus* etc., Razprave SAZU, Cl. IV, VIII.
- Sket, B., 1965: Subterrane *Asellus*-Arten Jugoslaviens (Crustacea, Isopoda), Acta Mus. mac. sc. nat., X/1.
- Vandel, A., 1964: Biospéologie, Paris.



## **FAUNE CAVERNICOLE DE LA HAUTE-SAVOIE (FRANCE)**

Pierre Strinati

Centre d'Études et de Recherches Biospéologiques du Muséum

Genève

La rédaction d'un travail consacré à la faune cavernicole de la Suisse m'a amené à dresser un catalogue concernant la faune souterraine de diverses régions proches de ce pays. Le but de la présente note est d'établir l'état des connaissances en ce qui concerne la faune du département de Haute-Savoie.

### **Historique des recherches biospéologiques**

Les premiers travaux mentionnant des animaux provenant de grottes de Haute-Savoie datent du début du XX<sup>ème</sup> siècle. Dans ces travaux ne sont mentionnées que des captures isolées d'arachnides et de collemboles. Ce n'est en fait qu'à partir de 1950 que des récoltes systématiques ont été effectuées.

Ces récoltes ont fait l'objet d'un certain nombre de travaux préliminaires (Gisin, 1953, Strinati, 1950, 1951, 1953, 1956). Le catalogue zoologique figurant dans le présent travail complète ou corrige les données fournies par ces travaux préliminaires.

### **Énumération des grottes**

19 grottes de Haute-Savoie ont fait l'objet de recherches biospéologiques. Ces cavités sont les suivantes:

#### **Salève**

Grotte d'Archamp  
Grotte de l'Escargot  
Grotte du Seillon  
Grotte de l'Ours  
Grotte du Sablon  
Grotte de la Balme  
Tanna Damon  
Grotte de la Pelle  
La Catalanna

#### **Voirons**

Cheminée à Partuet  
Grotte des Trois Fées

#### **Vallée du Risse**

Grotte de Mégevette  
Grotte du Lichen  
Grotte du Baré  
Grande Barne  
Grotte à François

#### **Vallée de l'Arve**

Grotte de Balme

#### **Tête du Parmelan**

Grotte de la Diau

#### **Seythenex**

Grotte de Seythenex

### Catalogue Zoologique

Ce catalogue comprend tous les animaux vivants récoltés dans les grottes à l'exception des parasites de chauves-souris. Les indications bibliographiques concernent les références les plus anciennes. Les stations non accompagnées de référence bibliographique sont signalées ici pour la première fois.

#### *Gastropoda pulmonata*

*Orychilus cellarius* (Müller)

Grotte du Lichen (Strinati, 1951: *Hyalinia cellaria*) /Strinati/

#### *Amphipoda*

*Niphargus* sp.

Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte du Baré (Strinati, 1951) /Strinati/

Grande Barne (Strinati, 1951: *Niphargus aquilex*) /Strinati/

*Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis* Schellenberg

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951: *Niphargus* sp., Strinati, 1956) /Strinati, Chopard/

#### *Isopoda*

*Trachelipus rathkei* (Brandt)

Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

*Trichoniscus pusillus pusillus* (Brandt)

Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

#### *Symphyla*

*Symphylella isabellae* (Grassi)

La Catalanna (Strinati, 1953) /Strinati/

#### *Diplopoda*

*Tachypodoiulus albipes* (Koch)

Grotte de l'Escargot /Strinati/

#### *Opiliones*

*Nelima aurantiaca* (Simon)

Grotte d'Archamp (De Lessert, 1917) /Jullien/

Cheminée à Partuet /Strinati/

Grotte des Trois Fées /Strinati/

Grotte de la Diau /Aellen/

#### *Araneina*

*Liocranum rupicola* (Walckenaer)

Grotte de Balme (Hubert, 1964) /Constant/

*Meta menardi* (Latreille)

- Grotte d'Archamp (De Lessert, 1904) /Jullien, Strinati/  
 Grotte du Seillon (De Lessert, 1904) /Tröndlé, Strinati/  
 Grotte de l'Ours (Strinati, 1953) /Strinati, Roth/  
 Grotte du Sablon (De Lessert, 1910) /André, Strinati, Roth/  
 Grotte de la Balme (Strinati, 1953) /Strinati/  
 Cheminée à Partuet /Strinati/  
 Grotte des Trois Fées /Strinati/  
 Grotte de Mégevette (De Lessert, 1910) /Ghidini, Strinati/  
 Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/  
 Grande Barne (Strinati, 1951) /Strinati/  
 Grotte de Balme (Hubert, 1964) /Constant/

*Meta merianae* (Scopoli)

- Grotte de la Balme /Strinati/  
 Tanna Damon /Strinati/  
 La Catalanna (Dresco, 1962) /Aellen/  
 Cheminée à Partuet /Strinati/  
 Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

*Nesticus cellulanus* (Clerck)

- Grotte de l'Ours (Dresco, 1962) /Roth/

*Porrhoma egeria* (Simon)

- Grotte de l'Ours /Roth/

*Tegenaria silvestris* (Koch)

- Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

## Acari

*Geholaspis longispinosus* (Kramer)

- Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/

*Ixodes hexagonus* (Leach)

- Grotte du Lichen (Strinati, 1953) /Strinati/

*Rhagidia mordax grandis* (Willmann)

- Grotte du Lichen (Cooreman, 1959) /Strinati/

*Rhagidia strasseri* (Willmann)

- Grotte de la Diau (Cooreman, 1959) /Aellen/

## Thysanura

*Trigoniophthalmus alternatus* (Silvestri)

- Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

## Collembola

*Arrhopalites pygmaeus* (Wankel)

- Grotte d'Archamp (Gisin, 1953) /Strinati/

Grotte du Seillon (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de l'Ours (Gisin, 1953) /Strinati/  
 La Catalanna (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/  
 Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/  
 Grotte de Balme (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de la Diau (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de Seythenex (Gisin, 1953) /Strinati/

*Entomobrya lanuginosa* (Nicolet)

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

*Heteromurus nitidus* (Templeton)

Grotte du Seillon (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati, Aellen, Roth/  
 Grotte de Balme (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de Seythenex (Gisin, 1953) /Strinati/

*Hypogastrura bengtssoni* (Agren)

Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/

*Lepidocyrtus paradoxus* (Uzel)

Grotte d'Archamp (Carl, 1901)

*Neanura sinistra* (Denis)

La Catalanna (Gisin, 1953) /Strinati/

*Onychiurus armatus* (Tullberg)

Grotte d'Archamp (Carl, 1901: *Aphorura armata*) /Mottaz/  
 (détermination douteuse)

*Onychiurus circulans* (Gisin)

Grotte de la Balme (Gisin, 1953) /Strinati/  
 La Catalanna (Gisin, 1952 b) /Strinati/  
 Grotte de Balme (Gisin, 1952 b) /Strinati/

*Onychiurus dissimulans* (Gisin)

Grotte de Seythenex (Gisin, 1952 a) /Strinati/

*Onychiurus prolatus prolatus* (Gisin)

Grotte d'Archamp (Gisin, 1953: *Onychiurus uliginatus*) /Strinati/  
 Tanna Damon (Gisin, 1953: *Onychiurus uliginatus*) /Strinati/  
 Grotte de Mégevette (Strinati, 1951: *Onychiurus uliginatus*)  
 /Strinati/

Grotte du Lichen (Strinati, 1951: *Onychiurus uliginatus*)  
 /Strinati, Aellen, Roth/

Grotte de la Diau (Gisin, 1953: *Onychiurus uliginatus*) /Strinati/

*Onychiurus silvarius* (Gisin)

- Grotte d'Archamp (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte du Seillon (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de l'Ours (Gisin, 1953) /Strinati/  
 Grotte de Seythenex (Gisin, 1953) /Strinati/

*Orchesella villosa* (Geoffroy)

- Grotte du Sablon /Strinati/

*Tomocerus flavescens* (Tullberg)

- Grotte du Sablon /Strinati/

*Tullbergia krausbaueri* (Börner)

- Grotte du Seillon (Gisin, 1953) /Strinati/

*Coleoptera**Aleochara sparsa* (Heer)

- Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

*Catops tristis* (Panzer)

- Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

*Choleva angustata* (Fabricius)

- Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/  
 Grotte de l'Ours (Strinati, 1953) /Strinati/

*Choleva cisteloides* (Frölich)

- Grotte de l'Ours /Roth/

*Quedius mesomelinus* (Marsham)

- Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

*Sciodrepoides watsoni* (Spence)

- Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

*Hymenoptera**Amblyteles quadripunctorius quadripunctorius* (Müller)

- Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/  
 La Catalanna /Aellen, Strinati/  
 Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

*Exephanes hilaris* (Gravenhorst)

- Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

*Trichoptera**Micropterna nycterobia* (Mc Lachlan)

- Grotte d'Archamp (Strinati, 1953) /Strinati/

*Micropterna sequax* (McLachlan)

Grotte d'Archamp (Strinati, 1953) /Strinati/  
Tanna Damon /Strinati/

*Micropterna testacea* (Gmelin)

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

*Stenophylax vibex vibex* (Curtis)

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

#### Lepidoptera

*Scoliopteryx libatrix* (L.)

Grotte d'Archamp (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de l'Ours /Strinati/

Grotte du Sablon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de la Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

La Catalanna /Aellen/

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte à François (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

*Triphosa dubitata* (L.)

Grotte d'Archamp (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte du Sablon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de la Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

Tanna Damon /Aellen, Chopard/

La Catalanna /Aellen/

Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte à François (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de la Diau /Aellen/

*Triphosa sabaudiata* (Duponchel)

Grotte du Sablon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte du Lichen /Aellen, Roth, Strinati/

Grotte à François (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de la Diau /Strinati/

#### Diptera

*Amoebaleria caesia* (Meigen)

Grotte de Mégevette /Strinati/

- Culex pipiens* (L.)  
Grotte du Sablon /Strinati/
- Helomyza serrata* (L.)  
Grotte de Mégevette /Strinati/
- Limnobia nubeculosa* (Meigen)  
Grotte de Mégevette /Strinati/
- Messala* sp.  
Grotte de Mégevette /Strinati/
- Scoliocentra villosa* (Meigen)  
Grotte du Seillon /Strinati/

## Chiroptera

- Barbastella barbastellus* (Schreber)  
Grotte d'Archamp (Strinati, 1950) /Mottaz, Société suisse  
de Spéléologie section de Genève/  
Grotte du Seillon (Allen, 1960)  
Grotte de la Pelle (Strinati, 1950) /Strinati/  
La Catalanna (Strinati, 1953) /Strinati/  
Grotte de Mégevette /Allen, Chopard/  
Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/  
Grotte de la Diau (Strinati, 1953) /Strinati/
- Miniopterus schreibersi schreibersi* (Kuhl)  
Grotte de Balme /Constant/
- Myotis bechsteini* (Kuhl)  
Grotte de Balme /Constant/
- Myotis daubentoni daubentoni* (Kuhl)  
Grotte du Seillon (Strinati, 1950) /Strinati/  
Cheminée à Partuet (Allen, 1955) /Strinati/  
Grotte de Mégevette (Strinati, 1951) /Strinati/
- Myotis emarginatus emarginatus* (Geoffroy)  
Grotte de Balme /Constant/
- Myotis myotis myotis* (Borkhausen)  
Grotte d'Archamp (Rode et Cantuel, 1939)  
Grotte du Seillon (Strinati, 1950) /Strinati/  
Grotte de Mégevette (Strinati, 1950) /Strinati/  
Grotte de Seythenex (Strinati, 1953) /Strinati/
- Myotis mystacinus mystacinus* (Kuhl)  
Grotte de Mégevette (Strinati, 1953) /Grange. Chopard/

*Plecotus auritus auritus* (L.)

La Catalanna

Cheminée à Partuet /Strinati/

*Rhinolophus euryale euryale* (Blasius)

La Catalanna (Strinati, 1950) /Strinati/

*Rhinolophus ferrumequinum ferrumequinum* (Schreber)

Grotte d'Archamp (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte du Seillon (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de l'Ours (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte du Lichen (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de Seythenex (Strinati, 1953) /Strinati/

*Rhinolophus hipposideros hipposideros* (Bechstein)

Grotte d'Archamp (Rode et Cantuel, 1939) /Mottaz ?, Strinati/

Grotte du Seillon (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte de l'Ours (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte de la Balme (Strinati, 1955) /Strinati/

Grotte de la Pelle (Strinati, 1950) /Strinati/

La Catalanna (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte de Mégevette (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte du Lichen (Strinati, 1950) /Strinati/

Grotte à François (Strinati, 1951) /Strinati/

Grotte de Balme (Strinati, 1953) /Strinati/

Grotte de Seythenex (Strinati, 1953) /Strinati/

### Conclusions

L'examen du catalogue zoologique permet de constater l'extrême rareté des troglobies dans les grottes de Haute-Savoie. Il n'existe en effet dans les cavités de ce département que des troglobies aquatiques (*Amphipoda*: *Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis*) et des troglobies terrestres ayant pénétré récemment dans le domaine souterrain (*Collembola*: *Arrhopalites pygmaeus*). La cause de cette pauvreté en troglobies est certainement à rechercher dans l'action dévastatrice des grands glaciers quaternaires.

Certains massifs-refuges des Alpes suisses possèdent quelques rares troglobies anciens. La similitude des conditions et la proximité géographique peuvent laisser espérer la découverte éventuelle de troglobies anciens dans les grottes de Haute-Savoie qui sont creusées dans des massifs-refuges. De nouvelles recherches plus intensives permettront peut-être un jour de telles découvertes.



## Bibliographie

Aellen, V., 1955: Etude d'une collection de Nycteribiidae et de Streblidae (*Diptera Pupipara*) de la région paléarctique occidentale, particulièrement de la Suisse. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 78: 81-104.

Aellen, V., 1960: Notes sur les puces des chauves-souris, principalement de la Suisse (*Siphonaptera: Ischnopsyllidae*). Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 83: 41-61.

Carl, J., 1901: Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Collembolafauna der Schweiz. Rev. suisse Zool. 9: 243-278.

Cooreman, J., 1959: Notes sur quelques acariens de la faune cavernicole (2me série). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 35 (34): 1-40.

Dresco, E., 1962: Araignées capturées en France dans des grottes ou des cavités souterraines. Ann. spéléol. 17 (1): 177-193.

Gisin, H., 1952 a: Trois nouveaux *Onychiurus* cavernicoles de France. Notes biospéol. 7: 79-80.

Gisin, H., 1952 b: Notes sur les Collemboles, avec démembrement des *Onychiurus armatus, ambulans* et *fimetarius* auctorum. Mitt. schweiz. ent. Ges. 25: 1-22.

Gisin, H., 1953: Collemboles cavernicoles du Jura, des Préalpes savoyardes, du Valais et du Tessin. Stalactite 3 (2): 11-14.

Gisin, H., 1960: Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne. Rev. suisse Zool. 67: 81-99.

Hubert, M., 1964: Localités nouvelles ou peu connues de quelques Araignées cavernicoles françaises. Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2) 36: 86-96.

Lessert, R. De., 1904: Observations sur les Araignées du bassin du Léman et de quelques autres localités suisses. Rev. suisse Zool. 12: 269-450.

Lessert, R. De., 1910: Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Fascicule 3. Araignées. Genève. 1-639.

Lessert, R. De., 1917. Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Fascicule 9. Opilions. Genève. 1-80.

Pittard, E., 1896: Note préliminaire sur les grottes du Mont Salève. Le Globe (Org. Soc. géogr. Genève) 35 (Bull. 2): 155-158.

Rode, P. et P. Cantuel, 1939. Les Mammifères de la collection Mottaz (suite). II. Les Chiroptères. Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2) 11: 274-278.

Strinati, P., 1950. Les chauves-souris troglodytes de la région de Genève. Echo montagnard (Org. Soc. suisse Spéléol.) 28 (11): 83-84.

Strinati, P., 1951. La faune actuelle des grottes de la région d'Onnion. Revue savoisiennne: 1-3 (tiré à part).

Strinati, P., 1953. Faune cavernicole de la région de Genève. Stalactite 3 (1): 8-11; 3 (2): 1-10.

Strinati, P., 1955. La Grotte de la Balme (Salève. Haute-Savoie). Stalactite 5 (4): 5-6.

Strinati, P., 1956. Faune cavernicole de la région de Genève. Communications Ier Congrès internat. Spéléol. Paris 1953 3: 131-134.

Discussion: R. Ginet, E. Pretner, A. Vandel, J. Vornatscher.



## DIE ÖKOLOGISCHE GRUPPIERUNG DER HÖHLENTIERE (MAKROKAVERNIKOLEN)

† Hans Strouhal

Naturhistorisches Museum

Wien

### Summary

The ecological classification of animals living in macrocaverns (macrocavernicoles) has been frequently discussed by biospeleologists. Up to now no conformity has been reached, however, concerning the terminology.

The macrocaverns — as long as they are water conducting — belong to two biocycles of the biosphere: fresh water and terrestrial habitat. According to this the macrocavernicoles can be divided primarily in aquatic and terrestrial animals. The aquatic animals are inhabitants of two abodes (biotopes): courses of subterranean waters (stygobionts, stygophils, stygoxenes) and phreatic zones (phreatobionts, phreatophils, phreatoxenes), and thus they partake in two life communities (biocoenoses). When the cavern also has an aphotic region besides its indirectly illuminated dysphotic region, the terrestrial animals living therein also dispose of two physically, chemically etc. different biotopes and partake at the least in two biocoenoses: the inhabitants of aphotic hole (antrobionts, antrophils, antroxenes) and the communities of dysphotic region (chasmatobionts, chasmatophils, chasmatoxenes). Within these biocoenoses they may form groups (inhabitants of facies or other biocoenoses) which are particularly characterizes by one of their living conditions (guano, wood), but your habitat is not a biotope.

Seit mehr als 100 Jahren befassen sich Biologen und Ökologen mit der Einteilung der die Höhlen bewohnenden Tiere, in der die Beziehung der Organismen zu ihrem subterranean Lebensgebiet zum Ausdruck kommen soll, ohne daß die inzwischen mehrfach dazu gemachten Vorschläge eine allgemeine Anerkennung gefunden haben. Die Biospeleologen auf dieses noch zu lösende Problem aufmerksam zu machen, ist der Zweck der folgenden Ausführungen, die sich jedoch lediglich auf die Bewohner von Makrokavernen beschränken; unberücksichtigt bleiben auch die marinen Höhlen.

Die Makrokavernikolen gehören zwei der drei zu unterscheidenden Lebenskreisen (Biozyklen) an: Binnengewässer und Land. Dem wurde vorerst nicht Rechnung getragen, aber auch dann nicht, als die unterirdischen Gewässer als eigene Lebensstätten und die sie bewohnenden Tiere als diesen eigene Lebensstätten und die sie bewohnenden Tiere als diesen eigene Lebensgemeinschaften erkannt wurden. Schiödte nahm bereits 1849 nach den unterschiedlichen Lichtverhältnissen, die in einer Höhle herrschen können, eine Einteilung der Gesamtheit der Höhlentiere in Schattentiere (Skygge-Dyr), Dämmerungstiere (Tusmørke-Dyr), Höhlentiere (Hule-Dyr) und Tropfsteinhöhlentiere (Drypsteenshule-Dyr) vor. Auch Joseph (1881, p. 236 ff.) bediente sich dieser Einteilung,

jedoch bei Weglassung der vierten Gruppe; er unterschied: Tiere der »vorderen, vom Tageslichte noch erreichten Räume«, Bewohner der »mittleren Grottenräume, wo die Dämmerung der ewigen Nacht zu weichen beginnt« und der »innersten Räume der Grotten, in welchen ewige Finsterniss herrscht«.

1854 schuf Schiner auf ethologischer Grundlage die Gruppierung in zufällige, grottenliebende (Trogliphilen) und in Grotten lebende (Troglobien) Höhlentiere, die auch heute noch immer gebräuchlich ist, mit einer zusätzlichen, von Racovitz (1907) vorgenommenen Benennung der zufälligen Höhlentiere als Troglaxenen. Und auch Hesse (1924) hat die Höhlentiere in die gleichen drei Gruppen eingeteilt: ständige ausschließliche Höhlenbewohner, eucavale Tiere (Troglobien), stellenweise und zeitweilige Höhlenbewohner, tyhocavale (trogliphile) Tiere, zufällige Höhlenbewohner, xenocavale (troglaxene) Tiere.

Während nun diese Dreiteilung der Bewohner einer oberirdischen Lebensgemeinschaft in der ökologischen Tiergeographie sonst eine allgemeine Anwendung fand, ergaben sich bei den Höhlenbewohnern oft Bedenken, sie ebenso zu gruppieren. Wiederholt tauchte der Plan auf, eine oder die andere Gruppe weiter unterzuteilen. Jeannel (1926) unterschied reguläre, irreguläre und akzidentelle Troglaxenen. Tomaselli (1955, 1956) und Pavan (1944, 1950, 1958) bildeten 2 Untergruppen von Trogliphilen und sogar vier von Troglaxenen (Vandel 1964, p. 24).

Dudich (1932) war wohl der Erste, der darauf hinwies, daß die Höhle nicht als ein Biotop erster Ordnung angesehen werden kann, sondern als ein Lebensbezirk (Biochore), dessen gesamten Bewohner demnach keine Biozönose, sondern den Troglobios bilden, und weiters »da die übliche Dreiteilung sich auf eine Biozönose, also auf die Bewohnerschaft eines Biotops erster Ordnung bezieht, kann sie für eine Biochore, also für den Troglobios nicht aufrechterhalten werden«. Und Dudich teilte den Troglobios in vier Gruppen ein: Eu-, Hemi-, Pseudo- und Tycho-troglobionten, wobei die Hemi- und ein Teil der Pseudotroglobionten bisher als Trogliphilen, der andere Teil der Pseudotroglobionten zusammen mit den Tycho-troglobionten als Troglaxenen galten.

Eine endgültige Lösung des Problems der Einteilung und Klassifikation der Höhlenbewohner nach ökologisch-tiergeographischen Gesichtspunkten ist demnach noch nicht erfolgt. Nach wie vor greift man auf die alte, auf Schiner zurückgehende Gruppierung zurück. Wenn auch schon mit Vorbehalt, so wird weiterhin an der Unterscheidung in Troglobien, Trogliphilen und Troglaxenen festgehalten, da sie in der Anwendung einfach und praktisch ist. Und so findet man sie auch in dem erst vor einem Jahr erschienenen grundlegenden, die gesamte Biospeläologie zusammenfassenden Werk von Vandel (1964), für das wir Höhlenbiologen dem verdienstvollen Verfasser herzlichst danken, oder auch in dem etwa zur gleichen Zeit herausgebrachten »Glossaire de Biologie Animale« von Husson (1964).

Sobald es sich aber darum handelt, durch die Klassifikation der Höhlenbewohner nach ökologischen, ethologischen und tiergeographischen Gesichtspunkten deren Beziehungen zum Lebensgebiet Höhle möglichst eindeutig auszudrücken, erscheint es notwendig, vorerst den Charakter des subterranean Lebensgebietes festzulegen.

Die Höhle ist im ökologischen Sinne kein einheitliches Lebensgebiet. Wie schon erwähnt, gehört sie zwei Lebenskreisen an; sie ist eine unterirdische Räumlichkeit des Festlandes, in der subterrane Gewässer auftreten. Diese sind entweder oberirdische Wasserläufe, die die Höhle durchfließen, oder infiltrierte atmosphärische Wasser, die sich schließlich mit dem unterirdischen phreatischen System des Grundwassers vereinigen. Sie stellen zwei verschiedenartige Biotope dar. Durch beide gelangen Wassertiere in Höhlen und sind dort dementsprechend Angehörige von zwei Süßwasserbiozönosen, die sich nach der bewährten Dreiteilung in Stygobionten, Stygophilen und Stygoxen (Thiennemann 1926, p. 32), bzw. als Angehörige des Phreatons in Phreatobionten, Phreatophilen und Phreatoxenen (Hussón 1964, p. 207) gruppieren lassen.

Die Landbiochore Höhle läßt im Anschluß an die schon von Schödte (1849) vorgenommene Einteilung nach den unterschiedlichen Lichtverhältnissen, was ich bereits 1940 (p. 398 ff.) ausgeführt habe, einen euphotischen, durch die Tagöffnung direktes Tageslicht empfangenden Höhleneingang, die dysphotische, von der Tagöffnung her indirekt durchleuchtete Eingangsregion und die vollkommen lichtlose, aphotische eigentliche Höhle unterscheiden. Während der Höhleneingang in den Lebensbedingungen seiner außenweltlichen Umgebung in der Regel ziemlich übereinstimmt, erweisen sich die beiden anderen Abschnitte in ihren physikalischen Faktoren und im Zusammenhang damit auch in den biologischen Verhältnissen, insbesondere in ernährungsbiologischer Hinsicht, als recht unterschiedlich, so daß es wohl berechtigt ist, sie als Lebensstätten, Biotope, anzusprechen.

So wären also die in Höhlen vorkommenden Landtiere, abgesehen von jenen des Einganges, im wesentlichen Angehörige von zwei Lebensgemeinschaften, Biozönosen, den Bewohnern der Eingangsregion und jenen des aphotischen Höhlenteils. Für die ersteren wurden entsprechend den üblichen drei zu unterscheidenden ökologischen Gruppen die Bezeichnungen Chasmatobionten, Chasmatophilen und Chasmatoxenen, für die letzteren die Namen Antrobionten, Antrophilen und Antroxenen in Vorschlag gebracht.

Als eigenen subterranean Biotop führt Vandel (1964, p. 336) den Guano an, was nicht zugänglich ist, da er im biogeographischen Sinne keine Lebensstätte ist, ebensowenig wie ein Haselstrauch am Rande eines Eichenwaldes, um mit Hesse (1924, p. 143) das gleiche Beispiel zu bringen. Der Guano oder z. B. morsches Holz weisen lediglich den Faktor Nahrung als ein sie besonders charakterisierendes Merkmal auf, stimmen aber sonst in den wesentlichen physikalischen, chemischen und

meteorologischen Faktoren mit einem der unterschiedenen Höhlenbiotope überein. Wohl aber bilden die Bewohner des Guanos eine Lebensgruppe eines einem Biotop untergeordneten Gebietes (Fazies) oder auch eine Biozönose für sich, also eine weitere terrestrische Höhlenbiozönose. Übrigens verhält es sich mit den Wasserbiotopen der Höhle nicht anders; innerhalb dieser können ebenfalls untergeordnete Lebensgruppen oder weitere Biozönosen vorkommen.

#### Literatur

- Chappuis, P. A., 1927: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Die Binnengewässer, v. 3, Stuttgart, 175 pp.
- Dudich, E., 1932: Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle »Baradla« in Ungarn. Spel. Mongr., v. 13, Wien, 246 pp.
- Hesse, R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena, XII, 613 pp.
- Husson, R., 1964: Glossaire de Biologie Animale. Paris, 280 pp.
- Jeannel, R., 1926: Faune cavernicole de France. Enc. Ent., s. A, v. 7, Paris, 334 pp.
- Joseph, G., 1881: Erfahrungen im wissenschaftlichen Sammeln und Beobachten der den Krainer Tropfsteingrotten eigenen Arthropoden. Berl. Ent. Zeit., v. 25, p. 233—282.
- Schiner, J. R., 1854: Fauna der Adelsberger-, Lueger- und Magdalenen-Grotte. In: Schmidl, A., Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas. Wien, p. 231—272. (Sonderdruck 1853.)
- Schiödte, J.-C., 1849: Specimen faunae subterraneae. Bidrag til den underjordiske Fauna. Kjöbenhavn. Danske Selsk. Skr., s. 5, v. 2, p. 1—39.
- Spandl, H., 1926: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Spel. Monogr., v. 11, Wien, XII + 235 pp.
- Strouhal, H., 1940: Die Tierwelt der Höhlen von Warmbad Villach in Kärnten. Ein Beitrag zur Oekologie der Makrocavernen. Arch. Naturg., N. F., v. 9, p. 372—434.
- Thienemann, A., 1926: Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer, v. 1, Stuttgart, 255 pp.
- Vandel, A., 1964: Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles. Paris, XVIII, 619 pp.

Diskussion: R. Husson, S. Matvejev, E. Pretner, J. Vornatscher.

## EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER DIE VERBREITUNG DER HÖHLENDIPODEN DER BALKANHALBINSEL UND DER KARPATENGEBIETE

Ion Tabacaru

Speleologisches Institut »Emil Racovitză« der Akademie der S. R. Rumänien

Bukarest

Der erste aus der Balkanhalbinsel bekannte echte Höhlendiplopod ist *Acherosoma troglodites* Latz. (= *Craspedosoma (Scotherpes) troglodytes* Latz.) aus der Höhle von Postojna, das von Robert Latzel im Jahre 1884 beschrieben wurde. Seither wurden zahlreiche Höhlendiplopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete beschrieben, besonders von K. W. Verhoeff, K. Strasser und C. Attems.

In den Höhlen der Gebiete, die uns hier interessieren, haben die Diplopoden troglobionte Vertreter der Ordnungen: *Oniscomorpha*, *Nematophora*, *Proterospermophora* und *Opistospermophora*.

Von den *Oniscomorpha* sind hier Höhlenarten bekannt, die den Gattungen *Typhloglomeris*, *Trachysphaera* (= *Gervaisia*) und *Strasseria* angehören. Die entpigmentierte Gattung *Typhloglomeris*, mit reduzierten oder vollkommen fehlenden Ocellen, umfasst drei Arten, die in Westkroatien, Bosnien und Herzegowina verbreitet sind, wobei zwei von diesen — *T. coeca* Verh. und *T. serrata* Att. — ausschliesslich in Höhlen leben. Die Gattung *Trachysphaera*, die von Spanien bis in den Kaukasus und im Norden bis nach Polen verbreitet ist, umfasst zahlreiche Arten, von denen einige Troglobionte sind. Aus den uns hier interessierenden Gebieten kennen wir folgende troglobionte Arten: *T. orghidani* Tab. aus dem westlichen Balkengebirge und den Südkarpaten, *T. jonescui* (Bröl.), *T. racovitzai* Tab., *T. spelaea* Tab., von denen jede einzelne für kleine Karstgebiete aus den Südkarpaten endemisch ist, und *T. dobrogica* Tab. aus der Dobrukscha. Im Westen der Balkanhalbinsel wurden keine troglobionte Arten gefunden, obwohl die Gattung gut vertreten ist. Solche Arten sind nur noch aus dem Nord-Osten Italiens (*T. fabbri* und *T. agazzi*) und dem Norden Spaniens (*T. ribauti*) bekannt. Die Gattung *Strasseria* ist nur durch *S. mirabilis* Verh. bekannt, eine echte troglobionte Art aus dem Slowenischen Küstenland und der Venezia Giulia.

Was die Vertreter der Ordnung *Proterospermophora* anbelangt, die ihre Gesamtheit blind und öfters — sowohl die aus den Höhlen als auch die ausserhalb der Höhlen — pigmentlos sind, ist es schwer zu bestimmen, welche von ihnen echte Höhlenbewohner sind. Von den ausschliesslich in Höhlen aufgefundenen Polydesmiden erwähnen wir die *Brachydesmus*-Arten: *B. (B.) inferus* Latz., *B. (B.) stygivagus* Verh., *B. (B.) zavalanus* Att., *B. (B.) likanus* Strass., (*Chromobrachydes-*

mus) *croaticus* Strass., *B. (Troglabrachydesmus) absoloni* Att., die in Jugoslawien verbreitet sind und *B. (B.) radewi* Verh. aus dem westlichen Balkengebirge. Als echte Troglobionten müssen *Verhoeffodesmus fragilipes* Strass. aus Istrien und *Trichopolidesmus eremitis* Verh. aus den Südkarpaten erwähnt werden. Ebenfalls aus den Südkarpaten ist eine troglobionte *Polydesmus*-Art bekannt und zwar *P. (Spanobrachium) oltenicus* Negr. & Tab.

Was die Ordnung *Opistospermophora* anbelangt, so kann, wie C. Attems (1959, S. 287) gezeigt hat, die Tatsache hervorgehoben werden dass, während es im Westen Europas zahlreiche Höhlenarten der Familie *Blaniulidae* gibt, diese Familie in den Höhlen der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete keine troglobionte Vertreter hat. Hingegen gibt es hier troglobionte Arten der Familie *Iulidae* und zwar aus der Unterfamilie *Iulinae* (Tribus *Typhloiulini*) und der Unterfamilie *Pachyiulinae*. Der Tribus *Typhloiulini*, der ausschliesslich blinde Arten umfasst, Höhlenbewohner oder Nichthöhlenbewohner, ist aus dem Süd-Osten Frankreichs (den französischen Seealpen) bis in den Osten Bulgariens (Strasser, 1962 a, S. 62) verbreitet. Aus den uns hier interessierenden Gebieten sind folgende troglobionte *Typhloiulus*-Arten bekannt: *T. (Stygiulus) illyricus* Verh. aus Norddistrien und dem Slowenischen Küstenland, *T. (Inverso-typhlus) lobifer* Att. von der Insel Brač, *T. (Attemsotyphlus) edentulus* Att. aus der Herzegowina, *T. (T.) bureschi* Verh. aus den westlichen Balkengebirgen und *T. (Spelaeoiulus) serbani* Ceuca aus dem Bihargebirge. Ebenfalls von den *Typhloiulini* ist die Gattung *Serboiulus* mit der einzigen Art *S. lucifugus* Strass. hervorzuheben, die in einer Höhle Ostserbiens aufgefunden wurde. Die Unterfamilie *Pachyiulinae* ist in den Höhlen der Balkanhalbinsel durch Arten der blinden Gattungen *Mesoiulus*, *Chersoiulus* und *Apfelbeckiella* vertreten. Die Gattung *Mesoiulus*, die nur im Mittelmeergebiet, sowohl in Höhlen als auch ausserhalb der Höhlen, verbreitet ist, wird hier von der Art *M. kosswigi* Verh. aus einer Höhle neben Istanbul vertreten. Die Gattung *Chersoiulus* umfasst die Art *C. ciliatus* Strass. aus einer Höhle der Insel Cres und die Art *C. (Dicranotus) sphinx* Strass. die aus je einer Höhle Sloweniens und Kroatiens (bei Rijeka), aber auch ausserhalb der Höhlen in Slowenien Kroatiens ist. Die Gattung *Apfelbeckiella*, die im Osten der Balkanhalbinsel verbreitet ist, umfasst nur eine troglobionte Art, *A. trnovensis* Verh. aus dem zentralen Balkengebirge mit einer Unterart, *A. trnovensis dobrogica* Tab. aus der Dobrudscha.

Die bedeutendsten Höhlendiplopoden der Gebiete, die uns hier interessieren, gehören zur Ordnung der *Nematophora* und zwar zur Unterordnung der *AscospERMophora*. Zu dieser Unterordnung gehörend, kennen wir aus den hiesigen Höhlen Vertreter der Familien *Attemsidae*, *Scutogonidae*, *Anthogonidae*, *Macrochaetosomidae* und *Antroleucosomidae*. Von allem Anfang an muss hervorgehoben werden, dass, während die ersten vier Familien Vertreter nur im Westen der Balkanhalbinsel (Julische und Dinarische Alpen) haben, die Familie *Antroleucosomidae*



Vertreter nur in den Höhlen im Osten der Balkanhalbinsel (Balkangebirge und Südkarpaten) hat. Die Familie der *Attemsidae*, die in den Ostalpen und im Nord-Westen der Balkanhalbinsel verbreitet ist, umfasst keine blinden Formen, die sich streng dem Höhlenleben angepasst hätten. In Höhlen wurden Arten angetroffen, die den Gattungen *Attemsia*, *Polyphematia*, *Schubartia*, *Coelogonium*, *Tylogonium*, *Mecogonopodium* und *Symphysophys* angehören. Die Familie *Scutogonidae* umfasst vier Gattungen, von denen drei (*Scutogona*, *Origmatogona* und *Coiffeteuma*) durch cavernicole oder nichtcavernikole Arten in Frankreich, Spanien, Portugal und Marokko vertreten sind, die vierte, *Verhoeffeuma* aber, ist nur durch eine Art, *V. spinosum* Strass., als eine echte Troglobionte aus den Julischen Alpen vertreten. Die Familie *Anthogonidae* umfasst ausser zweier Gattungen (*Anthogona* und *Cranogona*) mit in Frankreich (Pyrenäen) und Spanien verbreiteten cavernikolen oder nichtcavernikolen Arten auch noch die troglobionte Gattung *Acherosoma* Verh. mit zahlreichen Arten, die in einem beschränkten Gebiet im Norden der Dinarischen Alpen, südlich von Ljubljana, verbreitet sind (Strasser, 1940, S. 38). Die Familie *Antroleucosomidae* ist aus dem Süden Frankreichs bis in die europäische Türkei und im Norden bis in die Südkarpaten verbreitet. Troglobionte Vertreter hat sie nur in Bulgarien, im östlichen Serbien und im Süden Rumäniens. So sind die Gattungen *Antroleucosoma* mit den Arten *A. (A.) banaticum* Verh. und *A. (Heteroantroleucosoma) spelaea* Ceuca, und *Dacosoma* mit der einzigen Art *D. motasi* Tab. für die Südkarpaten troglobionte Endemiten. Die Höhlengattung *Bulgarosoma* umfasst die Arten *B. bureschi* Verh. aus dem westlichen Balkangebirge, *B. crucis* Strass. aus den Karpaten südlich der Donau und *B. ocellata* Tab. aus dem Banater Gebirge. *Prodicus (Balkandicus) albus* Strass. ist aus einer Höhle des zentralen Balkangebirge bekannt. Die Familie *Macrochaetosomidae* (= *Antroremyidae*) mit der einzigen Gattung *Macrochaetosoma* Abs. & Lang umfasst troglobionte Arten, die in Bosnien, Herzegowina und Dalmatien verbreitet sind (Strasser, 1962 b, 445).

In den Höhlen der Balkanhalbinsel gibt es auch Vertreter der Unterordnung *Lysiopetaloidae*, wobei jedoch nicht von blinden Arten, die streng an das Höhlenleben gebunden, die Rede ist. So sind aus Höhlen Arten der Gattung *Apfelbeckia* Verh. bekannt, die in Mittel- und Süddalmatien, Südbosnien, Herzegowina, Montenegro und im Norden Albaniens verbreitet sind, ferner die Gattung *Karlabsolonia* mit der einzigen Art *K. mirabilis* Att. aus Mittel-Dalmatien und die Gattung *Antropetalum* mit der Art *A. brazzanum* Att. von der Insel Brač. Die Gattung *Lysiopetalum* ist in den Höhlen durch die Arten *L. (Acantopetalum) verhoeffi* Strass. von der Insel Cres, *L. (Anopetalum) blanci* Bröl. aus Griechenland (Attika) und *L. (Rhopalopetalum) calyciferum* Verh. von der Insel Kreta vertreten. Die Gattung *Balkanopetalum* umfasst zwei Arten, *B. rhodopinum* Verh. aus einer Höhle des Rhodope-Gebirges und *B. armatum* Verh. aus Höhlen der westlichen Balkangebirge.

Das Studium der Verbreitung der Höhlendiplopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete vermittelt uns ein Bild der gesonderten Entwicklung der verschiedenen Linien, beschränkt auf isolierte Territorien, die in bedeutendem Masse den Entwicklungszentren entsprechen, die für andere Troglobionten-Gruppen, insbesondere für Coleopteren (Jean nel, 1943), festgelegt wurden. So können wir folgende Entwicklungszentren der Höhlendiplopoden hervorheben:

1. **Julische Alpen — nördliche Dinariden.** Charakteristisch für dieses Gebiet sind die troglobionte AscospERMophoren-Gattungen *Verhoeffeuma* und *Acherosoma*, von den Glomeriden die Gattung *Strasseria*, von den Polydesmiden die Gattung *Verhoeffodesmus* und von den Iuliden die Art *Typhloiulus illyricus*. Jean nel (1943, S. 175, 199) weist darauf hin, dass dieses Gebiet durch die Höhlenkäfer *Anophthalmus* und *Leptodirus* charakterisiert ist und als südliche Grenze eine fiktive Linie besitzt, welche Zagreb mit der Insel Krk (Veglia) verbindet. Wir möchten hervorheben, dass diese Grenze auch für die diesem Gebiet charakteristischen Höhlendiplopoden gültig ist.

2. **Südliche Dinariden.** Charakteristisch für dieses Gebiet sind die troglobionte AscospERMophoren-Gattung *Macrochaetosoma*, die Iuliden-Arten *Typhloiulus (Attemsotyphlus) edentulus* und *Typhloiulus (Inversotyphlus) lobifer* sowie die Lysiopetaliden-Gattungen *Apfelbeckia*, *Karlabsolonia* und *Antropetalum*. Das Gebiet ist an endemischen Troglobionten sehr reich, besonders Coleopteren (*Albaniola*, *Ceuthophyes*, *Hussoniella*, *Antroherpon*, *Remyella*, *Hadesia*), Landasseln (*Aegonethes*, *Protonethes*, *Cyphoniscellus*, *Troglocyphoniscus*), Araneiden u. a.

3. **Zentrales Balkengebirge.** Aus den Höhlen dieses Gebietes kennen wir die AscospERMophoren-Art *Prodicus (Balkanidicus) albus* und die Iuliden-Art *Apfelbeckiella trnowensis*. Das Gebiet wird, was die Höhlenkäfer anbelangt, durch die Gattungen *Netolitzkya*, *Hexaurus* und *Tranteeviella* charakterisiert.

4. **Dobrudscha.** Die Höhlenfauna dieses Gebietes umfasst Elemente, von denen einige Affinitäten mit denen aus dem Osten der Balkanhalbinsel aufweisen, andere mit denen von der Krim und dem Kaukasus. Aus der Dobrudscha bekannte Höhlendiplopoden sind die Oniscomorphen-Art *Trachysphaera dobrogica* und eine Unterart des Iuliden *Apfelbeckiella trnowensis*, eine für die Höhlenfauna der Dobrudscha und des zentralen Balkengebirge charakteristische Art.

5. **Westliches Balkengebirge.** Von hier ist die AscospERMophoren-Art *Bulgarosoma bureschi* und die Iuliden-Art *Typhloiulus bureschi* bekannt. Die Höhlenfauna dieses Gebietes wird durch die endemischen Coleopteren *Pheggomisetes*, *Rambousekiella*, *Beronia*, *Beskovia* und *Radevia* sowie durch die Landasseln *Bureschia* und *Balkanoniscus* gut charakterisiert.

6. **Die Karpaten südlich der Donau.** Die Karstgebiete südlich der Donau zwischen dem Morava-Tal und dem Nišava-Timok-Tal sind, was die Höhlendiplopoden betrifft, durch das Vorhandensein der Iuliden-

Gattung *Serboiulus* und der AscospERMophoren-Art *Bulgarosoma crucis* gekennzeichnet. Die Höhlenkäfer sind in diesem Gebiete nur durch *Paradualius*-Arten vertreten, eine Gattung, die auch in den Höhlen des Balkangebirge verbreitet ist.

7. **Banater Gebirge.** Aus den Höhlen des Banates Gebirge kennen wir die AscospERMophoren-Art *Bulgarosoma ocellata* und einen bisher noch nicht beschriebenen Iuliden. Wir heben hervor, dass die Gattung *Bulgarosoma* sowohl für das westliche Balkangebirge, die Karpaten südlich der Donau als auch für das Banater Gebirge charakteristisch ist. Der einzige bisher aus dem Banat bekannte Höhlenkäfer ist eine *Duvalius* (*Duvaliopsis*)-Art der Gruppe *budai*, eine Artengruppe, die auch in den Südkarpaten verbreitet ist.

8. **Südkarpaten.** Aus den Höhlen des Gebietes zwischen Olt-Tal und Timis-Cerna-Tal sind die endemischen AscospERMophoren-Gattungen *Antroleucosoma* und *Dacosoma* bekannt, sodann von den Oniscomorphen troglobionte Arten der Gattung *Trachysphaera* (*T. jonescui*, *T. racovitzae*, *T. spelaea*) und von den Polydesmiden die Arten *Trichopolydesmus eremitis* und *Polydesmus oltenicus*. Charakteristisch für die Südkarpaten und das westliche Balkangebirge ist die troglobionte Art *Trachysphaera orghidani*. Was die Höhlenkäfer betrifft, so sind aus den Südkarpaten die endemischen Gattungen *Sophrachaeta*, *Tismanella* und *Closania* bekannt. Es muss hervorgehoben werden, dass, während die Höhlenkäfer des Banates und der Südkarpaten mit denen der südlichen Dinariden Affinitäten besitzen (Jeannel, 1943, 203), die Höhlendiplopoden Affinitäten besonders mit denen der Karpaten südlich der Donau und der westlichen Balkangebirge aufweisen.

9. **Bihargebirge.** Hier liegt die nördliche Grenze der Verbreitung der Typhloiulinen und gleichzeitig der Höhlendiplopoden im allgemeinen, wobei die einzige aus den Höhlen dieses Gebietes bekannte Art *Typhloiulus* (*Spelaeoiulus*) *serbani* ist. Die Höhlenfauna dieses Gebietes wird durch die Coleopteren *Drimeotus*, *Pholeuon*, *Protopholeuon* und *Duvalius* (*Duvaliotes*) der Gruppe *redtenbacheri* und durch die Landassel *Biharoniscus* gekennzeichnet.

Wenn wir eine allgemeine Analyse der Verbreitung der Höhlendiplopoden der Balkanhalbinsel und der Karpatengebiete vornehmen, so stellen wir fest, dass als südliche Grenze ihrer Verbreitung, wie auch bei den Höhlenkäfern (Jeannel, 1943, 201, 298), der transägäische Meeresstreifen betrachtet werden kann. Die nördliche Abgrenzung der Verbreitung der Höhlendiplopoden liegt, wie wir gesehen haben, im Westen in den Julischen Alpen und im Osten, für einige Gruppen (*Antroleucosomidae*) in den Südkarpaten, für andere in der Dobrudscha (*Apfelbeckiella*) oder weiter nördlich im Bihargebirge (*Typhloiulini*).

Verfolgen wir die Verbreitung der verschiedenen Linien der Höhlendiplopoden, dann tritt augenscheinlich eine Trennung zwischen den Karstgebieten der westlichen Balkanhalbinsel und denen des östlichen Teils derselben auf. So sind die troglobionten AscospERMophoren-Gat-

tungen *Verhoeffeuma*, *Acherosoma*, *Macrochaetosoma* und die Lysiopetaliden-Gattungen *Apfelbeckia*, *Karlabsolonia* und *Antropetalum* nur im Westen der Balkanhalbinsel verbreitet, während die Höhlen-Ascosporeophoren der Familie *Antroleucosomidae* (*Antroleucosoma*, *Dacosoma*, *Bulgarosoma*), die Lysiopetaliden-Gattung *Balkanopetalum* und die Iuliden-Gattung *Apfelbeckiella* nur aus dem Osten der Balkanhalbinsel bekannt sind. Als Grenze zwischen den beiden Gebieten kann die Linie Morava-Vardar betrachtet werden. Wir erwähnen, dass *Verhoeff* (1926—1932, 1880—1887) eine solche Trennung zwischen dem Westen und dem Osten der Balkanhalbinsel für die Diplopoden im allgemeinen verzeichnete und andere Autoren haben dies auch im Falle anderer Wirbellosen-gruppen getan. Hingegen haben einige troglobionte Gruppen, wie beispielsweise die Typhloiulinen unter den Diplopoden, obzwar sie im We-

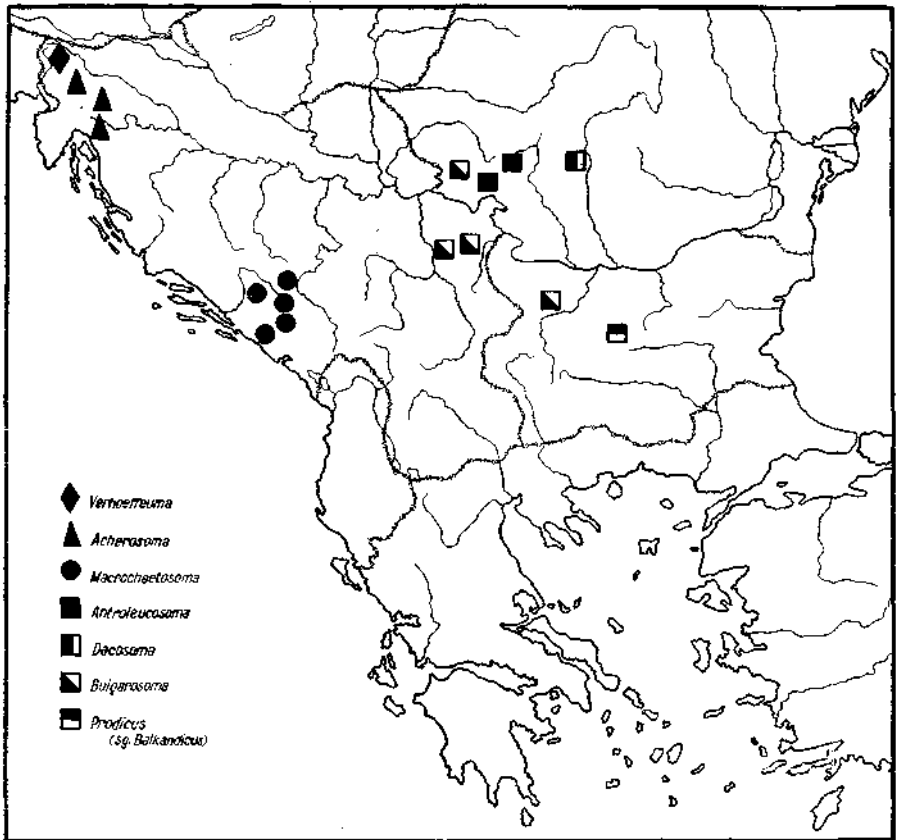


Abb. 1

sten der Balkanhalbinsel vorherrschend sind, ihre Vertreter auch im östlichen Teil der Halbinsel und überschreiten die Linie Morava-Vardar (Abb. 1).

#### Literatur

- Attems, C., 1959: Die Myriopoden der Höhlen der Balkanhalbinsel. Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 63.  
Jeannel, R., 1943: Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, Paris.  
Strasser, C., 1940: Diplopoden des jugoslawischen Draubanats. Prirodsl. Razpr., Ljubljana, T. 4.  
Strasser, C., 1962 a: Die Typhloiulini (Diplopoda Symphyognatha). Atti Mus. Civ. Stor. Natur., Trieste, Vol. XXIII.  
Strasser, C., 1962 b: Diplopoden aus Bulgarien und Jugoslawien. Senck. biol., Bd. 43.  
Verhoeff, K. W., 1926-32: Diplopoda in Bronns Kl. und Ord., Leipzig.

Diskussion: E. Pretner.



## THE ORIGIN OF CAVE ACAROFAUNA

Kazimir Tarman

Institute of Biology, University

Ljubljana

Till now we know from Yugoslav caves 119 species of Acary: 43 species of *Mesostigmata*, 30 species of *Trombidiformes* and 46 species of *Sarcoptiformes* mites. A great majority of all that species are troglophilous animals.

At first we have to say, that the Acary as a sistematic group are phylogenetically very old animals. And so they have a very large distribution around the world. We can find terrestrial Acary just in all ecosystems. The world wide distribution of many families is possible because they have a small body size (they measures from 200  $\mu$  to 5 mm) and so they have no difficulties to find a corresponding enviroment for their living with all abiotic and biotic attributes that they need.

The big majority of terrestrial Acary are soil inhabitants, or are living in the mosses and lichenes, under teh stones and so on. The body of that species is usually very small, it measure from 200  $\mu$  to 2 mm. Their sensory organs are chemoreceptors and tigmoreceptors. Many of them are eyeless. The superfamilia Oribatoidea among which are the most specialised soil dwellers of whole Acary are with little exceptions all blind. The species with rudimentary eyes that are submersed deep in the propodosoma are rare. The special sensory organs of them are trichobotric organs (the old name pseudostigmatic organs) that are related with trichobotries of *Pseudoscorpionida* and *Araneida*. The differenciations and specialisations of them reached a top by Oribatids.

From the ecological standpoint it is interest that the Oribatids are the most commonest group of Acary that we found in our caves. Usually we collected them there, where are the acummulations of organic debris. During past years we made the observations of Oribatids of the soil which is rich on the humic matters in the cave Planinska jama by Planina. This organic soil was dropped to the cave through the crevices in the ceiling. The heap of soil is situated about 200 m from the entrance. The populations of the Acary are composed by *Cilliba cassidea* Herm., *Trachytes pyriformis* Kramar, *Urodinichus* sp. and *Eugamasus loricatus* of *Mesostigmatic* mites; *Trimalaconothrus foveolatus* Willm., *Malaconothrus egregius* Berl., *Oribatula (Zygoribatula) frisiae* Oudms, *Oppia ornata* Oudms., and *Oppia* sp. n. of *Oribatid* mites; *Schwiebea cavernicola* Oudms., and *Pygmephorus spinosus* Kramer of *Acaridia*. In the big individual numbers there are represented both *Oppia* species and *Acaridia* species. All that species have a small body, their lenghts are from

270  $\mu$  to 540  $\mu$ , and all are typical saprophagous animals. They came to the cave through the crevices in the ceiling. Because the rich food they there reproduce. There are also plenty of Collembolae. The primary destructors of the organic residues are a food base for some predators such as: *Eugamasus loricatus*, *Trachytes pyriformis*, *Urodinichus* sp. and *Nicoletiella denticulata* (Schrank 1781) of the Acary and *Lithobius stygius* (Latzel) of the Chilopoda and *Siro duricorius* (Joseph) of the Opilionida.

A bigger number of Oribatids specimens we found also in the rotten wood which was deposited in the cave by the river (Crnulja pećina, Popovo polje). There are living *Phthiracarus pavidus* (Berl.) and *Oribotritia loricata* (Rathke). Larves and nymphs of them are wood boring animals. Some oribatids were found also in the guano of bats and pigeons: especially in a bigger number *Oppia ornata* and more accidentally *Ceratozetes gracilis*, *Oribela apestris* in cave Mamulina pećina near Jošani in Herzegovina. *Oppia ornata* is a known consument of dead animals and faeces.

All mentioned species of the Oribatids are characteristic representatives of the surface soil fauna. The great majority of other species of Oribatids were collected only by accident. Although are Oribatids bodily and physiologically (they have a very low metabolism) preadapted for cave dwelling they gave origin only to two cave forms. The only true cave species are *Belba gratiosa* Willm. and *B. lengersdorfi* Willm. The first one is inhabitant of cave Šipun špilja by Cavtat (near Dubrovnik) and the second one is living in some caves of Middle Europe (Harz, Westfalia, Frankischer Jura, Belgia). *Belba gratiosa* was found by Absolon and some years ago also by biospeleologist B. Sket. *Belba gratiosa* shows a very good adaptive signes of the troglobiont: the animal has no pigment in the skin and has a very long and thiny legs. It is not just a hazard, that was specialisation to the cave mode of life realized by the genus *Belba*. The genus *Belba* is represented among the Oribatids with relative big species (800  $\mu$  to 1000  $\mu$ ) with long legs. The specimens of *Belba gratiosa* are a little smaller (600  $\mu$ ) but their legs are longer in the relation to body size as by the other superficial living relative species. Also their sensilus (receptor hair) of the trichobotric organ is two times longer, as by other *Belba* species. As far as we can judge was just generic signe of Belbids — long legs a decesive factor in the specialisation for cave dwelling. The long legged animals are faster in moving and this is important by the food searching, I mean by the grazing of fungies hyphae.

Among the Mesostigmatic mites there are many troglolyous species. Nearly in no one cave is absent *Eugamasus loricatus* and very frequent is also *Pergamasus crassipes*. They are predators and their prey are Collembolas and the other mites, their larves and nymphs. Till now we don't know the true cave species.



The Trombidiformes give us more examples of the transitions from surface to cave environment. Very illustrative are in this view family *Labidostomidae* and family *Rhagidiidae*. Some species of fam. *Labidostomidae* are known from soil fauna of Middle Europe and North America, all other species are living in warm parts of Africa, Central and South America, Australia and New Zealand. From the caves of Dinaric Carst there are known eight species with two subspecies: *Labidostoma luteum* Kram., *L. longipes* Willm., *Nicoletiella denticulata* Schrank, *N. lyra* Willm., *N. spelaeophila* Willm., *N. absoloni* Willm., *N. a. coronata* Willm., *N. a. acuticornis* Willm., *N. cavernicola* Willm., and *Eunicolina nova* Selln. *Labidostoma luteum*, *Nicoletiella lyra*, *N. denticulata* and *Eunicolina nova* are also known from surface fauna. All other species are known only from caves, and all except *N. cavernicola* are absolutely blind.

The species of genus *Rhagidia* we met specially in the mountain regions under the stones. The true cave species is only *Rhagidia longipes*. *Rhagidia terricola* is a common species which was found in many Slovene caves. Also the genus *Rhagidia* is a good example of the animals that shows a tendency for cave invasion. With regard to horizontal and vertical distribution of the species (Alpine region, North Europe, Arctic and Antarctic region, Sibiria) is clear, that they are stenothermic and stenohigric animals. 14 of 34 species of *Rhagidia* are known from the different caves. They are perhaps diluvial relicts that found their refugium in the mountain regions, in the soil of our beech forests and in the caves.

From the caves of Dinaric Carst are characteristic still two species of Trombidiformes, one of subfamily *Microthrombidiinae*: *Spelaethrombium caecum* Willm. and of subfamily *Trombellinae*: *Trombella bulbifera* Willm. Both species are known from cave Šipun špilja by Cavtat and *Spelaethrombium caecum* also from cave Durović pećina. *Spelaethrombium caecum* subsp. *grandis* Will. is known from a cave south of Popovo polje and from one cave on the island Mljet. By *Trombella bulbifera* are going on a reduction processes of eyes, but the *Spelaethrombium caecum* specimens are eyeless, their crista metopica are big and with good developed sensilus hairs in the trichobotric organs. The majority of related species from both subfamilies are known from tropical and subtropical parts of the world (East Africa, Java, New Guinea, Australia, South America).

The last two species and the whole group of *Labidostomidae* we could have for relicts of terciar fauna.

## References

- Aellen, V. & P. Strinati, 1962: Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. *Rev. Suisse de Zool.*, 69, 3—66.
- Aoki, Jun-ichi, 1966: Results of the Speleological Survey in South Korea 1966. V. Damaeid Mites (Acari, Cryptostigmata) Found in a Limestone Cave of South Korea, *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo* 9 (4), 563—569.
- Kunst, M., 1962: *Oribella cavatica* n. sp. eine neue Moosmilbe aus dem Guano der Fledermäuse (Acarina: Oribatei). *Acta Univ. Carolinae-Biologica Suppl.*, 1—6.
- Rusek, J., 1965: Soil and Caves as the Environment. *Problems of Speleological Research*, 163—166.
- Tarman, K., 1958: Soil Fauna in Caves. *Frag. Balc.* II, 10—15.
- Tarman, K., 1958, *Edafska favna v kraških jamah*, II. jug. speleol. kongr. Split, 179—182.
- Willmann, C., 1941: Die Acari der Höhlen der Balkanhalbinsel. *Studien aus dem Gebiete der Allgemeinen Karstforschung, der Wissenschaftlichen Höhlenkunde, der Eiszeitforschung und den Nachbargebieten*, *Biol. Serie* Nr. 8, 1—80.

## CHIROPTÈRES CAVERNICOLES DES MONTS-CANTABRIQUES (Espagne)

Yves Tupinier

Service de Biologie Souterraine Faculté des Sciences

Lyon

Au cours du mois de Juillet 1964, nous avons visité quelques cavités de la province de Santander afin d'y rechercher les Chiroptères présents à cette époque de l'année. Cette région compte un grand nombre de grottes creusées dans les calcaires du Crétacé inférieur. Les captures ont été faites dans des cavités du versant atlantique.

### Grottes visitées

**Grottes du Val d'Ason** (25 km au Sud-Est de Santander)

a) Lieu-dit »Las Cuevas«

Coordonnées	0° 05' 15" Est 43° 13' 15" Nord
Altitude	450 mètres
Température	19° C

Ces petites cavités constituées par des fissures étroites, peu profondes (20 à 30 m) s'ouvrent dans un versant Est. Une colonie hétérogène de *Rhinolophus ferrumequinum* et *Rhinolophus euryale* la fréquente.

b) Grotte de la Cubera. Sur le territoire de la commune d'Arredondo, cette cavité a comme coordonnées:

0° 04' 50" Est  
43° 15' 00" Nord,

pour une altitude de 200 m. Une exsurgence et une suite de très petites cavités composent cet ensemble. Ces petites anfractuosités — de moins de 5 mètres de profondeur — subissent l'influence de l'extérieur. C'est ainsi que l'on relève:

	Température	Humidité relative
Extérieur	26,3 °C	62 %
1 <sup>e</sup> cavité	22,2 °C	78 %
2 <sup>e</sup> cavité	21,4 °C	75 %

Dans ce gîte nous avons rencontré une colonie de *Rhinolophus euryale* et quelques individus de *Myotis emarginatus*.

**Grotte dite »Castanera«**. A 8 km au Sud de Santander, sur le commune de Villanueva de Villaesusa, entre La Concha et Obregon, cette

grotte s'ouvre dans le fond même de la vallée. Une galerie de 150 m, parcourue par un ruisseau et comptant trois accès, constitue cette cavité. La température relevée est de 15 °C. Cette grotte abrite deux colonies, une composée de *Myotis myotis*, *Miniopterus schreibersi* et *Rhinolophus euryale* et une seconde constituée par des *Miniopteres*.

### Espèces rencontrées

#### *Miniopterus schreibersi* (Natterer, 1819)

Seules des femelles ont été capturées. Cette espèce étant bien connue en Espagne du Nord par les travaux de Balcells (1, 2 et 3), nos observations confirment les connaissances sur la répartition géographique de cette espèce.

#### *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)

Cette espèce que l'on connaît comme très répandue en Europe, est représentée dans cette région par de petites colonies. Par leur morpho-

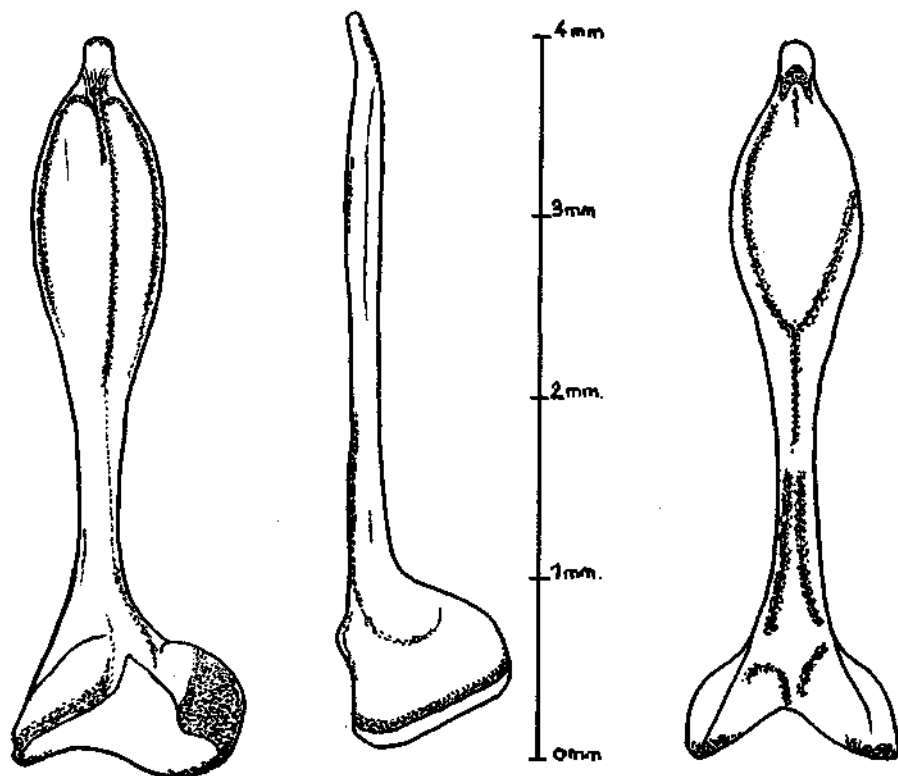


Fig. 1. Os pénien de l'adulte *Rhinolophus ferrumequinum*; ZF 7709.

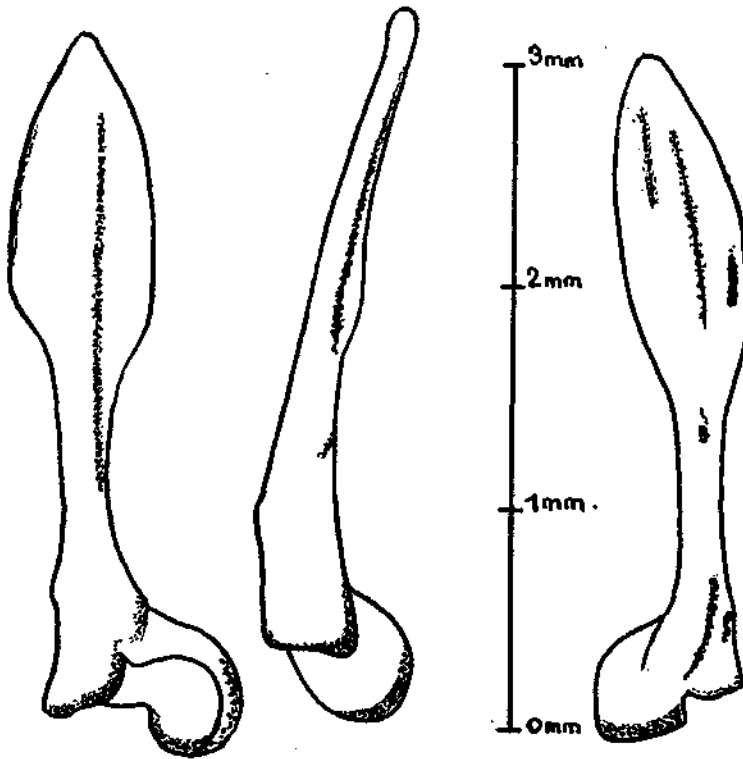


Fig. 2. Os pénien du jeune *Rhinolophus ferrumequinum*, ZF 7104.

logie externe, les individus récoltés présentent une analogie avec les critères définissant l'espèce. Sur le matériel rapporté, un examen du baculum a été fait. Les os sont préparés selon White\*. L'étude porte sur adulte et sur jeune. C'est ainsi que l'os pénien de l'adulte est conforme à la description de Lanza (7 et 8), alors que chez le jeune, qui présente encore des cartilages de conjugaison, le profil est plus courbe, plus particulièrement à l'extrémité proximale. Cette silhouette se rapproche beaucoup plus de celle que donne Topal (11). Il apparaît que l'âge joue un rôle dans la morphologie de cet os. L'ossification en cours, à l'origine de la disparition de parties cartilagineuses lors de la préparation, peut conférer à cet os une forme différente de celle de l'os de l'adulte.

\* Cette méthode sera suivie pour les bacula dont il est question dans cette note (12).

*Rhinolophus euryale* Blasius, 1853

Cette espèce méridionale a toujours été rencontrée en colonie hétérogène. Le lot capturé présente des mensurations d'avant-bras comprises entre 44,4 et 49,1 mm pour les mâles, et entre 46,5 et 48,0 mm pour les femelles. La configuration des os péniens, dont deux ont été retenus (prélevés sur des individus ayant comme longueur d'avant-bras 45,5 et 47,0 mm) est identique. Là encore, le dessin se rapproche plus de celui de Topal (11) que de celui de Lanza (8), par la profondeur de l'échancrure de l'extrémité proximale. Là encore, des parties non entièrement ossifiées peuvent disparaître lors de la préparation comme dans le cas de *Rh. ferrumequinum*.

*Myotis (Selysius) emarginatus* (E. Geoffroy, 1806)

Cette espèce était déjà connue dans la péninsule ibérique puisque rencontrée au Portugal. Récemment un fragment de crâne trouvé dans un pelote de rapace nocturne à Lanestosa (9) à une dizaine de kilomètres à l'Est de notre point de capture, pose le problème de la présence de cette espèce dans cette région, l'auteur hésitant entre *emarginatus* et *nattereri*, cette dernière étant répandue en Espagne. Une visite à la grotte de la Cubera à Arredondo (Santander) a permis la rencontre d'une petite

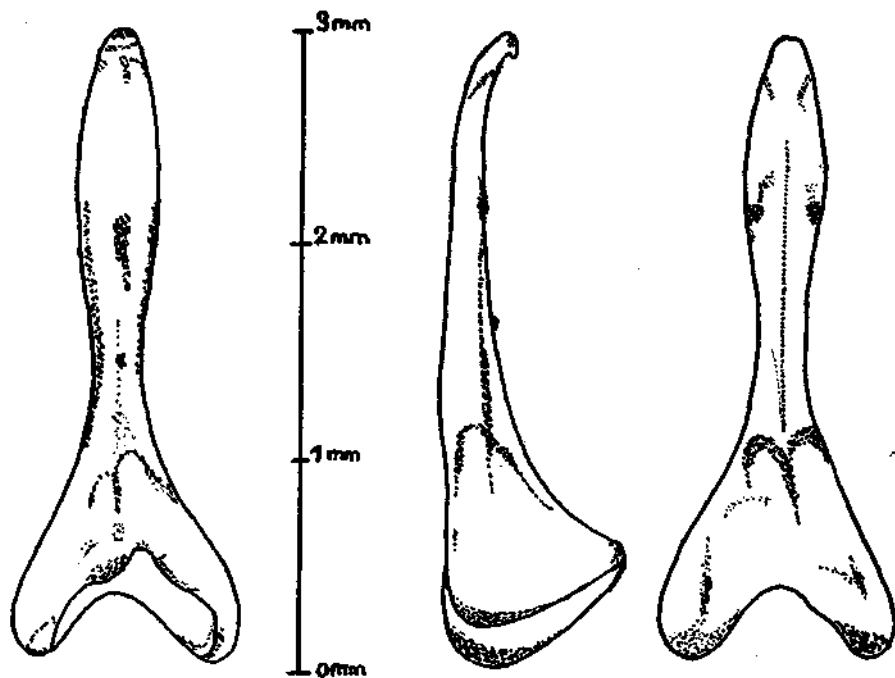


Fig. 3. Os pénién de *Rhinolophus euryale*, ZF 7706.

colonie de *Myotis emarginatus* le 11 juillet 1964. La détermination a été fondée sur l'examen de femelles qui seules ont pu être capturée et qui portaient encore le jeune de l'année.

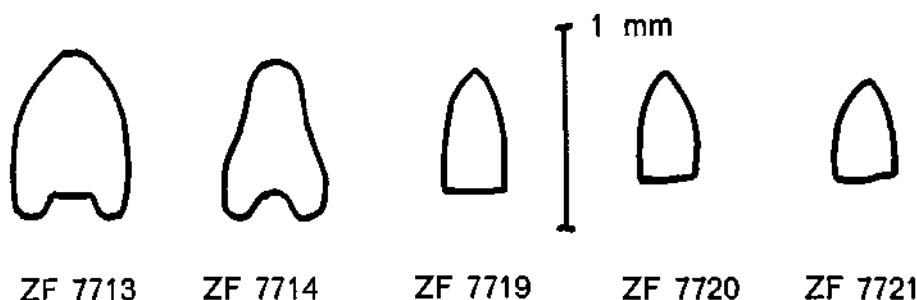


Fig. 4. Bacula de *Myotis myotis*.

*Myotis (Myotis) myotis* (Borkhausen, 1797)

*Myotis myotis* n'est pas une nouveauté pour cette région (3). Il était séduisant dans ces contrées méridionales de détecter l'espèce voisine *Myotis oxygnathus* (Monticelli, 1885). Un lot de dix individus (5 mâles et 5 femelles) a été examiné. Les bacula ont été préparés. Trois se rapportant à des individus de petite taille (avant-bras de 59,5, 59,5 et 60,0 mm) n'ont donné que des formes rudimentaires en cours d'ossification. Par contre un mâle ZF 7714 (avant-bras de 61,5 mm) possède un baculum typique de *myotis* (11) et l'autre, ZF 7713, (avant-bras de 62 mm) présente un os pénien de forme plus massive aux bords latéraux convexes, une échancrure assez large rappelant les formes d'*oxygnathus* (11).

Devant ces différences, les crânes de ces deux mâles ont été préparés ainsi que celui d'une femelle, ZF 7718, (avant-bras: 61 mm). Les mensurations de ces crânes:

	ZF 7713 mm	ZF 7714 mm	ZF 7718 mm
longueur condylo-basale . . . . .	22,4	23,0	21,4
largeur bizygomatique . . . . .	14,6	16,7	14,4
rétrécissement interorbitaire . . . . .	5,8	5,9	5,6
rangée dentaire sup. C-Ms . . . . .	9,8	10,3	9,7
rangée dentaire inf. C-Ms . . . . .	10,7	10,8	10,6

et plus particulièrement la longueur condylo-basale et celle de la rangée dentaire supérieure (C-Ms), montrent que nous sommes bien en présence de *Myotis myotis*. Pour ZF 7713, l'hypothèse que nous sommes devant un hybride n'est pas invraisemblable.

Ainsi donc, au cours de ces quelques recherches, nous avons rencontré cinq espèces de Chiroptères. Si pour quatre d'entre elles, nous avons confirmé les observations déjà publiées sur leur répartition géo-

graphique, pour la cinquième, *Myotis emarginatus*, la découverte de cette espèce en Espagne permet de placer un jalon entre le Portugal et la France méridionale. On notera que cette espèce semble fréquenter les versants atlantiques de la péninsule ibérique. L'examen des bacula ne semble pas autoriser la distinction de formes locales pour *Rhinolophus ferrumequinum* et *euryale*. Pour *Myotis myotis* les variations connues des formes de l'os pénien sont telles qu'il ne nous est pas possible de tirer des conclusions dans ce sens.

### Bibliographie

1. Balcells : Murcielagos cavernícolas del país vasco-navarro: campaña 1958—1960 — SPELEON tomo XIV num's 1—4.
2. Balcells : Nuevos datos faunísticos de murcielagos y nictéridos del país vasco-navarro: campaña de 1961.
3. Balcells : Murcielagos del Norte central español — Boletín «Sancho el Sabio» Año V tomo V num's 1—2 1961.
4. Bauer, K.: Zur Kenntnis der Fledermausfauna Spaniens — Bonn. zool. Beit. Heft 4, 1958.
5. Cabrera : Fauna iberica, mamíferos (Mus. nac. Cienc. nat. 1914).
6. Harrison D. L.: Notes on a collection of Bats (Microchiroptera) from the Iberian Peninsula — Bonn. zool. Beit. Heft 1, 1958.
7. Lanza : Fauna d'Italia — Chiroptera (Edizioni Calderini Bologna) 1959.
8. Lanza : Notizie sull'osso peniale dei chiropteri europei e su alcuni casi di parallelismo morfologico — Monitore Zoologico Italiano Vol. LXVII, 1—2 (1959).
9. Niethammer J.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens [Z. Säugetierk. 29 (4) Juli 1964].
10. Tupinier Y.: Chiroptères cavernicoles des Monts-Cantabriques (Espagne) — Bull. Soc. Linnéenne de Lyon 34<sup>e</sup> année, p. 220—227 (juin 1965).
11. Topal G.: Morphological Studies on the Os Penis of Bats in the Carpathian Basin — Ann. Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici Tomus L, 1958.
12. White J.: A practical method for mounting the bacula of small mammals — Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas. Received August 28, 1950.

Cartes au 1/50 000 de l'Instituto Geografico y Cadastral



## **OBSERVATIONS SUR LE DÉVELOPPMENT DU PROTÉE**

Albert Vandel, Jacques Durand et Michel Bouillon

Laboratoire Souterrain du C. N. R. S.

Moulis

### **Résumé**

Étude de la reproduction et du développement du Protée fondée sur les élevages de cet Urodèle, dans la grotte-Laboratoire du Laboratoire Souterrain du C. N. R. S.

### **Introduction**

La création de Laboratoires souterrains, installés dans des grottes permet de poursuivre, dans les meilleures conditions, l'élevage des animaux cavernicoles. Grâce à eux, il est possible de suivre le développement des formes souterraines qui, il y a quelques années encore, demeurait à peu près totalement inconnu. L'élevage de nombreuses espèces cavernicoles a été entrepris au Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique, situé à Moulis (département de l'Ariège) dans les Pyrénées Centrales.

### **L'élevage de protées au laboratoire souterrain du C. N. R. S.**

Le Protée représentant le seul Vertébré cavernicole connu en Europe, nous nous sommes proposés, dès la création du Laboratoire souterrain du C. N. R. S., d'entreprendre l'élevage de cet Urodèle. Ce projet a été mis en exécution dès l'achèvement de la Grotte-Laboratoire.

Tous les individus placés en élevage proviennent des grottes de la région de Postojna. Ils correspondent à six lots récoltés en 1952, 1953, 1959, 1961, 1962 et 1964.

Les animaux placés en élevage ont été répartis en neuf bassins de diverses dimensions; le plus grand d'entre eux mesure 12 mètres de long. Ces bassins sont alimentés en eau courante grâce à une captation effectuée dans la grotte elle-même. L'eau se maintient, toute l'année, à une température très constante (11,5°). Les bassins sont garnis de grosses pierres, d'argile et de limon prélevés dans la grotte. Les bassins sont recouverts de toiles de plastique souple, de couleur noire. Ainsi, l'obscurité totale est maintenue dans les bacs.

Une nourriture abondante est régulièrement fournie aux Protées. Elle consiste en Gammares, larves de Chironomes et autres Insectes aquatiques, petits têtards, etc.

Maintenus dans ces conditions, le taux de mortalité est constamment demeuré très bas.

### La reproduction des Protées

Le spermatophore du Protée et le déroulement de la parade nuptiale ont été observés et décrits par W. Briegleb (1961). Nous-mêmes avons observé, à plusieurs reprises, les phases de la parade nuptiale. En particulier, H. Coiffait et M. Bouillon ont suivi, le 3 mai 1962, la parade nuptiale exécutée par un couple de Protées. L'observation a pu être poursuivie pendant une heure. Les deux partenaires se saisissent soit par une patte, soit par la queue. Pendant toute la durée de la parade nuptiale, les deux partenaires donnent de brusques coups de queue. Les attitudes observées sont très variées. A un moment, la femelle est demeurée immobile, reposant sur le dos, la face ventrale tournée vers le haut. La figure la plus remarquable fut l'enlacement des deux partenaires, enroulés l'un autour de l'autre, à la façon d'un caducée, mais disposés en tête-bêche.

### La ponte

La ponte et les oeufs du Protée ont été déjà observés par F. E. Schulze (1876), Marie von Chauvin (1882, 1883) et E. Zeller (1888, 1889).

Dans nos élevages, les premières pontes ont été observées en 1955; mais les oeufs pondus ne se sont point développés. C'est à partir de 1958 que les Protées maintenus en élevage ont régulièrement déposé des pontes qui se sont normalement développées.

Ces pontes ont été déposées aux époques suivantes:

- 1<sup>ère</sup> ponte: août-septembre 1958,
- 2<sup>ème</sup> ponte: décembre 1959—janvier 1960,
- 3<sup>ème</sup> ponte: mars 1961,
- 4<sup>ème</sup> ponte: décembre 1962,
- 5<sup>ème</sup> ponte: janvier—février 1963,
- 6<sup>ème</sup> ponte: décembre 1963,
- 7<sup>ème</sup> ponte: février—mars 1965.

La ponte n'est point déposée en une seule fois. Son accomplissement s'étale sur une, deux ou trois semaines.

Le nombre d'oeufs déposés est très variable. Zeller signale que la ponte qu'il avait observée comprenait 76 oeufs. Les pontes observées au Laboratoire de Moulis comprennent de 20 à 60 oeufs. Les pontes sont toujours déposées à la face inférieure de grosses pierres plates. Les parents demeurent au voisinage de la ponte. Ils assurent le renouvellement de l'eau grâce à des battements réguliers de la queue qui s'opposent au dépôt d'argile sur la gangue muqueuse des oeufs. Dans les bassins nouvellement construits, des regards vitrés ménagés dans les parois, et disposés devant les lieux de ponte, permettent de suivre le développement des oeufs, sans déranger les parents.

### L'oviparie

Ces observations établissent sans conteste que la reproduction du Protée correspond à l'oviparie. Nous n'avons jamais observé aucune tendance à la viviparie. Nous tenons pour certain que les faits de viviparie signalés par Michahelles (1831), Nusbaum (1907) et Kammerer (1907, 1912) correspondent à des manifestations anormales, résultant de conditions d'élevage défavorables ou ne correspondant point à l'ambiance naturelle dans laquelle vivent les Protées.

### Le développement embryonnaire

Le développement embryonnaire du Protée a été suivi et décrit par Briegleb (1962).

### La durée du développement embryonnaire

Zeller mentionne que les oeufs dont il a suivi le développement ont donné naissance à des larves en 90 jours, soit trois mois.

L'éclosion des jeunes larves issues d'une même ponte se succède au cours d'une période qui s'étend sur plusieurs jours, voire sur plusieurs semaines. Les embryons issus de la première ponte se sont développés en 4—5 mois. Le développement de la seconde ponte a été plus rapide. La durée du développement embryonnaire est comprise entre 108 et 117 jours, soit environ 3 mois et demi. Les embryons des pontes suivantes ayant été utilisés pour des recherches expérimentales, les durées observées ne peuvent point être retenues.

### La larve

La larve du Protée a été tout d'abord observée par E. Zeller (1888, 1889). Nous avons décrit et figuré les larves de Protée dans deux publications antérieures (Vandel et Bouillon, 1959 a et b). Rappelons seulement que cette larve est remarquable par la présence dans les téguments de nombreux chromatophores qui donnent à la larve un aspect noirâtre, et par la présence d'un oeil fort apparent.

### L'évolution de la pigmentation

La pigmentation de la larve persiste pendant la première année du développement. Ce n'est que vers l'âge de 18 mois que les jeunes Protées acquièrent la couleur blanche caractéristique de l'adulte. La décoloration intéresse d'abord la tête et la région antérieure de la larve. Ce n'est que plus tard qu'elle s'étend à la région postérieure du corps.

On sait depuis longtemps que les Protées adultes se pigmentent lorsqu'ils sont maintenus à la lumière. Les larves dont nous disposons nous ont permis d'éprouver l'action de la lumière sur le Protée dès le moment de la naissance. Parmi plusieurs larves maintenues à la lumière, l'une

s'est développée normalement; elle est actuellement âgée de deux ans et demi. Cette larve ne s'est point décolorée; bien au contraire, ses chromatophores se sont multipliés, et sa couleur est devenue noir foncé.

### L'évolution de l'appareil oculaire

L'évolution de l'oeil du Protée a été suivie de façon détaillée par J. Durand (1963 a, b et c).

### La croissance

Les élevages poursuivis dans la grotte-Laboratoire de Moulis ont permis de suivre l'évolution et la croissance du Protée (Vandel, Durand et Bouillon, 1964).

Sept individus nés en janvier 1959 poursuivent un développement normal. Ils sont donc âgés de six ans et demi. Encore que les différences individuelles soient assez fortes, les courbes de croissance des sept individus demeurent groupées.

On note un certain fléchissement de la courbe au moment où les jeunes atteignent l'âge de 2—3 ans.

Le taille des jeunes Protées a passé de 20 mm. au moment de l'éclosion, à des dimensions comprises entre 195 et 145 mm. à l'âge de six ans. La croissance est donc très lente chez le Protée, condition qui est caractéristique des animaux cavernicoles (Vandel, 1964). Il convient de remarquer que le diamètre des jeunes animaux ne s'accroît pas parallèlement à leur longueur. Le diamètre du corps des plus gros exemplaires âgés de six ans varie entre 10 et 15 mm.

En tenant compte de ces données, et du fait que les Protées ne deviennent sexués que lorsqu'ils ont atteint une taille d'environ 240 mm., il apparaît probable que ces Urodèles ne sont capables de se reproduire qu'à l'âge de dix ans.

### Bibliographie

- Briegleb (W.): Zool. Anz. 166; 1961; pp. 87—91.  
 Briegleb (W.): Z. Morphol. Ökol. Tiere. 51; 1962; pp. 271—334.  
 Chauvin (M. von): Zool. Anz. 5; 1882; pp. 330—332.  
 Chauvin (M. von): Zeit. wiss. Zool. 38; 1883; pp. 671—985.  
 Durand (J. P.): Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. 255; 1963 a; pp. 286—288.  
 Durand (J. P.): Bull. Soc. Zool. France 88; 1963 b; pp. 278—298.  
 Durand (J. P.): Spelunca. Mémoires. N° 3; 1963 c; pp. 181—184.  
 Kammerer (P.): Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 57; 1907; pp. 277—292.  
 Kammerer (P.): Archiv. Entwickl. mech. 33; 1912; pp. 349—361.  
 Michahelles: Isis von Oken; 1831; pp. 499—510.  
 Nusbaum (J.): Biol. Centralbl. 27; 1907; pp. 370—375.  
 Schulze (F. E.): Zeit. wiss. Zool. 26; 1876; pp. 350—354.  
 Vandel (A.): Biospéologie. Paris. 1964.

Vandel (A.) et Bouillon (M.): *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris.* 248; 1959; pp. 1267—1272.

Vandel (A.) et Bouillon (M.): *Annales Spéléologie.* 14; 1959; pp. 111—127.

Vandel (A.), Durand (J. P.) et Bouillon (M.): *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris.* 259; 1964; pp. 4801—4904.

Zeller (E.): *Zool. Anz.* 11; 1888; pp. 570—572.

Zeller (E.): *Jahreshefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg.* 1899; pp. 131—138.

Discussion: R. Husson.



## LES CERATOPOGONIDAE (DIPTERA) DES GROTTES DE LA REPUBLIQUE DU CONGO

Gisèle Vattier et Jean-Paul Adam

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer

Brazzaville

### Résumé

Les auteurs ont récolté plus de 10.000 Diptères Ceratopogonides dans les grottes du Congo. Ils exposent leur technique du piègeage lumineux et en analysent les premiers résultats. Pour *Dasyhelea adami*, espèce troglobie très abondante, une étude biologique a été faite. *Dasyhelea flava* est troglophile comme sans doute aussi deux autres espèces plus rares. Vingt quatre autres sont considérées comme troglaxènes.

Les diptères nématocères de la famille des *Ceratopogonidae* comprennent de nombreuses formes hématophages à l'état imaginal. D'autres dont les pièces buccales sont réduites se nourrissent de nectar et ont un rôle important de pollinisateur (Dessart, 1961). Il semble enfin que certaines espèces puissent être, suivant le terme de Roubaud (1933), «autogènes».

Les larves des diverses espèces colonisent de nombreux biotopes aqueux ou à forte humidité et très riches en matières organiques. Ainsi, bien que la portée de vol de la plupart des espèces soit faible, la multitude des gîtes larvaires possibles fait que les Cératopogonides adultes peuvent être eux-mêmes capturés dans des milieux variés. N'ayant trouvé, dans la littérature spécialisée, qu'une seule référence à une espèce récoltée dans une grotte (Harant & Baur, 1946), nous avons pensé qu'il serait intéressant de prospecter le domaine souterrain du Congo où d'autres études étaient alors en cours. La présente communication fait état de nos premiers résultats.

### Le milieu cavernicole en région tropicale

Les conditions des grottes de la zone intertropicale d'Afrique sont bien différentes de celles des régions tempérées. Si l'obscurité leur est un facteur commun et que l'humidité y demeure également toujours très forte, par contre la température est dans celles-là nettement plus élevée. En Europe on trouve, suivant l'altitude, entre 0° (grottes glacières) et 12°. Au Congo nous avons relevé une température de 24°, 5 dans toutes les grottes explorées, avec 1/2° en plus ou en moins suivant la localité. Heutz & Leloup, (1954) notent pour les grottes prospectées par eux au Congo ex-Belge, des températures variant entre 18 et 24° C.

De telles températures rendent compte de l'existence, dans les grottes tropicales, d'arthropodes appartenant à des groupes à métabolisme normalement élevé et en particulier à toute une série d'insectes hématophages qui font défaut dans les grottes paléarctiques.

Une autre différence importante entre les deux zones géographiques tient à la présence, très fréquente dans les grottes tropicales, d'importantes colonies de chauves-souris où figure souvent l'élément parfaitement original des *Mégachiroptères* frugivores.

A ces caractères «internes» s'ajoutent des facteurs extrinsèques au milieu souterrain. Ce sont d'une part les conditions climatiques qui peuvent, à certaines heures de la nuit, être au dehors très voisines de celles qui règnent dans la grotte; d'autre part la violence et l'intensité des précipitations à certaines saisons qui se traduisent par un gonflement extrêmement rapide des portions épigées des rivières souterraines. S'expliquent ainsi la richesse de la faune troglophile et l'existence dans les grottes de nombreux troglaxènes laissés là par la prompte décrue qui succède à un épisode torrentiel avec apport de grandes masses de matériaux en grande partie comestible.

On peut ainsi schématiser la grotte tropicale par:

- une température particulièrement favorable à la vie des insectes à métabolisme relativement actif que sont les hématophages,
- une abondante masse d'aliments favorables au développement des stades préimaginaux,
- une source abondante et constante de nourriture, pour les imagos des groupes sanguisuges, représentée par les chiroptères.

### Les méthodes de capture

Lors de nos premières explorations, nous avons constaté que, dans certaines cavernes, le port de la lampe électrique frontale était très pénible. En effet des nuages de petits insectes se précipitaient vers le réflecteur et de nombreux individus s'égarèrent dans les yeux les narines et la bouche du spéléologue. C'est cette phototaxie positive de nombreux insectes qui nous orienta vers l'emploi de pièges lumineux.

Après quelques tâtonnements nous avons adopté un dispositif très simple constitué par un «moule à Savarin» en aluminium dont l'orifice central était occupé soit par une ampoule à filament de tungstène de 25 à 150 W, soit par une ampoule à lumière noire de 75 à 125 W, soit enfin par une ampoule à ultraviolet de 250 W. La concavité torique du moule était à demi remplie d'alcool à 75° où se noyaient les insectes attirés.

Quelques essais ont été faits également avec deux autres types de pièges dont l'un utilisait la lumière «froide» de tubes à décharges.

Nous avons effectué des séances de capture dans six grottes. L'une était parfaitement azoïque; trois renfermaient des *Ceratopogonides* en même temps d'importantes colonies de Roussettes.



## Espèces capturées

Nous avons récolté plus de dix mille *Ceratopogonidae* appartenant à quatorze genres différents et comprenant des représentants de vingt quatre espèces. Quinze des espèces nouvelles ainsi découvertes sont citées dans le tableau 1.

Tableau 1: Liste des genres et espèces de *Ceratopogonidae* des grottes du Congo

Genre <i>Bezzia</i>	<i>B. meyens</i> n. sp.
Genre <i>Ceratopogon</i>	<i>C. (Brachypogon) hamont</i> n. sp. <i>C. (Isohelea) emphuxi</i> n. sp. <i>C. (Isohelea) mireillae</i> n. sp. <i>C. (Isohelea) brazzai</i> n. sp.
Genre <i>Culicoides</i>	<i>C. grenieri</i> n. sp. <i>C. rageau</i> n. sp.
Genre <i>Dasyhelea</i>	<i>D. adami</i> n. sp. <i>D. flava</i> <i>D. sp.</i>
Genre <i>Forcipomyia</i>	<i>F. sp. 1</i> <i>F. sp. 2</i>
Genre <i>Lastohelea</i>	<i>L. sp.</i>
Genre <i>Monohelea</i>	<i>M. andrei</i>
Genre <i>Nilobezzia</i>	<i>N. (Parrotia) trogliphila</i> n. sp. <i>N. (Parrotia) congolensis</i> n. sp.
Genre <i>Palpomyia</i>	<i>P. taufflebi</i> n. sp. <i>P. sp.</i>
Genre <i>Parabezzia</i>	<i>P. insolita</i> n. sp.
Genre <i>Probezzia</i>	<i>P. pajoti</i> n. sp. <i>P. nzuari</i> n. sp.
Genre <i>Stenoxenus</i>	<i>S. pauliani</i> n. sp.
Genre <i>Stilobezzia</i>	<i>S. challieri</i> n. sp. <i>S. vandeli</i> n. sp.

Genre indéterminé en cours d'étude.

La faune de la grotte de Meya-Nzouari est particulièrement riche puisque toutes les espèces citées en proviennent à l'exception de *Dasyhelea flava* prise dans la grotte de Doumboula et *Culicoides* sp. (un seul exemplaire) capturé à M'Poka.

Sur un total de 11.763 *Ceratopogonidae* capturés en 96 heures de fonctionnement des pièges dans la grotte de Meya-Nzouari, nous avons noté la répartition suivante:

- a) lumière polychromatique . . . . . 61/heure (1.400 en 23<sup>h</sup>)  
 b) lumière ultra-violette . . . . . 126/heure (3.452 en 28<sup>h</sup>)  
 c) lumière noire . . . . . 129/heure (6.821 en 45<sup>h</sup>)

Les deux autres types de pièges n'ont été utilisés jusqu'alors que pour de courtes périodes d'essais. Il faut noter cependant qu'ils ont permis la capture d'espèces jamais trouvées dans les trois autres modèles.

Les fréquences horaires relatives des diverses espèces capturées à Meya-Nzouari dans chacun des trois modèles de pièges apparaissent sur le tableau (2) projeté. Pour *Dasyhelea adami*, seule espèce suffisamment abondante pour permettre une analyse des résultats, on note une attraction nettement plus forte par les ondes lumineuses de fréquence élevée.

**Tableau 2:** Comparaison des nombres de Cératopogonides capturés par heure pour chaque type de lumière  
(Grotte de Meya-Nzouari)

Genre et Espèce	Lumière Polychromatique	Lumière Ultra-violette	Lumière Noire
<i>Bezzia meyenisi</i>	0,02	0	0
<i>Ceratopogon (Brachypogon) hamoni</i>	N'ont été pris qu'avec les deux types de pièges en cours d'expérimentation.		
<i>Ceratopogon (Isohelea) emphuzi</i>			
<i>Ceratopogon (Isohelea) mireillae</i>			
<i>Ceratopogon (Isohelea) brazzai</i>			
<i>Culicoides grenieri</i>	0,17	0,03	0,02
<i>Culicoides rageaui</i>	0,04	0	0
<i>Dasyhelea adami</i>	60,11	125,59	128,44
<i>Dasyhelea sp.</i>	0,09	0	0
<i>Forcipomyia</i> (2 sp.)	0,09	0,03	0
<i>Lasiohelea sp.</i>	0,13	0	0
<i>Monohalea andrei</i>	0,04	0	0
<i>Nilobezzia (Parrotia) trogliphila</i>	0,04	0,07	0,15
<i>Nilobezzia (Parrotia) congolensis</i>	0,04	0	0,04
<i>Palpomyia tauffliebi</i>	0	0,11	0
<i>Palpomyia sp.</i>	0	0,11	0,04
<i>Parabezzia insolita</i>	0	0,03	0
<i>Probezzia pajoti</i>	0,04	0	0
<i>Probezzia nzuari</i>	0	0	0,02
<i>Stenozenus pauliani</i>	0	0	0,02
Genre indéterminé en cours d'étude	0,04	0	0,04
<i>Stilobezzia challieri</i>	0,04	0	0,02
<i>Stilobezzia vandeli</i>	0	0	0,14

Cette espèce est de loin la plus fréquente puisque les chiffres du tableau précédant portent sur la capture de 11.673 individus. Les autres espèces sont beaucoup plus rares. En dehors de *Nilobezzia troglophila* et de *Stilobezzia vandeli* dont nous avons récolté respectivement 12 et 7 exemplaires, les autres espèces ne nous sont connues que de quelques rares individus, parfois un seul. Dans la grotte de Doumboula où *Dasyhelea flava* est abondant, nous n'avons utilisé jusqu'alors que le piège à lumière «froide».

Nous avons observé que, pour *Dasyhelea adami*, le gîte larvaire était constitué par les dépôts de guano semi-fluide de la galerie en aval. Les élevages de larves menés à bien ne nous ont permis d'obtenir aucune autre espèce. Le cycle vital de *Dasyhelea adami* se déroule ainsi entièrement dans la grotte. Deux spécimens de l'espèce ont cependant été pris dans la vallée boisée où s'ouvre la grotte, et un autre dans le fond d'une profonde doline boisée voisine; aucun n'a jamais été trouvé dans les abondantes récoltes faites au piège lumineux, à la limite de la savane et de la forêt, aux environs immédiats de la grotte.

#### Notes sur la biologie d'un Cératopogonide troglodite: *Dasyhelea adami* n. sp.

L'espèce a été découverte dans la grotte de Meya-Nzouari qui en constitue le seul gîte actuellement connu. Les imagos y ont depuis lors toujours pu être capturés en grand nombre en divers points de la galerie en aval.

La grotte, d'une étendue de neuf cent quatre vingt huit mètres comprend, à partir de l'aven d'entrée deux régions bien distinctes:

— une galerie en aval de section importante (15 à 25 mètres de largeur sur 10 à 15 mètres de hauteur) qui débouche par deux ouvertures superposées dans une étroite vallée densément boisée. Elle est parcourue par une rivière souterraine.

— un réseau en amont qui comprend trois étages successifs: avec, à la partie inférieure une galerie de section irrégulière parfois très étroite, forme un cañon souterrain où coule la rivière; un réseau fossile de parcours plus aisé double le précédent à quelques mètres plus haut, sa voute se trouve à 1 mètre 60 ou 2 mètres au-dessus d'un sol le plus souvent uni et recouvert d'éléments meubles; des portions de second étage existent enfin dans la partie terminale du réseau en amont qui s'achève en cul de sac.

Pour le biologiste, les deux régions de la grotte sont très différentes. En effet l'air, dans la partie amont borgne, est parfaitement immobile. Par contre la galerie aval, hors les corniches supérieures les niches des parois et les fissures entre les blocs rocheux, est parcourue par un courant d'air constant quoique de force variable.

Par ailleurs le peuplement chiroptérien n'est pas le même dans les deux régions. Les portions axiales de la voute de la grande galerie aval sont occupées par une énorme colonie de chauves-souris frugivores

(*Roussettus aegyptiacus*) tandis que quelques microchiroptères s'abritent dans les portions les plus excentriques. Dans le réseau amont par contre on ne voit jamais de Roussettes mais les microchiroptères sont nombreux qui appartiennent à plusieurs espèces des genres *Rhinolophus* et *Mi-niopterus*.

Cette différence dans le peuplement se traduit par l'existence sur le sol de la galerie aval d'importants dépôts de guano pâteux ou semi-liquide, alors que les fèces plus sèches des chauves-souris insectivores du réseau amont se mêlent de façon homogène au sol pulvérulent des galeries ou recouvre d'une légère poussière organique l'eau des gours et des flaques.

Cette dualité du milieu et la faible capacité de vol des Cératopogonides rendent compte de la répartition des *Dasyhelea adami* telle que la fait apparaître les résultats de nos piègeages. Ainsi 3<sup>h</sup> 45 de fonctionnement d'un piège à ultraviolet dans la galerie en aval et le même temps d'activité d'un piège identique placé à la même distance de l'entrée (160 m) dans la galerie aval et dans le réseau en amont, ont donné dans le premier cas 662 *Dasyhelea adami*, dans le second 10 seulement.

Près du gîte larvaire les adultes au repos se tiennent sur les parois verticales des roches les plus proches. D'autres moins nombreux se trouvaient sur les parois de la galerie. De même, en élevage, les imagos restaient préférentiellement sur les surfaces verticales de la cloche en rhodoid qui recouvrait le gîte artificiel (cuvette en zinc remplie de guano).

Les imagos des deux sexes présentent une phototaxie fortement positive. L'attraction maximale est obtenue avec la lumière de Wood et la lumière ultra-violette non filtrée.

*Dasyhelea adami* ne semble pas hématophage. En effet, aucun des milliers d'exemplaires examinés par nous n'est apparu gorgé de sang. En élevage nous avons cependant mis à la disposition des adultes successivement des Roussettes et des *Pheophilacris*. Nous avons essayé également, sans plus de succès, de placer dans les cages: du guano liquide, de l'eau glucosée, des fruits (bananes et papayes). Au cours de ces essais divers modèles de cages ont été utilisés, le plus grand offrant un volume d'environ 200 dm<sup>3</sup>.

Le gîte larvaire est un important dépôt de guano très fluide recouvrant environ dix mètres carré des roches de la rive gauche du cours d'eau souterrain. Ce banc rocheux, subhorizontal, est creusé de nombreuses dépressions en forme de cupules où l'eau de ruissellement s'accumule mêlée au guano. Sur les parties plus élevées du rocher le guano reste terreux.

Un prélèvement de 10 cm<sup>3</sup> de guano liquide (Vattier, 1965) a permis de compter 812 larves de *D. adami* et 3 nymphes. Dans les élevages nous avons pu constater que, au moment de la nymphose, les larves de *Dasyhelea* migrent du guano liquide vers le guano terreux où la pupaison s'effectue. La durée de la vie nymphale varie de 3 à 5 jours.

Les facteurs climatiques sont très peu variables. La température de l'air reste aux environs de 24° 5, l'humidité entre 96 et 100 % et l'obscurité totale.

#### Discussion sur la notion de «Cavernicole»

Toutes les espèces citées dans ce travail ont été capturées, ainsi que nous l'avons exposé, dans des portions reculées des grottes prospectées, en pleine obscurité. Cependant nous pensons que les diverses espèces n'occupent pas dans la classification écologique la même place.

*Dasyhelea adami* apparaît comme un troglobie. Il remplit en effet les conditions définies par Vandel (1964) et se classe dans les «êtres vivants dont l'habitat normal est représenté par les cavités ou les eaux souterraines, tandis que leur présence dans le domaine de surface est tout à fait exceptionnel».

*Nilobezzia trogliphila* et *Stilobezzia vandeli* qui ont été pris régulièrement quoique toujours en peu d'exemplaires, doivent être des hôtes réguliers de la grotte mais probablement celle-ci ne constitue-t-elle pas leur seul gîte. Nous les considérons comme des trogliphiles au même titre que *Dasyhelea flava* qui effectue son cycle dans la grotte de Doumboula mais a été décrit de biotopes épigés (Carter Ingram & Macfie, 1921).

Toutes les autres espèces qui n'ont été récoltées chacune qu'à un ou quelques rares exemplaires et à l'occasion d'une seule séance de capture sont à notre avis des troglaxènes éclos dans la grotte de larves ou de nymphes entraînées là, avec les matières organiques où elles se développent, par les crues brutales de la rivière souterraine. Il faut cependant remarquer que nous n'avons trouvé qu'un seul *Bezzia meyersis* dans les lots de *Ceratopogonidae* capturés au piège lumineux à l'extérieur de la grotte.

#### Conclusions

Ainsi l'utilisation d'une technique nouvelle: le piègeage lumineux dans le milieu souterrain, nous a permis de découvrir dans les Diptères de la famille des *Ceratopogonidae*, un constituant important de la faune des cavernes de la zone intertropicale d'Afrique.

*Dasyhelea adami* apparaît comme un troglobie dont les larves appartiennent à l'association guanobie; *Dasyhelea flava* est un trogliphile et il doit en être de même pour *Nilobezzia trogliphila* et *Stilobezzia vandeli*. Les autres espèces sont sans doute des troglaxènes. Cette classification provisoire devra être précisée par des études ultérieures.

## Bibliographie

- Carter, H. F., Ingram, A. and Macfie, J. W. S.: Observations on the Ceratopogonine Midges of the Gold Coast with descriptions of new species — Part IV — Ann. Trop. Med. Paras., 15, 177—183, 1921.
- Dessart, P.: Contribution à l'étude des *Ceratopogonidae* (Diptera). Les *Forcipomyia* pollinisateurs des cacaoyers. Bull. Agr. du Congo, 52, 525—540, 1961.
- Harant, H. et Baur, O.: *Lastohelea wansonii* n. sp. Ceratopogonide du Congo Belge. — Arch. Inst. Pasteur d'Algérie, 24, 141—142, 1946.
- Heuts, M. J. et Leleup, N.: La géographie et l'écologie des grottes du Bas-Congo — Les habitats de *Caecobarbus geertsi* Blgr. — Ann. Mus. R. Congo Belge — Sc. Zool., 35, 71 pp., 1954.
- Roubaud, E.: Essais synthétiques sur la vie du Moustique commun (*Culex pipiens*). L'évolution humaine et les adaptations biologiques du Moustique. — Ann. Sc. Zool., 16, 1933.
- Vandel, A.: Biospéologie — La Biologie des Animaux Cavernicoles. — Gauthier-Villars ed. Paris 619 pp.
- Vattier, G.: *Dasyhelea adami* sp. n. (Diptera Ceratopogonidae) Morphologie et Biologie. — Bull. Soc. Path. exot. (sous presse).

Discussion: J. P. Adam, B. Condé, A. Vandel.

## THE POSTGLACIAL FAUNA OF BATS (*CHIROPTERA*) FROM THE CAVES OF TATRA MOUNTAINS

Bronisław Wojciech Wołoszyn

Sekcja Tatarnictwa Jaskiniowego Klubu Wysokogórskiego

Wrocław

In the caves we found sometimes remainders of animals. Most often that are skeletons or fragments of the skeletons of Bats. Sometimes there are in great amount.

From the point of view of the deposition we discern 3 types:

1. Cemented remainders
2. Loose remainders
3. Loose parts of the skeletons

The bones we found on the surface of the floor or in the slime, are chiefly of the Holocen period.

This postglacial fauna contains chiefly remainders of the Bats and other animals (*Martes martes*, *Mustella nivalis*, *Ursus arctos*, *Lynx lynx*). The study of this fauna will give us a lot of information about:

1. Changes in the quality of species during the last few thousand years.
2. Changes in the vertical and horizontal lines in comparison with recent times.

In my studies I shall confine me to the remainders of the Bats and its relation to the recent fauna.

My materials were found in 6 caves: Zimna, Miętusia, Czarna, Naciekowa, Zielona, Małolacka.

(Table 1).

Table 1: The situation of the caves of Tatra Mountains above the sea level

	m
1. Cave Zimna (Cold Cave) . . . . .	1117 to 1220
2. Cave Miętusia . . . . .	1330
3. Cave Czarna (Black Cave) . . . . .	1450
4. Cave Naciekowa . . . . .	1400
5. Cave Zielona . . . . .	1500
6. Cave Małolacka . . . . .	1900

The caves Czarna, Zimna, Miętusia are the biggest in Poland (their corridors are several kilometres long).

The bones are laying sometimes very far from the entry.

The other caves are small. The situation of the caves above the sea level is very important for us.

Recently 4 species of bats are living in Tatra (Kowalski 1954): *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus*, *Plecotus auritus*, *Eptesicus nilssoni*.

The height where are living is never over 100–1400 m above the sea level (only *Myotis mystacinus* flies sometimes about 1700 m).

We found the remainders of the holocen over the height of its recent life. It is a proof that its were living in those caves in the period when the climate was warmer than it is today.

A second interesting problem is that some species of bats were more common that they are now (Table 2).

Table 2: The list of species of bats from caves of Tatra

Species	Zinna cave	Czarna cave	Mietusia cave	Nackowski cave	Zielona cave	Malolacka cave
1. <i>Myotis bechsteini</i> (Kuhl 1818)	+	+	+	-	+	+
2. <i>Myotis myotis</i> Barkh.	+	+	-	+	+	-
3. <i>Myotis mystacinus</i> (Kuhl 1818)	+	+	+	+	+	+
4. <i>Myotis nattereri</i> (Kuhl 1818)	+	+	-	-	-	-
5. <i>Myotis dasycneme</i> (Boie 1825)	+	+	-	-	-	-
6. <i>Myotis daubentoni</i> (Kuhl 1818)	-	+	-	-	-	+
7. <i>Plecotus auritus</i> L.	+	+	+	-	+	-
8. <i>Barbastella barbastellus</i> (Gray 1821)	-	+	-	-	-	-
9. <i>Eptesicus serotinus</i> (Rafinesgue 1820)	-	+	-	-	-	-

The most characteristic from this point of view is *Myotis bechsteini*. This one is found now in 0,5–1,0% of all specimens of bats (Krzanowski 1956, Miller, 1912, Wołoszyn, 1962, 1963).

On the contrary in remainders of the olocene very common 6 to 60% (Wołoszyn, 1961, 1962, 1963).

Probably the *Myotis bechsteini* is now no more noticed in Tatra. It is possible that the common appearance of *Myotis bechsteini* in the remainders of the holocen was consent by their living in the leafy forest [recently its living place is the same as the area of the beech (*Fagus sylvaticus*)].

So the *Myotis bechsteini* was most common when the leafy trees were prevailing in Tatra. It happened in Boreal and Atlantic periods (6000–2000 years B. C.).



The numerous appearance of the other species no more living in the contemporary time (*Barbastella barbastellus*, *Myotis nattereri*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentoni*) allow to think that those species were living in Tatra in the Atlantic period (humid climate).

The remainders of *Myotis myotis* and *Myotis mystacinus* are probably more recent.

### Some contribution to systematic place *Myotis bechsteini* (Kuhl 1818)

In the evolution of genus *Myotis* the changes in the structure of the skull are appearing successively.

During which time the palate is shortening and there is a reduction of teeth. It does concern mostly the premolars ( $P^1$ ,  $p_1$ ,  $P^2$ ,  $p_2$ ) and 3<sup>rd</sup> molar ( $M^3$  and  $m_3$ ).

The distance between  $P^1$  to  $P^4$  is decreasing (Kuzjakin 1950), the teeth are growing smaller and  $P^2$  is retruding to ward the middle of the palate.

In the same time  $M^3$  and  $m_3$  are also growing smaller and the hypocone and the metacone are disappearing on them (Kuzjakin 1950).

The *Myotis bechsteini* is considered as the most primitive species (Kuzjakin 1950, Kowalski 1955, 1962, Krzanowski 1956). As I have to my disposition a lot of material I began to study the degree of the reduction of these teeth.

In the Table 3 I compared the length of the premolars ( $P^1 - P^4$ ) to the row of teeth ( $P^1 - M^3$ ) and also to the length of the palate (in %) for some species of genus *Myotis*.

Table 3

Species	( $P^1 - P^4$ ) : ( $C^1 - M^3$ )	( $P^1 - P^4$ ) : Length of palate
1. <i>Myotis bechsteini</i>	29,0	21,0
2. <i>Myotis nattereri</i>	26,9	19,7
3. <i>Myotis myotis</i>	13,8	10,5
4. <i>Myotis mystacinus</i>	25,7	18,9
5. <i>Myotis emarginatus</i>	28,1	20,9

I can affirm that the structure of the *Myotis bechsteini* skull is very primitive:

- a) The skull is relatively long,
- b) The palate is narrow and long,
- c) The premolars are sufficiently great, its dimension and shape are similar between them,
- d) The premolars are in the row of teeth and are not removed toward to the middle of the palate,
- e) The molars  $M^3$  and  $m_3$  are reduced as like as in other species of genus *Myotis*.

The described characters associated with the primitive structure of the ear and wing (Kowalski 1955, Kuzjakin 1950) allow to ascertain that *Myotis bechsteini* (Kuhl; 1818) is the most primitive species of the genus *Myotis*.

#### References

- Kowalski, K., 1955: Fauna jaskiń Tatr Polskich, Ochrona Przyrody 23 pp. 283—333. Kraków.
- Kowalski, K., 1962: Bats of the Pleistocene from Koneprusy (Czechoslovakia). — *Acta Zool. Crac.* 7, 10. Kraków.
- Krzanowski, A., 1956: Nietoperze (*Chiroptera*) Puław. Wykaz gatunków i uwagi biologiczne. — *Acta Ther.* 1, 4, pp. 87—108. Warszawa.
- Kuzjakin, A. P., 1950: Letucze myszy. — *Sowetskaja Nauka*, 1—444. Moskwa.
- Miller, G. S., 1912: Catalogue of the Mammals of Western Europe., 1—1019. London.
- Wołoszyn, B. W., 1961: Die postglazialen Fledermäuse (*Chiroptera*) aus der Zinnhöhle in der Hohen Tatra. — *Die Höhle*, 12, pp. 90—91. Wien.
- Wołoszyn, B. W., 1962: Nietoperze z jaskiń Gór Świętokrzyskich. — *Przegląd Zoologiczny*, 6, 2, pp. 156—162. Wrocław.
- Wołoszyn, B. W., 1963: Postglacjalna fauna (*Chiroptera*) z jaskini Zimnej w Tatrach. — *Przegląd Geologiczny*, 3, pp. 110. Warszawa.

SECTION 3

PALÉONTOLOGIE ET SPÉLÉOLOGIE PRÉHISTORIQUE  
PALEONTOLOGY AND PREHISTORIC SPELEOLOGY



## РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛЕОЗООЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ КАРСТОВЫХ ПЕЩЕР УКРАИНЫ

Г. А. Бачинский

Киев

### Summary

The researches in the finding-places of fossil vertebrates in the caverns are more fruitful than of other taphonomic types. They represent rich fauna of vertebrates.

At the beginning, the Palaeozoological Department of the General karst expedition of the Ukrainian Academy of Science, researched those prevailing karst caves which were easily entered.

In 1960 they also began to explore the deep karst caverns, potholes and shafts. In them, until the year 1965, were found and examined more than twenty new finding-places of fossil vertebrates of various age from the upper pliocen to the middle holocen period.

Местонахождения ископаемых остатков наземных позвоночных неогенового и антропогенного возраста чаще всего встречаются в аллювиальных отложениях и в заполнителях карстовых пещер. Пещерные местонахождения дают наиболее ценный материал для палеонтологического изучения. В речных отложениях чрезвычайно редко находят целые и даже неполные скелеты животных. Как правило костный материал из аллювия представлен разрозненными, поврежденными костями и обломками костей. В аллювиальных отложениях также часто смешан геологически разновозрастный материал. Кроме того в захоронениях в аллювии преобладают в большинстве случаев остатки животных, обитающих в приречных биотопах. Эти факторы затрудняют реконструкцию фауны позвоночных, существовавших в прошедшие геологические эпохи на территориях определенных регионов, и мешают палеогеографическим построениям.

С другой стороны пещерные захоронения отличаются лучшей сохранностью остатков позвоночных: в них нередко находки полных или почти полных скелетов ископаемых животных. Разновозрастные костные остатки в пещерах во многих случаях приурочены к различным стратиграфическим горизонтам заполнителя или же к различным этажам пещеры. Необходимо также отметить большое разнообразие путей накопления остатков организмов в пещерах. Благодаря этому видовой состав местонахождений различных пещерных тафономических фаций одного и того же геологического возраста довольно полно отражает действительную фауну позвоночных данного региона, существовавшую в прошлом. Поэтому изучение

карстовых пещер имеет огромное значение для палеонтологии и палеогеографии, не говоря уже об археологии и палеоантропологии.

До 1960 г. палеозоологическое изучение карстовых пещер Украины ограничивалось спорадическими палеонтолого-археологическими раскопками в легкодоступных пещерах, гротах и навесах. Большинство известных местонахождений было связано с палеолитическими стоянками в гротах Крыма (Кийк-Коба, Шайтан-Коба, Волчий грот, Чокурча, Аджик-Коба, Сюрень I, II, Шан-Коба и др.). В 1958 г. была создана Комплексная карстовая экспедиция Академии наук Украинской ССР, а с 1960 г. в составе экспедиции начал систематические исследования глубинных пещер, колодцев и шахт Украины, палеозоологический отряд под руководством автора. В период 1958—1965 гг. экспедицией было изучено и снято на план свыше 750 новых карстовых полостей Украины (при этом экспедиции помогали спортивные спелеологические секции Симферополя, Ялты, Севастополя, Тернополя, Львова, Ужгорода и других городов республики). В числе открытых и исследованных полостей оказались наибольшие в мире пещеры в гипсах Тернопольской области (Озерная — 26,36 км, Кристальная — 18,8 км, Млышковская — 14,3 км, Вертеба — 7,8 км), а в Крымской области — крупнейшая в СССР обводненная пещера в известняках (Красная — 12,5 км) и 20 карстовых шахт глубиной свыше 100 м (наибольшие из них — Каскадная — 246 м и Молодежная — 261 м). Более чем в 25 глубинных карстовых полостях были найдены и изучены местонахождения ископаемых позвоночных различного геологического возраста (от позднеплиоценового до среднеголоценового).

На основании проведенных работ разработана тафономическая классификация пещерных местонахождений. В пещерном тафономическом типе выделено 4 тафономические фации: 1. гротов и навесов, 2. горизонтально-наклонных пещер, 3. пещер со входом в крутых обрывах, 4. вертикальных колодцев и шахт. Под тафономической фацией мы понимаем ландшафтные участки, на которых создавались особенно благоприятные условия для образования захоронений остатков позвоночных в результате действия тех или иных факторов и соответственно участки отложений, в которых наиболее вероятны находки захоронений, отличающихся определенными тафономическими особенностями.

Следует отметить, что далеко не все остатки животных, которые накапливаются в тех или иных участках пещер, фоссилизируются и переходят в ископаемое состояние. Правда, в пещерах условия для сохранения костей более благоприятны, чем на поверхности. В пещерах не происходят почвообразовательные процессы, количество микроорганизмов уменьшено, а жизнедеятельность их ослаблена вследствие низких температур. Органические остатки обычно не скапливаются в пещерах, за исключением участков, где поступает раститель-

ный детрит с поверхности или же нагромождается помет летучих мышей. Поэтому процессы биохимического выветривания в глубоких карстовых полостях протекают сравнительно слабо и кости могут длительное время оставаться непогребенными на дне полости не разрушаясь. Однако только погребение кости обломочным материалом или извесковыми натечками может спасти ее от деструкции. Не сохраняются кости также погребенные в глыбовых навалах, в растительном детрите и в помете летучих мышей.

### 1. Фация гротов и навесов

В гротах и под скальными навесами накопление костного материала может быть обусловлено несколькими факторами. Эти полости прежде часто использовались в качестве убежищ или жилищ первобытными людьми. В захоронениях, связанных с охотой человека, преобладают остатки животных наиболее распространенных в районе захоронения во время его образования, обычно стадных животных. Гроты и навесы ранее, как и сейчас, также служили местами дневков сов, из погадок которых образовались скопления остатков мелких позвоночных, преимущественно грызунов. В этих полостях хищники устраивали свои логова или же приходили сюда умирать, в результате чего образовывались захоронения, состоящие из костей хищных зверей и остатков их добычи.

Скопления костей в гротах и под навесами погребаются продуктами выветривания стен и сводов пещер, под известковыми натечными образованиями, а иногда, при соответствующей экспозиции входа — делювиальными или алаювиальными отложениями.

Наиболее интересными из изученных нами местонахождений данной тафономической фации являются Страдчевское (поздний плейстоцен — ранний голоцен) Львовской области и Синяково I (гомнцен — ранний плейстоцен) Тернопольской области.

### 2. Фация горизонтально-наклонных пещер

В привходовых частях горизонтальных и слабонаклонных сухих пещер пути накопления и захоронения костных остатков такие же как в уже рассмотренной тафономической фации. Однако в глубинах сухих и обводненных пещер первобытные люди иногда устраивали святилища, с которыми связаны захоронения костей жертвенных животных, а изредка — наскальные рисунки. В обводненных или периодически обводняемых пещерах скопления остатков животных образуются водами постоянных или временных подземных потоков. Отдельные кости или обломки костей животных, затащенных в пещеру хищниками или попавших по трещинам с поверхности, замыываются водой в ниши, карманы и углубления галерей и захороня-

ются пещерным аллювием (глиной, песком, гравием, галькой), а также перекрываются извесковыми натечками.

Из наиболее интересных местонахождений в горизонтально-наклонных пещерах, исследованных нами, следует назвать Тарханкутское (поздний палеоцен — ранний миоцен) Крымской области, в пещере Кристальной (ранний голоцен) Тернопольской области, в пещере Белых стен (поздний плейстоцен) Закарпатской области, в пещере Красной (ранний миоцен) Крымской области.

### 3. Фация пещер со входами в крутых обрывах

Пещеры названной тафономической фации обычно недоступны для людей и зверей. Поэтому захоронения в них преимущественно состоят из костей птиц случайно залетевших сюда или обитавших в привходовой части, а также из остатков добычи пернатых хищников. Иногда в труднодоступных пещерах со входом на крутом склоне первобытные люди устраивали святилища, в которых накапливались кости жертвенных животных, а иногда и людей. В подобных пещерах скопления костей обычно погребены продуктами выветривания сводов и стен (глинисто-щебенчатым материалом) или же извесковыми натечками.

Примером интересного захоронения данной тафономической фации может служить исследованное нами местонахождение в пещере МАН (средний голоцен) Крымской области.

### 4. Фация вертикальных карстовых колодцев и шахт

Наибольшее число пещерных захоронений ископаемых позвоночных приурочено именно к этой тафономической фации. Карстовые полости с вертикальными стенами служат естественными ловушками, в которые часто проваливаются разнообразные звери, а иногда и люди. Захоронения могут образовываться непосредственно на дне колодцев и погребаться поступающим с поверхности обломочным материалом. Остатки животных иногда также замыкаются поверхностными водами в боковые горизонтальные ответвления со дна колодцев, а также в новые колодцы, ведущие в более низкие горизонты пещеры. Иногда животные, упавшие в колодец, остаются живыми и в поисках выхода забираются в глубь подземелий, где гибнут. Если остатки животных переотлагаются водой, они накапливаются в углублениях дна галерей и захороняются глинистыми, глинисто-щебенчатыми накоплениями или же натечными известковыми корами.

Наиболее интересными среди исследованных нами захоронений данной тафономической фации являются местонахождения в шахтах Кристальной (поздний миоцен), Медвежьей (средний плейстоцен), Эмине-Баир (ранний голоцен), имени Норбера Кастера (средний го-



лоцен), имени А. А. Крубера (средний голоцен) Крымской области и местонахождение Одесских катакомб (средний плиоцен) Одесской области.

**Таблица:** Применение коллагенового метода для геологической датировки захоронений ископаемых позвоночных

Период	Археологическая шкала	Геохронологическая схема антропогена и неогена по И. Г. Пнаопаичко (1952)		Коллагеновый метод	
		Эпоха	Век	Методика прокаливания И. Г. Пнаопаичко (показатель прокаливания)	Методика удельного веса Г. А. Ващинского (г/см <sup>3</sup> )
Антропогенный	от бронзы к современности	Голоцен	поздний голоцен	100—200	2—2,10
	мезолит, неолит		средний голоцен	200—300	2,10—2,30
	поздний палеолит		ранний голоцен	300—400	2,30—2,40
	мустье	Плейстоцен	поздний плейстоцен	400—500	2,40—2,50
			средний плейстоцен	500—600	2,50—2,60
			ранний плейстоцен	600—700	2,60—2,70
	ашель	Гомицен	поздний гомицен	700—800	2,70—2,75
	шель		средний гомицен	800—900	
	дошель		ранний гомицен	900—1000	
	Неогеновый		Плиоцен	поздний плиоцен	
средний плиоцен				2,85—3	
ранний плиоцен					

Изучение ископаемых остатков позвоночных в пещерах при учете условий их захоронения позволяет в ряде случаев установить происхождение и время образования той или иной карстовой полости. Этому способствует применение различных методик коллагенового метода определения геологического возраста ископаемых костей (таблица). Например, при изучении пещер Украины, палеонтологические исследования позволили установить время образования каждого из 6-ти этажей Красной пещеры. Расположение костей в Скульской пещере помогло выяснить гидрогеологические особенности этой полости. При помощи палеонтологических находок установлен определенный этап усиления закарстования в Горном Крыму, во время которого произошло обрушение сводов ряда глубинных полостей с трансформацией их в открытые карстовые колодцы и шахты.

Данные палеозоологического исследования пещер Украины дают возможность судить об изменении палеогеографической обстановки на территории республики в антропогеновом периоде. В конце плиоцена на территории Украины климат был субтропического типа. В миоцене он становится умеренным, а в плейстоцене начинается изменение климата в сторону континентальности. Этот процесс достигает максимума в раннем голоцене, когда климат на Украине отличался крайней засушливостью и максимально суровыми зимами. В это время даже в Крым, очевидно во время сезонных миграций, заходили представители современной арктической фауны — северный олень и песец. Начиная со среднего голоцена климат на Украине становится более влажным и теплым.

**ТАФНОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ  
СРЕДНЕПЛИОЦЕНОВЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ОДЕССКИХ  
„КАТАКОМБ“**

Г. А. Бачинский

Киев

**Summary**

The above mentioned layers, situated in the karst caves, are filled with the crumbled material. These caverns were discovered as the artificial catacombs in Odessa. Though they were examined by various paleontologists from the year 1936 on, they have not as yet agreed to the provenience of fossils. Those found were the remainings of foxes, camels, badgers, bears, hyenas, *Machairodus*, mastodonts, ostriches, ...

On the basis of these researches of fossil bones in the finding places, made by author, it is possible to arrive to a conclusion regarding the forming of the cave. After the drying of horizontal galleries of the cave in its little cracks, the raining waters began to penetrate and wash out the red-brown clay and bones of tiny vertebrates. The second stage began with the caving-in the roofs of vertically formed karst formations (chimneys) with the changing of its form into potholes. During this process, the ruins of the limestone came in connection with the remainings of herds of animals, which fell into the pothole and died at the bottom. Predators also came into the cave. Year by year the pothole became full of this crumbled material. From the surface the clay began to be washed out together with thin bones.

Одесское пещерное местонахождение среднеплиоценовых наземных позвоночных расположено в почти целиком заполненных обломочным материалом древних карстовых пещерах, вскрытых в настоящее время искусственными катакомбами под г. Одессой. Найденное Т. Г. Гр и ц а е м местонахождение, начиная с 1936 года неоднократно раскапывалось и изучалось многими палеонтологами. Разнообразные предположения о способе образования этого интересного захоронения высказывались Д. К. Третьяковым (1940), И. Я. Яцко (1940, 1947), А. Д. Рощиным (1947, 1956), И. Г. Пидопличко (1954, 1956), И. А. Одинцовым (1954, 1962) и др.

В последнее время в результате раскопок, проведенных Т. Г. Гр и ц а е м, были обнаружены новые важные детали данного захоронения (заполненные карстовые колодцы, некогда соединяющие пещеру с поверхностью), которые изменяют предыдущие представления о его генезисе. Проведенное нами тафномическое изучение данного местонахождения ископаемых костей позволило установить основные этапы его образования.

Охваченная в настоящее время раскопками часть Одесской карстовой полости представляет собой верхний сухой и заполненный

горизонт горизонтально-наклонной пещеры, галереи которой заложены в известняках понтического яруса по трем системам тектонических трещин. Эта часть пещеры соединяется с поверхностью одним или двумя крупными вертикальными колодцами и многочисленными вертикальными и крутонаклонными понорами, также выполненными красно-бурой глиной с включениями обломков известняка. В двух местах пересечения галерей замечены поноры ведущие вниз, возможно в нижний этаж пещеры. Заполнитель галерей состоит из следующих слоев:

1. На скальном дне галерей во многих местах обнаруживаются тонкослоистые образования, сложенные чередованием тоненьких прослоек красно-бурой глины и известковых корочек, отображающим чередование этапов обводнения и осушения данного горизонта пещеры.

2. Выше почти везде залегает слой красно-бурой глины, который не содержит грубообломочного материала и крупных костей позвоночных, а только лишь разрозненные косточки мелких животных.

3. Выше находится слой красно-бурой глины, переполненный обломками известняка.

4. Над ним лежит слой красно-бурой глины с большим количеством костей крупных позвоночных и копролитов. Присутствуют также остатки мелких позвоночных. Кости располагаются в галереях, непосредственно отходящих от дна колодцев. В заполнителе колодцев трубчатые кости размещены преимущественно под наклоном, а в галереях — горизонтально, продольной осью вдоль галереи, что указывает направление движения воды от колодца. Иногда кости расположены целыми анатомическими группами.

5. Выше залегает слой красно-бурой глины, содержащий только остатки мелких позвоночных. В некоторых галереях этот слой достигает свода; в других участках на нем залегает еще слой рыхлого желтоватого сугайника.

Мощность всей толщи заполнителя редко превышает 2 метра. Мощность отдельных слоев сильно колеблется. Контакты между слоями неровны.

Вся фауна позвоночных Одесских „катакомб“ монографически еще не обрабатывалась. До сих пор палеонтологические работы посвящались отдельными исследователями различным группам животных из местонахождения. Нужно отметить, что видовой состав остатков из всех слоев захоронения свидетельствует об образовании его в одно и то же геологическое время. Обобщающий предварительный список фауны Одесских „катакомб“ приводится И. Г. Пидопличко (1956), который считает, что оно образовалось в среднем плиоцене. Соответственно с этим списком наибольшее количество остатков в захоронении принадлежит верблюдам (6230 костей) и

лисицам (7780 костей). Найдены также остатки барсуков, медведей, гиен, махайродов, мастодонтов, слепышей, хомячков, пингвинов, страусов и других животных.

Остатки преимущественно представлены обломками и целыми трубчатыми костями конечностей, реже — челюстями и их обломками, еще реже — черепами и группами костей в анатомическом порядке. Большинство костей окрашено в палевый цвет, некоторые — в красноватый. При помощи различных методик коллагенового анализа было установлено, что возраст костей данного захоронения более древний, чем позднеплиоценовый. Если учесть, что пещера заложена в понтических (нижнеплиоценовых) известняках, то геологический возраст местонахождения определяется как среднеплиоценовый, что подтверждает вывод И. Г. Пидопличко.

На основании изучения условий захоронения костных остатков в местонахождении история его образования становится более определенной.

В начале среднего плиоцена известняки в районе современной Одессы были выведены тектоническими движениями из под уровня моря и разбиты при этом системами тектонических трещин. Трещины в известняках постепенно расширялись подземными водами и трансформировались в горизонтально-наклонные галереи. В отдельных участках пересечения галерей напорные воды расширяли вертикальные щели и превращали их в вертикальные слепые трубы-канины. Позже в связи с новыми тектоническими движениями или понижением базиса эрозии, внизу начал разрабатываться новый этаж пещеры. Верхний этаж при этом сделался периодически обводняемым, а потом сухим. В это время на поверхности известняков в условиях субтропического климата с чередованием засушливых и влажных сезонов начала формироваться толща красно-бурых глин. Через вертикальные поноры и трещины глинистый материал вместе с остатками мелких позвоночных заносился поверхностными водами в верхний горизонт пещеры, образуя слой No. 2.

Этот процесс был нарушен провалом сводов каменных, которые превратились в открытые карстовые колодцы. Грубообломочный материал, образовавшийся во время и в результате обвалов свода на дне колодцев был частично разнесен поверхностными водами по смежным галереям и образовал глыб No. 3.

Карстовые колодцы превратились в естественные ловушки. В то время водораздельные пространства в районе местонахождения очевидно были покрыты полупустынной растительностью и заселены многочисленными стадами верблюдов. Аридность климата в засушливые сезоны очевидно препятствовала широкому расселению гиппарионов на водораздельных равнинах. Большинство копытных обитало главным образом в долинах рек. Нужно полагать, что во время засухи создавались благоприятные условия для возникновения степ-

ных пожаров. Стада верблюдов, спасаясь от пожаров могли проваливаться в карстовые колодцы и гибнуть на их дне. Во время влажных сезонов водами ливней трупы и части трупов животных замывались с дна колодцев в боковые горизонтальные галереи.

В колодцы кроме верблюдов могли попадать также другие животные. Ансицы, гиены, барсуки, а возможно и другие хищники, были в то время постоянными обитателями Одесской пещеры, куда они очевидно пробирались через отдельные наклонные трещины и пороги. Хищники в пещере могли питаться трупами верблюдов и других погибших животных. Свидетельством длительного обитания хищников в пещере являются скопления копролитов и царапины, нанесенные когтями на стенах. Иногда хищники сами гибли под землей. В приповерхностных трещинах и в углублениях колодцев селились птицы, в частности совы, погадки которых поступали в глубину и поощаляли захоронение костями мелких животных. Одновременно с поверхности поступал глинистый материал, образуя слой № 4.

Позже глина и обломки известняка заполнили карстовые колодцы. С этого времени остатки крупных животных перестали поступать в захоронение. Мелкозем вместе с остатками мелких позвоночных продолжал еще некоторое время замываться через отдельные трещины, образуя слой № 5. Во второй половине антропогенного периода, когда на поверхности накапливались лессовидные суглинки, очевидно в результате тектонических движений расширились старые заполненные или открылись новые трещины и в глубь пещеры начал поступать серовато-желтый суглинистый материал, до ее окончательного заполнения.

## ИЗУЧЕНИЕ СЛЕДОВ ПАЛЕОЛИТА В ПЕЩЕРАХ СССР

О. Н. Бадер

Институт археологии А. Н. СССР

Москва

### Résumé

Les trouvailles et les explorations des traces paléolithiques dans les grottes de l'U.R.S.S. ont commencés à suivre un système pour la première fois dans les 60 ans du siècle dernier. A partir de cette époque on a exploré et recherché des centaines de stations paléolithiques dans les grottes de Moldavie jusqu'à la Sibérie, y compris l'Asie Centrale jusqu'à la Peçora à l'Oural du Nord. Les territoires principaux où ces monuments sont concrétés se trouvent à la Crimée, au Caucase et à l'Oural. Dans la communication est tracée une courte revue de ces explorations (y compris la bibliographie).

En outre la communication comprend l'aperçu et la caractéristique des méthodes de datation des grottes et de leurs traces culturelles: méthode paléontologique, palynologique, archéologique, chronologique absolue, géomorphologique, ainsi que de l'intensité d'accumulation de la pierre taillée au fond des grottes et du degré de conservation de celle-ci dans divers sédiments etc.

Il y a aussi des observations sur la littérature traitant méthodes de l'exploration archéologique des grottes.

Поиски остатков палеолита наиболее эффективны в пещерах, охотно заселявшихся человеком еще в древнейшие времена плейстоцена, — прежде всего в пещерах небольших, сухих, с относительно широким входом преимущественно южной ориентировки, хорошо обогреваемых и освещаемых солнцем, с удобными площадками перед входом, к тому же расположенных в удобных для охоты пунктах и близости от воды, а также под скалистыми навесами, обладающими большей частью перечисленных признаков. Конечно, при поисках следует учитывать разрушительное действие времени, нередко коренным образом изменившим облик пещеры или навеса по сравнению с тем, каким он был при его заселении человеком в палеолите.

Значительный опыт обследования пещер, накопленный в XIX веке главным образом французскими учеными, был учтен и впервые в России широко применен К. С. Мережковским. В 1879—1880 гг. им были обнаружены и частично раскопаны в Крыму мустьерская стоянка в Волчьей Гроте, верхнепалеолитические слои в Сюреньском и Качинском навесах, остатки азийского инвентаря в Черкес-Керменских навесах, в Сюрени II и в других пунктах горного Крыма (Мережковский, 1880).

Основные достижения в исследовании пещер в благоприятных условиях крымского карста относятся уже к советскому периоду и принадлежат прежде всего крупнейшему исследователю крымского

палеолита Г. А. Бонч-Осмоловскому. Им в 1924—1931 гг. исследованы мустьерские стоянки в гротах Кник-коба, и Аджик-коба в Восточном Крыму, Шайтан-коба — в Западном, произведены большие раскопки верхнепалеолитического навеса Сюрень I и изучено несколько гротов с остатками мезолита. При этом в гроте Кник-коба обнаружены остатки первого в СССР погребения неандертальца (Бонч-Осмоловский, 1934).

Всего за 9 лет экспедициями Г. А. Бонч-Осмоловского разведано в Крыму свыше 400 пещер.

В те же годы Н. А. Эрнст исследовал новую богатую мустьерскую стоянку в гроте у д. Чокурча близ Симферополя.

В предвоенные годы О. Н. Бадером произведены раскопки богатейшей мустьерской стоянки, открытой им перед Волчьим Гротом, открыта и полностью исследована мустьерская стоянка в гроте Чагарак-коба и ранне-мезолитическая стоянка в гроте Бурап-Кая. Всего им обследовано в Восточном Крыму около 600 пещер, гротов и скалистых навесов, что вместе с разведками Г. А. Бонч-Осмоловского составляет цифру около 1000 обследованных пунктов.

С. Н. Бибиковым исследованы мезолитические гроты Шан-Коба, Мурзак-Коба, Фатъма-Коба (два последние с погребениями), а Д. А. Крайновым Замия-Коба I и II и Таш-Аир.

В послевоенные годы были продолжены работы в некоторых уже известных пещерах Крыма, а также открыты и исследовались новые. Таковы навесы и гроты Староселье, Кабази, Холодный Грот, Кара-Коба, Кая-Арасы, Алимовский навес и др. Особенно значительны раскопки первого из перечисленных памятников, относящегося к финальному мустье и содержавшего погребение ребёнка (Формозов, 1958).

Второй крупной областью изучения палеолитических пещерных стоянок является Кавказ. После первого описания пещер Грузии, сделанного в 1834 г. Дюсдуде Монпери, и первых раскопок в гроте Язона (1868) и пещере у с. Ргани (1884) раскопки в кавказских пещерах возобновились после значительного промежутка времени лишь в 1914 г., когда А. Козловскими и Р. Шмидтом в Грузии исследовались пещеры Вирхова (Сакажия), Уварова и грот Бараташвили, а С. Круковский в 1916—1918 гг. обследовал ряд пещер в Имеретии и произвел значительные раскопки в Гварджиас-Кладе (Замятин и др., 1957).

После революции, в 20-х и 30-х годах Г. К. Ниорадзе исследует верхнепалеолитические пещеры Девис-Хвтели и Сакажия в Грузии, а С. Н. Замятин мустьерские пещеры Ахштырскую и Наваилинскую на Черноморском побережье. В том же районе в 1940 г. Д. А. Крайнов, а позднее А. Н. Соловьев исследовали Ацинскую, Хостинскую и Воронцовскую пещеры близ Сочи.



В послевоенные годы особенно широкие исследования развернули на Кавказе местные, в особенности грузинские научные организации. А. Н. Каландадзе, Д. М. Гушабрамишвили, Н. З. Бердзенишвили и другие исследователи изучали мустьерские Цонские пещеры Цопи I и, главным образом, верхнепалеолитические Сакажия, Мгвимеви, Сагварджиле, Джрүчүла, Квачара, Кеп-Богаз, Холодный грот и др. В Дагестане В. Г. Котович исследует интереснейшую стоянку под скальным навесом в местности Чох.

В Юго-Осетии особый интерес имеют исследованные В. П. Любимым амёльские и мустьерские слои в пещере Кударо I и некоторые пещеры её окрестностей.

На Северном Кавказе изучены верхнепалеолитические Каменно-мостская и Ацинская пещеры, семь Губских навесов и др. памятники.

Большой интерес имеет Азыжская пещера в Азербайджане, где М. М. Гусейновым, как и в пещерах Цона и Кударо I, под мустьерскими отложениями обнаружен амёльский культурный слой с характерными ручными рубилами и отщепами.

В настоящее время Кавказ является наиболее богатой в СССР областью пещерных стоянок палеолита.

Третьей областью многочисленных палеолитических пещер стал в послевоенные годы Урал. После до-военных обследований С. Н. Бибикова, которым было открыто на Южном Урале 12 очень бедных местонахождений (Бибикова, 1950) количество палеолитических пещерных стоянок на Урале было удвоено. Особенно большой интерес представляют гроты у Каменного Кольца и Смеловская II пещера на Южном Урале, огромная Каповая пещера (Шулган-Таш) с уникальными палеолитическими рисунками в верховьях р. Белой (Бадер, 1963) и Медвежья пещера на р. Печоре, в которой находится самая северная палеолитическая стоянка в мире (Гуслицер и Канивец, 1962). Все эти пещеры были заселены в верхнем палеолите. К мустьерскому времени относится лишь один грот на Медведь-Камне, расположенный на восточных склонах Среднего Урала.

Интересен позднеамёльский или мустьерский грот у с. Выхвятицы в Молдавии, исследованный Г. П. Сергеевым.

Большие возможности для изучения палеолитических пещер представляет Средняя Азия. Здесь уже исследованы мустьерские стоянки Аман-Кутан (Д. Н. Левом), Амир-Темир, Тешик-Таш (А. П. Окладниковым) и др. В гроте Тешик-Таш обнаружено погребение ребенка-неандертальца 9 лет (Окладников и др., 1949). В Средней Азии исследованы в пещерах и мезолитические слои (напр., в гроте Джебел на восточном берегу Каспийского моря) и замечательные красочные рисунки эпохи мезолита в Зараут-Сое (Узбекистан).

Еще восточнее, на Алтае исследована Усть-Канская пещера со стоянкой, относящейся ко времени начала верхнего палеолита (Рүденко, 1960).

Археологическое изучение пещер в Советском Союзе приобретает все более обширные масштабы. И в последние годы к этому изучению привлекаются всё более широкие круги спелеологов.

При изучении пещер большое значение имеет определение возраста пещер и совершенствование методов датировки находимых в них остатков, а также их изучения и поисков.

Относительно легкое обнаружение остатков палеолита в пещерах привлекает к ним пристальное внимание археологов. Однако это богатство пещер следами палеолитического человека очень относительно и неодинаково. Так, если во Франции в пещерах Дордони остатки палеолита встречаются очень часто, то, например, в Крыму из примерно 600 пещер, гротов и навесов, обследованных автором, лишь немногим больше одного процента их дали следы палеолита или мезолита.

Дело здесь совсем не в большей густоте палеолитического населения Франции по сравнению с Крымом, а в том, что многие пещеры со времен палеолита разрушились или были засыпаны на склонах как это не раз наблюдалось и в СССР (например, стоянка под обрушившимся навесом у Волчьего грота, Бахчисарайская стоянка, навес Кабази в Крыму и Зуртакети на Кавказе). Пещеры с палеолитическими остатками почти всегда находятся в относительно прочных мезозойских известняках. Но из этого вовсе не следует, что человек выбирал только эти пещеры для заселения; он заселял все удобные для него пещеры и навесы, но если они находились в непрочных породах, они не сохранялись до наших дней как один из элементов быстро изменяющегося карстового рельефа. Только этим объясняется тот факт, что палеолитические остатки никогда не находятся в карстовых пустотах и эоловых гротах, образовавшихся в таких менее плотных породах, как конгломераты, мягкие песчаники, гипс, гипсованный лёсс; просто большая часть этих пещер в палеолитическую эпоху еще не существовала.

Кроме пещер и скалистых навесов, остатки палеолита содержатся иногда даже в карстовых воронках. Например в Польше, на скалистой возвышенности в Вавеле, сложенной из верхнеоксфордского известняка и господствующей над Вислой и ее притоком Будавой, А. Савицкий в 1950 г. было исследовано 60 карстовых воронок, 37 из которых содержали кремневые изделия верхнеашельского, леваллуазского, мустьерского и протоориньякского типов. По мнению исследователя, эти изделия должны происходить из других пунктов и осели в воронках, вероятно под влиянием делювиальных процессов при постепенном разрушении поверхности известняков.

При датировке пещер наиболее распространен палеонтологический метод. Но за последние десятилетия не только в определении возраста пещер, но и в изучении стратиграфии четвертичных отложений вообще все большее значение получает датировка археологи-

ческих остатков как одного из элементов стратиграфии. Этот метод при достаточном материале еще более эффективен, т. к. он позволяет уточнять время в пределах эпохи, связанной с существованием того или иного фаунистического комплекса. Но и этот прием далеко не удовлетворяет, ибо культурная стратиграфия палеолита не для всех районов достаточно хорошо разработана, включая и эпоху позднего палеолита. Все же археологический материал как более разнообразный и обычно включающий и кости животных, а иногда и сделанные из них предметы, обычно является более точным и надежным.

Палеофитологический метод определения возраста отложений также быстро развивается, но при изучении пещер применяется, к сожалению, мало.

Общим недостатком всех перечисленных методов является то обстоятельство, что они устанавливают лишь относительный возраст отложений, в вопросе же об абсолютной хронологии допускают значительные расхождения. Следует всемерно использовать и развивать новейшие методы как относительной, так и абсолютной датировки костных остатков путем определения их радиоактивности, содержания фтора и фосфора, метода прокалывания (каллогеновый) и пр.

Однако определением возраста различных остатков фиксируется лишь время попадания их в пещеру, но не время образования пещеры. Поэтому геологи должны продолжать исследования в этом направлении.

Перед самой Отечественной войной Н. И. Николаев, занимавшийся совместно с М. В. Муратовым изучением речных террас горного Крыма, реализовав мысль, данную Г. Ф. Мичинком, попытался подразделить известные палеолитические пещеры Крыма на ярусы, располагающиеся между высотными отметками различных аллювиальных террас и таким образом увязать образование пещер с историей формирования речных долин (Николаев, 1940). Составленная Н. И. Николаевым схема, в которую включены наблюдения над расположением почти всех важнейших крымских палеолитических пещер, наглядно показывает полное соответствие отметок и древности пещер, отметкам и древности террас. Таким образом, в пределах речной долины низкие по отношению к руслу пещеры, как и низкие террасы, являются позднейшими; по мере повышения отметок возраст пещер, как и террас, все более удревняется.

К сожалению, многие пещерные стоянки пока очень трудно увязать с чисто геологическими данными.

Исследователь крымских палеолитических пещер Г. А. Бонч-Осмоловский пытался решать вопрос о длительности пещерообразования. В этой связи он придавал решающее значение так-называемому „углу нарастания“ пещеры. Этот „угол нарастания“, по

мнению указанного исследователя, определяется соотношением „горизонталн с линией, показывающей на основании или перелома упавших плит, или распространения культурных остатков постепенное углубление стены пещеры в скалу. Величина этого угла обратно пропорциональна скорости процесса пещерообразования на данном отрезке времени. Так на основании этих углов можно судить о том, что отложения грота Киик-коба накапливались более длительное время, чем отложения скалистого навеса Сюрень“. Однако этот прием не получил в дальнейшем своего развития.

Обращаясь к отложениям на дне пещер, Г. А. Бонч-Осмоловский пришел к выводу, что процесс их накопления протекал в различных пещерах с различной быстротой, не зависящей от климатических колебаний четвертичного периода. По его мнению „различная мощность одновременных напластований (Киик-коба и Чокурча), полное выпадение горизонтов, достигающих в других пунктах значительной толщины (напр. Киик-коба и Сюрень I), как будто бы целиком подтверждают доминирующее значение индивидуальных по отношению к каждой пещере факторов“ (Бонч-Осмоловский, 1934, стр. 125). В то же время указанный исследователь не отрицал возможности установления зависимости между изменениями, происходящими в пещере, и сменой климатических условий.

И действительно, накопленные при археологическом изучении пещер Крыма и Кавказа факты уже позволили подметить общую закономерность в интенсивности накопления щебня на дне пещер.

Так, в древнейшей палеолитической пещере Крыма — Киик-коба нижний, позднеашельский слой содержит сравнительно очень мало щебенки, — продукта разрушения потолка и стен грота; в верхнем, мустьерском слое количество щебня возрастает, а в позднепалеолитическом навесе Сюрень I культурные и смежные или промежуточные слои переполнены щебнем.

Аналогичную картину дают пещеры Кавказа. В этом отношении показателен разрез Ахштырской пещеры близ Адлера, содержащей остатки как раннего, так и позднего палеолита. Отложения этой пещеры резко делятся на две различные части: нижняя половина колонки представлена суглинками и почти не содержит щебнистого материала, тогда как верхняя её половина, наоборот, богата щебенкой; при этом разделяющий две указанные половины разреза пограничный горизонт содержит обвалы сталактитового потолка, указывающего на начало нового этапа в росте пещеры и накопления щебня в эпоху позднего палеолита после перерыва в мустьерское время.

Значительную насыщенность щебнем демонстрируют и позднепалеолитические горизонты пещер Урала.

Другая закономерность, установленная при археологическом изучении пещер, заключается в различной степени сохранности щебенки

в отложениях различного возраста и в возрастании этой сохранности снизу вверх. Если в древнейших раннепалеолитических слоях крымских пещер известняковый щебень достигает крайней степени выветривания вплоть до превращения его в характерные желтые суглинки, то в позднепалеолитической Сюрени I щебень имеет лишь следы выветривания, и наибольшей свежестью отличается в слоях мезолитического возраста. Эту картину можно сравнить с различной степенью окатанности галек в верхнем, среднем и нижнем течении реки.

Попытка объяснения указанных наблюдений и закономерностей была сделана В. И. Громовым. По его мнению залегание раннепалеолитических остатков в отложениях с очень разрушенной щебенкой, нередко превращенной в суглинок, в то время как позднепалеолитические остатки погребены в насыщенных более свежим щебнем толщах, при сопоставлении с данными палеонтологии „свидетельствует об изменении климатического режима в сторону усиления континентальности, при котором вместо медленного накопления пещерного суглинка происходило быстрое разрушение стенок и потолка пещеры и быстрое накопление щебня“ (Громов, 1948, стр. 384). Этот вывод как будто находит подтверждение в сопоставлении современных пещер Сибири (Енисей), где в условиях континентального климата продолжается быстрое накопление щебня, с пещерами Закавказья, где при теплом и влажном климате этот процесс, повидимому, почти прекратился.

Однако можно указать ряд фактов, противоречащих гипотезе В. И. Громова, и прежде всего напомнить, что в некоторых пещерах мустьерские слои лежат у самой поверхности; следовательно, разрушение этих пещер в дедниковое время не происходило, несмотря на континентальный, а местами и резко континентальный климат (напр. Тешик-Таш в Узбекистане).

Дальнейшее геологическое изучение пещер, надо надеяться, даст возможность более точной реконструкции формы и размеров каждой пещеры на различных этапах её истории, в частности и во время использования её людьми. Не подлежит сомнению, что вид и размеры большинства пещер в палеолите значительно отличались от их современного состояния. Одним из ярких примеров может служить навес Сюрени I, девятиметровая мощность отложений которого указывает, что его дно было в свое время на 9 метров ниже, и потолок (навес), вероятно почти на столько же. Со времен палеолита многие ныне существующие пещеры приобрели более обширную полость, а многие стали короче за счет разрушения их передних частей. Так, например, отмеченное сдвигание площади распространения культурных слоев от более древних к более молодым внутри грота Киик-коба объясняется Бонч-Осмоловским ростом грота в глубину, а Н. И. Нико-

лаевым, также обследовавшим грот, укорочением грота за счет процессов денудации и, в частности, обвалов.

Методике археологического обследования пещер в последние годы в СССР было посвящено несколько публикаций автора (Бадер, 1963) рассчитанных на начинающих археологов и спелеологов.

### Литература

О. Н. Бадер: Методика поисков и археологического обследования пещер, скалистых ниш и навесов. „Тр. Всесоюз. совещания по методике изучения карста, вып. 9, Пещеры“. Пермь, 1963.

О. Н. Бадер: Палеолитические рисунки Каповой пещеры (Шульган-Таш) на Урале. СА, 1963, в. I.

С. Н. Бибииков: Пещерные палеолитические местонахождения в нагорной полосе Южного Урала. СА, XII, 1950.

Г. А. Бонч-Осмоловский: Итоги изучения крымского палеолита. Труды II Междунар. конференции Ассоциации по изуч. четвертичи. периода Европы, вып. 5. Москва, 1934.

В. И. Громов: Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 64, серия геол., № 17. М., 1948.

Б. И. Гуслицер и В. И. Канивец: Первая палеолитическая стоянка на Печорском Урале. Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода, № 27. Москва, 1962.

С. Н. Замятин: Палеолит Западного Закавказья, т. I. Палеолитические пещеры Имеретии. „Сборник МАЭ“, т. XVI. Л.-М., 1957.

К. С. Мережковский: Отчет о предварительных исследованиях каменного века в Крыму ИРГО, т. XVI, в. 2. 1880.

Н. И. Николаев: Материалы к геологии палеолита Крыма и связанные с ним некоторые общие вопросы четвертичной геологии. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геологии, т. 18, вып. 2, М., 1940.

А. П. Окладников: Исследование мустьерской стоянки и погребения неандертальца в гроте Тешик-Таш, Южный Узбекистан (Средняя Азия). Сб. „Тешик-Таш, палеолитический человек“. Изд. Моск. Гос. ун-та, 1949.

С. И. Руденко: Усть-Канская пещерная палеолитическая стоянка. МИА, 79. 1960.

А. А. Формозов: Пещерная стоянка Староселье и ее место в палеолите. МИА, № 71, 1958.

### Список сокращений

ИРГО — Известия Русского Географического Общества.

МАЭ — Музей Антропологии и Этнографии Академии Наук СССР (Ленинград).

МИА — Материалы и исследования по археологии. Серия, издаваемая Институтом Археологии Академии Наук СССР.

СА — Советская Археология, журнал, издаваемый в Москве.

Дискуссия: F. Hours, О. Н. Бадер.

## DIE SPUREN DES ALTSTEINZEITLICHEN MENSCHEN IN DER HÖHLE POSTOJNSKA JAMA

S. Brodar

Slowenische Akademie der Wissenschaften und Künste

Ljubljana

### Résumé

Après avoir découvert des restes de la faune pléistocène lors de l'arrangement des chemins touristiques dans la Grotte de Postojna, on y a découvert lors des fouilles récentes aussi des horizons paléolithiques.

Les traces insignifiantes de la période moustérienne et probablement aussi du paléolithique supérieur proviennent des couches wurmiennes près de la Tête de l'Eléphant (Slonova glava), à 265 m de l'entrée actuelle dans la grotte. Beaucoup plus important est l'endroit où une trouvaille de la période moustérienne finale a été faite. On l'a découverte lors de la construction d'un tunnel derrière le couloir de la Station Biospéléologique.

Les recherches ont amené à la constatation que pendant le période pléistocène l'entrée principale dans la Grotte de Postojna s'était trouvée à proximité de la trouvaille mentionnée. Plus tard le sol l'a comblée.

Die in der nächsten Umgebung der weltberühmten Höhle Postojnska jama entdeckten paläolithischen Höhlenstationen Betalov spodmol und Otoška jama (S. Brodar, 1951 a und 1956), denen sich später im weiteren Umkreis des Pivkabeckens noch mehrere andere zugesellten, gaben Anlaß zur Annahme, daß auch diese heutzutage jährlich von fast einer halben Million Besucher bewunderte Höhle in der weiten Vergangenheit von den eiszeitlichen Menschen betreten worden ist. Die vielen im letzten Jahrhundert meist anlässlich der Herstellung der Touristenwege gemachten paläontologischen Funde (S. Brodar, 1951 b) sprachen gleichfalls dafür. An verschiedenen Stellen und bis 2 Kilometer weit ins Höhleninnere stieß man besonders oft auf Knochenreste der Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenmüller et Heinroth). Viel seltener sind die Meldungen über Knochenfunde anderer pleistozäner Tierarten, z. B. der Höhlenhyäne (*Crocota spelaea* Goldf.), des Höhlenlöwen (*Panthera spelaea* Goldf.), des Wolfes (*Canis lupus* L.), der Rinder und Hirschen. Sehr auffallend sind die aus der Höhle stammenden Knochen- und Zählereste des Flußpferdes (*Hippopotamus pentlandi* H. v. Meyer; I. Rakovec, 1954), interessant der schon im Jahre 1819 im Tanzsaal, wo die Eröffnungssitzung des IV. speläologischen Kongresses stattfand, von H. Freyer ausgegrabene Höhlenlöwenunterkiefer, dessen Eckzahn die Skulptur eines Höhlenlöwenkopfes darzustellen scheint (S. Brodar, 1951 b).

Die vorerst bloß vermutete Anwesenheit des altsteinzeitlichen Menschen haben die im Jahre 1951 an verschiedenen Stellen der Höhle ausgeführten Sondierungen voll bestätigt. In einer Höhlennische beim Tropf-

stein Slonova glava (Elefantenkopf), etwa 265 Meter vom heutigen Höhleneingang entfernt, wurden sichere Spuren nachgewiesen. Im Profil der Sonde sind von oben nach unten folgende Schichten zu verzeichnen:

1. Mittelstückiger, scharfkantiger Kalkabbruch, nachträglich mit Sinter fest verkittet.

2. Rotlehm mit geringer Kalkabbruchmenge, dazwischen von der Höhlendecke abgebrochene Sinterstücke. Häufung von Knochenfragmenten der Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenm. et Heinroth) im obersten und untersten Teil der Schicht. Im oberen Horizont 1 Quarzabschlag, im unteren 4 Silexfunde und 1 primitiv zugespitztes Röhrenknochenfragment.

3. Lockere Schicht von der Höhlendecke abgefallener Sinterkrustenteile.

4. Kleinstückiger, zwar scharfkantiger, jedoch sehr korrodierter, beträchtlich mit angeschwemmtem Flyschlehm gemischter Kalkabbruch. In seiner obersten, wegen Rotlehmbeimischung rötlichen Zone nebst nicht allzu häufigen Knochenfragmenten der Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenm. et Heinroth) 1 Quarzabschlag, 1 Silexknollen und mehrere scharfkantige Quarzbruchstücke.

5. Sehr dicker Bodensinter, möglicherweise nur eine von der Höhlendecke losgelöste Sinterkruste äußerst großen Umfangs.

Obwohl im obigen Schichtpaket nur sehr spärliche und zugleich nur atypische Kulturreste festgestellt werden konnten, ist durch sie allenfalls eine dreimalige Begehung der Höhle bis zum Tropfstein Slonova glava nachgewiesen.

Die altsteinzeitlichen Jäger ließen sich erstmals in der unmittelbaren Nähe der Fundstelle nieder. Allem Anschein nach sind ihre moustéroïden Quarz- und Silexabschläge gegen Ende des Würmvorstoßes I zugleich mit Kalkschutt und Flyschlehm durch Höhlenwasserströme etwas verlagert worden. Schon bald darnach begann die Sedimentation des parautochthonen Rotlehms, der sich mit dem Flyschlehm vermischte. Die dadurch angedeutete Klimamilderung, welche dem Beginn des Würminterstadials I/II entsprechen dürfte, mußte jedenfalls einen langandauernden Zeitabschnitt, in dem später die Höhlendecke mit Sinterkrusten vollständig überzogen worden ist, in Anspruch nehmen. Sonst wäre die hangende aus lauter Sinterabbruchstücken bestehende Schicht kaum erklärbar. Der so weit in die Höhle reichende Frost des Würmvorstoßes II, der den ganzen Sinterbelag der Höhlendecke zerstörte, griff zuletzt auch den Kreidekalkfelsen an. Während der Bildung der stark mit parautochthonem Rotlehm gemischten Kalkschuttschicht ist nun wieder ein zweimaliges Erscheinen des in diesen Fällen wohl schon jungpaläolithischen Menschen festzustellen. Die hangende Frostbruchschicht, die nachträglich im Atlantikum und noch später zur Breccie versinterte, entspricht dem letzten Kältevorstoß Würm III.

Nach allen diesen Feststellungen war allerdings noch die Frage zu beantworten, auf welchem Wege die eiszeitlichen Menschen verschiedener



Zeitperioden bis zur Fundstelle vordringen konnten. Dies nicht so sehr wegen beträchtlicher Weite vom heutigen Höhleneingang, vielmehr wegen der hohen Steilwand, die man überklettern müßte, um aus dem großen Saal, den der unterirdische Fluß Pivka durchquert, in die höhere, heute mittels einer Eisenbrücke überbrückte Höhlenetage zu gelangen. Wegen der äußerst schwierigen Passage über die Steilwand waren noch andere unbekannte Höhleneingänge in Rechnung zu ziehen.

Den Lösung der aufgestellten Frage konnte man näher kommen, als im Frühjahr des Jahres 1964 in der Höhle eine zweite paläolithische Fundstelle entdeckt wurde. Von der Plattform der Eingangsstation der Höhleneisenbahn aus war ein Tunellbau für das zweite Geleise der Eisenbahn projektiert. Der Tunell sollte den Höhlengang der Biospeläologischen Station westlich umgehen, um dadurch das zweite Geleise knapp vor der Fundstelle Slonova glava an das bestehende alte Geleise zu führen. Jedoch gleich zu Beginn der Arbeiten stieß man unverhofft auf Sedimente eines vollständig zugeschütteten Höhlenganges. In der Abbaustirnwand und in den Seitenprofilen war deutlich ein Holzkohlenstreifen mit zerschlagenen Tierknochen verfolgbar. Schon bei der ersten Besichtigung der Fundstelle wurde dann im Profil tatsächlich auch ein bearbeiteter Silexabschlag entdeckt. Wegen der Bauarbeiten in drei Schichten kam eine systematische Ausgrabung leider nicht in Betracht, man mußte sich mit der ständigen Beobachtung des Abbaues und der Profile begnügen.

Insoweit die Schichten sichtbar waren, denn nach oben und unten sind sie unausgegraben geblieben, sind im Oberteil der gewonnenen Profile eine rotlehmmige, Kalkschutt enthaltende Schicht und im mächtigeren Unterteil ein Kalkschuttkomplex immer klar hervorgetreten. In der Nähe der Höhlenwand, an die der Tunellbau schließlich doch stieß, sind beide fest mit Sinter verkittet. In der oberen Rotlehmschicht kommen überall zerstreut zahlreiche Holzkohlensplittchen vor, gegen die Höhlenwand hin erscheinen aber auch zahlreiche fragmentierte und zum Teil angebrannte Tierknochenreste (*Bos* sp., *Cervus* sp., *Ursus spelaeus* Rosenm. et Heinroth, *Canis lupus* L., auch *Equus* sp.). Allen Überlegungen nach dürfte es sich um Nachlaß wahrscheinlich jungpaläolithischer Jäger handeln, welche zu Beginn der Rotlehm Bildung die Höhle besuchten.

Der folgende Kalkschuttkomplex, der sich bis zum Ausgrabungsboden in sechs Zonen gliedern läßt, besteht durchwegs aus scharfkantigem, nur wenig korrodiertem Frostabbruch. Die einzelnen Zonen unterscheiden sich hinsichtlich der allgemein geringen, jedoch immerhin verschiedenen Rotlehmbeimischung und durch den stellenweise größeren oder kleineren Grad ihrer Versinterung. Die oberste Zone charakterisiert ein durchgehends verfolgbarer Holzkohlenstreifen, in dem auch ganze Holzkohlenester (mit *Pinus* und anderen Nadelhölzern) anzutreffen sind. Dazwischen sind zersplitterte Knochen jungpleistozäner Tierarten (*Cervus* sp., *Megaceros* sp., *Bos* sp., aber auch *Ursus spelaeus* Rosenm. et Heinroth) zu verzeichnen. Die Anwesenheit des paläolithischen Menschen wird bekräftigt durch eine bescheidene Anzahl von Steinartefakten, die bei

regerechter Erforschung der Fundstelle bestimmt viel größer wäre, und durch mehrere Silexabsplisse. Daß die Artefakte aus einheimischen Hornsteinen und fremden Silexknollen an Ort und Stelle ausgefertigt worden sind, beweisen die übriggebliebenen Steinkerne und Abfallssplitter. Im Inventar sind nur Breitabschläge und Breitabsplisse zu verzeichnen, wobei auf die mehrmals auftretende clactonienartige Abschlagstechnik hingewiesen sei. Die Schlagflächen sind meist glatt. Die Vorpräparation eines Kernsteines ist wohl möglich, jedoch nicht sicher. Unter den fertigen Geräten treten ausschließlich nur Schaber auf. Ein Spitzwinkelschaber mit gerader Arbeitskante und ein Konvexschaber mit Stufenretusche erinnern nur dem Anschein nach an Handspitzen. Zwei weitere Konvexschaber sind randretuschiert. Gebrauchsretusche ist auch an formlosen Absplissen zu bemerken. Durch das Ausbleiben jeglicher jungpaläolithischer Elemente einerseits und das Hervortreten der Schabergeräte andererseits ist allgemein der Moustériencharakter des Steininventars erwiesen. Die engere Zuteilung zum finalen Moustérien aber bestimmt der Vergleich mit ähnlichen, den Schlußphasen des Würmvorstoßes I angehörigen Steinindustrien aus den benachbarten Höhlenstationen Betalov spodmol (D Industrie; S. Brodar, 1956) und Parska golobina (Industrie der Schicht 5; F. Osolé, 1961).

In demselben Schuttkomplex sind aber noch ältere Spuren menschlicher Tätigkeit festzustellen. In seinen zwei untersten Zonen erscheinen Holzkohletrümmer (ausschließlich Nadelhölzer) und in der tiefst erreichten nebst Knochenfragmenten des Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenm. et Heinroth) auch ein Silexsplitter.

Alle diese Feststellungen zusammenfassend, sind paläolithische Jäger zu verschiedenen Zeiten, im Würm I und im großen Interstadial I/II, mindestens viermal in den heutzutage vollständig mit Sedimenten ausgefüllten Höhlenraum eingedrungen, wobei sich die Frage nach dem Zugang zur Fundstelle natürlich von selbst beantwortet. Dazu sei bemerkt, daß der zur Gänze verschüttete Höhlenraum ohne Zweifel nur einen Teil des ursprünglich viel breiteren Höhlenganges der Biospeläologischen Station darstellt. Durch den heutigen Eingang in die Höhle wäre der Zugang zu ihm und weiterhin zu unserer Fundstelle nach Überwindung der äußerst schwierigen Passage im Velika dvorana genannten Saal knapp nach der paläolithischen Fundstelle Slonova glava jedenfalls möglich, jedoch nicht nur schwierig, sondern auch sehr weit und dazu noch verwickelt. Auf diesem Wege ist der Transport des Brennholzes zur Feurstelle unter keinen Umständen annehmbar. Da mußte zweifellos noch ein anderer, später zugeschütteter Höhleneingang existieren.

Nachforschungen auf dem über der Höhle liegenden Terrain konnten den ehemaligen Höhleneingang auch tatsächlich herausfinden. Dicht an der Straße von Postojna zur Höhle, rund 50 Meter vor der Treppe, die zur Höhlenrestauration hinaufführt, unterbricht die sonst geschlossen verlaufenden Kreidekalke eine Kalkschuttbreccie. Hier war seinerzeit ein

breiter Eingang zum Höhlengang, in dem sich heute die Biospeläologische Station befindet. Im Laufe der Zeit hat sich dieser Eingang immer mehr zurückgezogen und wurde in den Schlußphasen der letzten Eiszeit mit Frostabbruch, der dann im Atlantikum zur Breccie versinterte, vollständig versperrt. Die anlässlich des Tunellbaues entdeckte Fundstelle liegt knapp hinter dieser Sperre. Hier befand sich bei noch vollem Tageslicht der Arbeitsplatz der paläolithischen Jäger und zugleich der günstigste Platz für ihre Feuerherde. Von hier aus führte der direkte, kürzeste und leichteste Weg zu der erstentdeckten Fundstelle beim Tropfstein Slonova glava und noch weiter in die Höhle. Im Pleistozän war somit hier für Menschen und Tiere der Haupteingang ins Innere der Höhle.

#### Literatur

Brodar S., 1951 a: Otoška jama, paleolitska postaja. Razprave IV. razr. Slov. akad. znan. umet., 1, Ljubljana.

Brodar S., 1951 b: Paleolitski sledovi v Postojnski jami. Razprave IV. razr. Slov. akad. znan. umet., 1, Ljubljana.

Brodar S., 1956: Ein Beitrag zum Karstpaläolithikum im Nordwesten Jugoslawiens. Actes du IV<sup>e</sup> Congrès International du Quaternaire, 2, Roma.

Osolč F., 1961: Parska golobina, paleolitska postaja v Pivški kotlini. Razprave IV. razr. Slov. akad. znan. umet., 6, Ljubljana.

Rakovec I., 1954: Povodni konj iz Pivške kotline. Razprave IV. razr. Slov. akad. znan. umet., 2, Ljubljana.



## ФАУНА ПЕЩЕРНЫХ СТОЯНОК ЮЖНОЙ АБХАЗИИ

Н. И. Бурчак-Абрамович

Институт истории, археологии и этнографии А. Н. Груз. ССР

Тбилиси

### Summary

1. The cultural strata of upper Paleolithic and Mesolithic period (Azil, Tardenisien) of the above mentioned caves are not always strictly determined from the aspect of fauna and archeology. These things sometimes make it difficult to determine the exact data.

2. The fauna of mesolithic period:

*Sus scrofa attila*, *Cervus elaphus maral*, *Alces alces caucasicus*, (Купини-šahva), *Capreolus capreolus*, *Ovis (ophion?)*, *Capra severtzovi*, *Bison sp.*, *Rupicapra rupicapra*, *Ursus spelaeus*, *Ursus arctos*, *Felis silvestris*, *Lynx lynx*, *Canis lupus*, *Martes sp.*, *Lepus europeus*, *Cricetus cricetus*, *Arvicola amphibius*, *Columba palumbus*, *Colymbus cristatus*, *Larus sp.*, *Aythia fuligula*, *Dryocopus martius*, *Tetrao mlkostewiczi*, *Phasianus colchicus*, *Falco tinnunculus*, *Aquila sp.*, *Haliaetus albicilla*, *Bubo bubo*, *Corvus corax*, *Bufo bufo*, *Homo sapiens*.

3. The findings from the late Paleolithic and Mesolithic period are very interesting. In most cases cave-bears are to be found sometimes together with the brown-bear. They were the one of the most important objects of hunting. Here the cave-bear has been saved under the favourable condition in Abhazia as the relic.

4. The heath-cock of Kavkaz was found as the fossil.

5. As we know, hamster (Кер — Bagaz) occur in the moist southern part of mountain.

6. The human bones from Kavkaz mountains are sometimes burned, split, and gnawed (these are the traces of cannibalism).

На правобережье гористон части нижнего течения р. Кодор в районе сел. Цебельды находится ряд карстовых пещер и гротов. В некоторых из них обнаружены остатки культуры древнего человека (верхнего палеолита, мезолита и более позанего времени), ставшие предметом изучения археологов — А. Н. Соловьева, М. М. Трапша, Н. З. Бердзенишвили, А. Д. Церетели и др.

Наиболее интересными оказались три пещеры — Кеп-Багаз, Хупинишхавя (Холодный Грот) и Ква-Чара. Фаунистические материалы из них, добытые раскопками для изучения были переданы нам. Особенно важным является то, что в данных пещерах культурные слои мезолита залегают непосредственно над более древними слоями, что дает возможность при накопления достаточных материалов проследить смену состава фауны во времени. Некоторые интересные выводы напрашиваются и сейчас.

Пещера Кеп-Багаз расположена в нескольких км. к ЮВ. от сел. Цебельды на дне сухой мертвой части долины р. Схча, впадающей справа в р. Амткел. Высота пещеры около 435 м над у. м. По данным

А. Н. Соловьева в пещере представлен верхний палеолит, азияль и тарденуаз. В пещере велись только рекогносцировочные раскопки. Пещера Хупынишшахва (Холодный Грот) находится в обрыве скалы правого берега р. Кодор, непосредственно выше устья р. Амткел (прав. приток р. Кодор) на высоте около 28 м. над уровнем реки. Глубина грота около 15 м. Культурные слои — верхний палеолит, азияль, тарденуаз. В мезолите большую роль играло рыболовство, о чем говорят наличие множества рыбных костей и рыболовные орудия лова. Раскопки проводились А. Н. Соловьевым в 1940, 1959 и 1960 г.

Пещера Ква-Чара (по имени ущелья Ква-Чара, что означает „камень с надписью“) расположена в 5-ти км. к СЗ. от сел. Цебельды в верховьях р. Мачара на высоте 700 м над у. м. Длина пещеры открыва- 200 м. На расстоянии около 50 м. от входа в полу пещеры открывается узкая щель - отверстие колодца, глуб. до 12 м. Колодец книзу расширяется, так что выбраться из него самому невозможно. На дне колодца нами собраны кости пещерного медведя, повидимому дом. барана и др. Вполне вероятно, что в прошлом в колодец могли падать, забравшись в пещеру животные, в связи с чем раскопки глинисто-щебеннистого дна колодца возможно дадут интересные остеологические материалы. На поверхности дна колодца лежал скелет человека, попавшего в колодец лет 10—20 тому назад. А. Алексеева и М. Ломидзе (1960)<sup>1</sup> описывают с Северного Кавказа один карстовый колодец (глуб. 25—30 м), находящийся в хребте Азиш-Тау в верховьях р. Белой. В колодце оказалось скопление костей *Ursus spelaeus* Rosenm., *Canis lupus*, *Canis familiaris*, *Ovis cf. aries* L., *Sus scrofa*, *Homo sapiens* L. и другие.

Время образования скопления костей предположительно — конец среднего плейстоцена. В стоянке Ква-Чара по данным Н. З. Бердзенишвили представлен верхний палеолит и мезолит. В составе фауны доминирует пещерный медведь и совсем мало костей других животных (см. табл. I).

Весьма интересным зоогеографическим фактом является обилие костей пещерного медведя в слоях верхнего палеолита и мезолита всех трех пещер района Цебельды. Многие кости п. медведей несут на себе следы использования их, как охотничьей добычи, древним человеком (обожженные кости, кости расколотые вдоль и поперек, подобно костям других животных). Иногда из костей п. медведя делались орудия и в том числе уникальный орнаментированный выпрямитель для стрел, изготовленный из радиуса п. медведя (пещера Хупынишшахва). Обилие костей п. медведя (особенно в Ква-Чара, где он составляет более 95% от всех костей) говорит о большом

<sup>1</sup> Алексеева А. И., Ломидзе М. Г. О находке плейстоценовой фауны млекопитающих в верховьях реки Белой (Северный Кавказ). Известия Высших Учебн. Заведений. Геология и разведка. № 2, сс. 29—33. 1960.

охотничьем значении п. медведя в Южной Абхазии в конце палеолита и мезолите.

В Абхазии с ее благодатными природными условиями п. медведь мог выжить значительно дольше, чем в других местностях СССР. Это была для него „последний рефугиум“, в котором задержался, возможной причиной исчезновения его здесь могла быть и охота первобытного человека. Время вымирания п. медведя на Кавказе еще далеко не уточнено и оно, во всяком случае, значительно более позднее, чем предполагалось до сих пор. В. И. Громова (1948) отмечая обилие костей п. медведя в верхнем палеолите пещер Навалинской и Ахштырской на Черноморском Побережье заключает что п. медведь „находил на Кавказе чрезвычайно благоприятные условия для жизни и как вид находился в расцвете своего существования“. В Крыму п. медведь известен из ашель-мустьерских и орньякских слоев ряда пещер. Найден в верхнем палеолите южного Урала, орньякской стоянке Бердыжа в БССР, мадлене стоянки Костенки Ш. Н. К. Верещагин (1959), отмечая слабую фоссиллизацию костей п. медведя из Воронцовской пещеры возле Хосты, замечает — „Возможно, что небольшая популяция пещерных медведей несколько пережила плейстоцен в Северо-Западном Кавказе“. Н. З. Бердзенишвили (1959) ссылаясь на мою рукопись пишет „Присутствие остатков пещерного медведя в палеолитическом комплексе с мезолитическим обликом дает основание Н. И. Бурчак-Абрамовичу предположить, что п. медведь в югозападном уголке Закавказья, именно в пределах Абхазии, нашел для себя наиболее благоприятные условия существования и мог жить здесь дольше, чем в остальных областях своего некогда обширного ареала. В Западной Европе п. медведь обычен для Ашель-мустьерских стоянок, но известен и из стоянок солютре (Заергель, 1940). В последней монографии Малеза,<sup>2</sup> посвященной фауне пещеры Ветерница в Хорватии, п. медведь указан для палеолитических слоев мустье, затем вышележащих верхнеплейстоценовых слоев лишенных культурных остатков, затем очень редко в постгляциале т.е. на протяжении геологического времени RW, W, postglacial. До начала атлантической эпохи здесь п. медведь не доживает. Таким образом в средней части Югославии п. медведь продержался также относительно долго, хотя по внешнему окончательному вымер раньше, чем в Южной Абхазии, что доказывается его редкостью в раннем постгляциале пещеры Ветерницы, тогда как в мезолите Южной Абхазии он еще господствовал. Поздние пещерные медведи Южной Абхазии отличались весьма крупными размерами, их черепа и длинные кости в среднем больше, чем напр. у п. медведей с юга Украины, Крыма, вероятно и Западной Европы. Для подтверждения этого конечно еще необходимы специальные краниологи-

<sup>2</sup> Malez Mirko. 1963. Kvarterni fauna pećine Veternice u Medvednici. Paleontologia jugoslavica, Sv. 5, ss. 1—193 + XL tab. Zagreb.

ческие исследования и сравнения, которыми также уточнится и систематическое положение п. медведей Черноморского Побережья. На костях п. медведей из описываемых пещер Цебединского района как будто бы мало наблюдается следов прижизненных болезненных явлений, что может служить показателем благополучного состояния их здоровья еще далеко от вырождения. Одновременно с костями пещерных медведей встречаются кости бурых медведей, но в значительно меньшем количестве. Часть медвежьих костей вообще нельзя было определить до вида. Повидимому человек с бурым медведем, занимавшим иные, чем п. медведь экологические ниши встречался реже.

В стоянке Ква-Чара найден один зуб выдры (*Lutra lutra* L.). Леопард (*Felis pardus* L.) в очень небольшом числе костей встречен в Хупынипшахе и в Ква-Чара. Мало остатков кавказского лося (*Alces alces caucasicus* N. Ver. ) в пещере Хупынипшахе. Однако лось в Абхазии продолжал существовать еще долго. Цветная фреска головы лося с характерными веерообразными рогами датируемая XVII веком (А. Ширвашидзе) найдена среди руин храма в селении Цкел-Карн Гальского района. Повидимому в это время лоси еще водились в Абхазии. В Северион Осетии лоси еще были в конце XVIII-начале XIX века.

Остатков зубра относительно мало, что вероятно объясняется трудностью охоты на зубра. Пещерный медведь, дикий кабан, благородный олень и тур северцева составляли главный объект охоты. На туров охота повидимому происходила далеко в горах, где они встречаются и сейчас, но вполне вероятно, что в то время нижняя граница распространения тура была ближе к пещерам и первобытному охотнику не нужно было за ним подниматься в альпийскую зону главной цепи гор. Тоже относится и к кавказскому горному тетереву *Lyrurus tlakoziewiczi*, несколько костей которого попало в пещерах Кеп-Багаз и Хупынипшаха. Сейчас он населяет альпийскую и субальпийскую зоны. В зимнее время тур и тетерев должны были спускаться ниже и ближе к пещерам. Кавказский тетерев в ископаемом состоянии до сих пор вообще не был известен. Наши находки в указанных пещерах и в верхнем палеолите пещеры Гварджилаас-Кладз (Западная Грузия) являются первыми.

Хомяк (*Cricetus cricetus* L.) найден лишь в пещере Кеп-Багаз. Это наиболее южная точка ареала *C. cricetus*. Ныне он живет на Северном Кавказе и южнее Гагры на Черноморском Побережье не встречается. Был найден в верхнем палеолите Наваишинской пещеры немного севернее Гагры. В стоянке Хупынипшаха много костей орлана (*H. albicilla*). Сейчас он здесь редок. Повидимому в то время он был обычен на р. Кодор и служил подспорьем в охоте, когда было недостаточно крупного зверя. Кости животных (зубра, тура, оленя и др.) ничем существенным не отличаются от современных пред-



ставителей, населяющих Южную Абхазию и принадлежать по всем данным к современным подвидам Н. К. Верещагина (1959) в своей монографии приводит сводный предварительный список фауны пещер Кеп-Багаз и Хупынипшахва (Холодного Грота) без разделения по пунктам из 10-ти видов млекопитающих.

Кости человека (*Homo sapiens* L.) из пещеры Хупынипшахва представлены фрагментами черепов, зубами и костями скелета. Некоторые кости человека со следами пребывания на кострище и расколоты так же, как и охотничьи животные. Возникает мысль о существовании у обитателей пещеры канибализма, который мог быть связан с какими-то ритуальными действиями или возникал периодически в периоды недостатка пищи.

ТАБЛИЦА

Наименование животных	Наименование пещеры Количество костей	Кеп-Багаз		Хупынипшахва (Холодный Грот)		Ква-Чара		Примечания
		колич. костей	миним. особей	колич. костей	миним. особей	колич. костей	миним. особей	
1. <i>Ursus (Spelaearctos) spelaeus</i> Rosenm.	21	2 ad. 1 sem.	35	3 ad. 2 sem.	350	12 ad. 5 semiad.	Кости описываемых стоянок еще определены не все, поэтому число костей и видов после окончательной обработки увеличатся.	
2. <i>Ursus arctos</i> L.	4	1 ad.	13	1 ad. 1 semiad.	?	?		
3. <i>Felis silvestris</i> L.	1	1 ad.	—	—	—	—		
4. <i>Martes</i> sp.	5	1 ad.	10	2 ad.	—	—		
5. <i>Canis lupus</i> L.	—	—	1	1 ad.	3	1 ad.		
6. <i>Lynx lynx</i> L.	—	—	1	1 ad.	—	—		
7. <i>Sus scrofa attila</i> Thomas.	30	4 ad. 1 sem.	11	1 ad. 1 sem.	—	—		
8. <i>Cervus elaphus maral</i> Ogilby	53	3 ad.	23	2 ad.	—	1 ad.		
9. <i>Alces alces caucasicus</i> Ver.	—	—	2	1 ad.	—	—		
10. <i>Capreolus capreolus</i> L.	—	—	—	—	1	1 semiad.		
11. <i>Capra severtzowi</i> Menzb.	46	4 ad. 1 sem.	24	1 ad. 1 sem.	—	1 ad.		
12. <i>Ovis cf. ophion</i>	—	—	—	—	—	—		
13. <i>Bison bonasus</i> Boj.	19	6 ad.	4	1 ad.	—	—		

Наименование животных	Наименование пещеры Количество костей	Кен-Багаз		Хульнипшахва (Холодный Грот)		Ква-Чара		Примечания
		колич. костей	миним. особей	колич. костей	миним. особей	колич. костей	миним. особей	
14. <i>Rupicapra rupicapra</i> L.		1	1 ad.	4	2 ad.	—	—	Еще не выполнено окончательное распределение костей по культурам своим, что лишает нас возможности использовать эти данные сейчас в статье.
15. <i>Cricetus cricetus</i> L.		—	—	27	5 semiad.	—	—	
16. <i>Arvicola amphibius</i> L.		2	2 semiad.	—	—	—	—	
17. <i>Lepus europaeus</i> L.		—	—	1	1 ad.	—	1 ad.	
18. <i>Erinaceus europaeus</i> L.		—	—	3	1 ad.	—	—	
19. <i>Lyrurus miokosiewiczzi</i> (Tacz.)		2	1 ad.	—	—	—	—	
20. <i>Phasianus colchicus</i> L.		—	—	1	1 ad.	—	—	
21. <i>Columba palumbus</i> L.		1	1 ad.	—	—	—	—	
22. <i>Bubo bubo</i> L.		2	1 ad. 1 sem.	—	—	—	—	
23. <i>Falco tinnunculus</i> L.		1	1 ad.	—	—	—	—	
24. <i>Aquila</i> sp.		—	—	1	1 ad.	—	—	
25. <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)		—	—	39	5 ad.	—	—	
26. <i>Podiceps cristatus</i> (L.)		—	—	1	1 ad.	—	—	
27. <i>Larus</i> sp.		—	—	1	1 ad.	—	—	
28. <i>Aythya fuligula</i> (L.)		—	—	1	1 ad.	—	—	
29. <i>Dryocopus martius</i> (L.)		—	—	1	1 ad.	—	—	
30. <i>Corvus corax</i> L.		—	—	1	1 ad.	—	—	
31. <i>Bufo bufo</i> L.		—	—	2	2 ad.	—	—	
32. <i>Pisces</i>		—	—	—	—	—	—	
33. <i>Homo sapiens</i> L.		1	1 ad.	10	2 ad.	—	—	

## Литература

Бердзенишвили Н. З. 1959. Новые данные о палеолите Абхазии. Труды Абхазского Ин-та языка, литературы и истории, т. XXX, сс. 159—181 + 13 табл.

Бурчак-Абрамович Н. И. 1959. Из глубины веков. Охота и охотничье хозяйство, № 1, сс. 23—24.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. АН СССР и АН Азерб ССР.

Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Труды Ин-та геолог. наук, вып. 64.

Громов В. И. 1948. К истории фауны млекопитающих Кавказа. Изв. АН СССР, серия биолог. № 8, сс. 517—537.

Клевакин Г. 1960. Гарпуны Холодного Грота. Газ „Вечерний Тбилиси“ от 4 ноября № 363 (2263).

Ниорадзе Г. К. 1934. Палеолит Грузии. Труды конференции АИЧП, вып. V.

Соловьев А. Н. 1940. К вопросу о геологической датировке палеолита Абхазии. Бюл. ком. по изуч. четверт. периода, № 6—7.

Соловьев А. Н. 1956. Значение археологического метода для изучения карста северной части Черноморского Побережья Кавказа. Сб. „Вопросы карста на юге Европейской части СССР“. АН УССР, Крымский филиал. сс. 43—75.

Соловьев А. Н. 1961. Об итогах археологических раскопок в гроте Хупинишпахва в 1960 г. Труды Абхазск. Ин-та языка, литературы и истории, т. XXXII, сс. 191—195.

Соловьев А. Н., Орелкин В. С. 1961. Находка костей человека в гроте Хупинишпахва (Холодный Грот) в Абхазии. Вопросы антропологии, вып. 6, сс. 143—145.

Соловьев А. Н. 1961. О возрасте карста Северо-Западного Кавказа. сб. „Региональное карстоведение“. АН СССР. сс. 129—135.

Дискуссия: М. Malez, Aranca, А. Каландадзе, Г. А. Бачкинский, Н. И. Бурчак-Абрамович.



## ERGEBNISSE UND PROBLEME DER ERFORSCHUNG DER SALZOFENHÖHLE

ein vorläufiger Schlußbericht

K. Ehrenberg

Wien

### Summary

The excavation field in the Salzofen-Cave which delivered so many finds within the last years has become exhausted during summer 1964. Therefore the time has come for summing-up the results of all the work hitherto done in that cave and discussing the problems involved. Thereabout a somewhat preliminary will be given.

Wenn ich als Thema einen »vorläufigen Schlußbericht« über die Salzofenforschung angekündigt habe, so muß ich vorausschicken, daß zwar die jetzige, 1950 begonnene Grabungsserie im Sommer 1964 beendet wurde, daß aber bei der Fülle der Funde und der Vielfalt der geo-, bio- wie anthropospeläologischen Untersuchungen und Probleme begreiflicher Weise erst zum Teil abschließende Ergebnisse vorliegen. Ich kann daher — und ebenso aus Zeitgründen — nicht über alle Ergebnisse und Probleme, sondern bloß über eine Auswahl solcher berichten. Dazu möchte ich von einer kurzen historischen Übersicht ausgehen.

In der bis nun rund 40 Jahre währenden Salzofenforschung haben sich zwei Phasen voneinander ab. Die erste begann im Sommer 1924, als die Jäger Franz Köberl und Ferdinand Schraml, vor einem Unwetter Schutz suchend, in der Höhle fossile Knochen entdeckten, den nachmaligen Schulrat Otto Körber hiervon benachrichtigten und dieser unverzüglich dort zu graben anfang. Diese Phase währte bis in den zweiten Weltkrieg hinein, denn immer wieder grub Körber mit seinen Mitarbeitern an den verschiedensten Stellen der Höhle. Als er am 27. 2. 1945 starb, lagen über seine Ergebnisse zwei wissenschaftliche Veröffentlichungen vor: eine von ihm selbst (1939), die in der Feststellung gipfelte, daß die Salzofenhöhle die höchstgelegene Siedlungstätte des Altsteinzeitmenschen im (damaligen) Deutschen Reiche wäre, als solche dem alpinen Paläolithikum einzureihen sei, Anfänge der paläolithischen Kunst aufweise wie daß die Besiedlung dem Riß/Würm-Interglazial zugehöre; und eine zweite von E. Hofmann (1940) über einige ihr von Körber übergebene kleine Stückchen schwarzer, glänzender Holzkohle.

Die zweite Phase der Salzofenforschung, deren Leitung in meine Hände gelegt wurde, ist eigentlich durch das starke Aufsehen und die zwiespältige Aufnahme von Körbers obiger Mitteilung in der Fachwelt ausgelöst worden. Denn diese riefen die für Naturdenkmäler und urgeschichtliche Funde zuständigen Stellen auf den Plan. Noch 1939 kam

es so zu einer gemeinsamen Grabung des Paläontologischen und Paläobiologischen Institutes der Wiener Universität und des Oberösterreichischen Landesmuseums (damals Museum des Reichsgaues Oberdonau, zu dem das Ausseerland 1938—1945 gehörte) und, als sie weder Holzkohle noch Steinartfekte erbrachte, 1943 zu einer kommissionellen Besichtigung der von Körber als Belege für seine Feststellungen betrachteten Funde. Dabei ergab sich erstens, daß von dem als Holzkohle vorgewiesenen Material nur ein Teil als eiszeitlich verifiziert werden konnte, während ein anderer offensichtlich jünger und ein dritter überhaupt nicht Holzkohle, sondern das bei der Grabung 1939 lagenweise in situ angetroffene Mineral Scharizerit zu sein schienen; zweitens, daß die vermeintlichen Kunstobjekte kritischer Prüfung nicht standhielten; drittens, daß vom damals einzigen einwandfreien, doch typologisch nicht eindeutigen Steinartefakt (Körbers »Hornsteinschaber«) nur unklare und ungenaue Angaben über Fundstelle und Fundtiefe mitgeteilt wurden. Unter diesen Umständen glaubte die Kommission einhellig, gegenüber den recht bestimmten Aussagen in Körbers obgenannter Veröffentlichung eine abwartende und zurückhaltende Stellung beziehen zu sollen.

Nach Kriegsende veranlaßte das Bundesdenkmalamt über Initiative von Ministerialrat Dr. Ernst Kiesling weitere Schritte zur Klärung des Sachverhaltes. Es ordnete 1948 eine Befahrung und Vermessung der Höhle, 1949 eine Sichtung von Körbers gesamtem, die Salzofenhöhle betreffenden Nachlaß und, als hierbei M. Mottl weitere Stein- und Knochenstücke mit Spuren menschlicher Benützung und Bearbeitung entdeckte, während ich in Körbers Aufzeichnungen genaue, 1942 wohl absichtlich nicht bekanntgegebene Funddaten zum »Hornsteinschaber« fand, neuerliche Grabungen an. Diese wurden in den Jahren 1950—1953 vor allem in Räumen durchgeführt, wo schon Körber gegraben hatte. Subventionen der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, der steiermärkischen Landesregierung und des Heimatmuseums Ausseerland gestatteten 1956—1964 alljährlich eine weitere Fortsetzung der Grabungen und ihre Ausdehnung auf bisher nicht durchforschte Räume.

Soviel über die beiden Phasen der Salzofenforschung. Die aus der ersten von Körber abgeleiteten Schlußfolgerungen zu überprüfen, war also die primäre Aufgabe der zweiten. Nur von ihr möchte ich heute sprechen, d. h. darlegen, was wir heute zu Körbers Feststellungen zu sagen haben. Einige Daten über die Höhle und die Grabungen in ihr sowie Beispiele von den wichtigsten einschlägigen Fundgruppen mögen als Basis dienen.

Die Salzofenhöhle besteht aus einer verwirrenden Fülle von im gleichnamigen Bergstock in verschiedener Tiefe gelegenen Räumen und Gängen. Ihre bisher befahrenen Strecken ergeben eine Gesamtlänge von fast 2 km. Das in die oberen Räume führende Hauptportal öffnet sich in 2005 m ü. d. M. in den oberjurassischen Oberalmkalken des Toten Ge-

birges.. Es läßt Klüfte und Verwerfungen als speläogenetische Leitlinien deutlich erkennen.

Die Grabungen seit 1950 beschränkten sich auf die oberen Räume der Höhle, wo allein sich ausgedehnte,  $\pm$  autochthone Sedimentfelder befanden. (In den tieferen Räumen wurden bisher bloß örtliche Fossilvorkommen festgestellt, fast stets mit Anzeichen einer Verlagerung). Zunächst gruben wir (s. o.) von Körber ungestört belassene Sedimentbestände in Forsterkapelle, Graf Kesselstatt-Dom und Vorraum ab, wobei im Vorraum eine durch Holzkohlenflitterchen dunkel gefärbte Kulturschicht mit einer eiszeitlichen Feuerstelle zum Vorschein kam. Dann konzentrierten wir uns fast ganz auf die von Körber noch nicht durchforschte Strecke Nebenhöhle/Vorraum-Rundzug, wo systematische Grabungen erst nach künstlicher Schaffung eines besseren Zuganges möglich wurden.

In der auch in den Innenräumen nachweisbaren Kulturschicht, der nach den Funddaten Körbers auch sein aus stark verkieseltem Kalk bestehender »Hornsteinschaber« entstammte, konnten mehrere Steinartefakte gesammelt werden. Eines der ersten war ein retuszierter Abschlag aus rotbraun-gelblichem, ortsfremden Radiolarit; ein zweites ein grober Abschlag aus stark verkieseltem Kalkstein mit terminal breiter Schabkante und moustierartiger Fächerretusche. Zu ihnen gesellten sich dann noch ein gutes halbes Dutzend weiterer Stücke sowie einige »Rohformen«. Eine »Tropfsteinperle« mit (bei Stalaktiten natürlicher) Lochung dürfte, vielleicht mit noch anderen Funden, diesem Inventar anzureihen sein.

Reichlicher als an Steinmaterial waren die Spuren von Bearbeitung an Knochen. Gewiß sind nicht alle eindeutig — gehen doch in der grundsätzlichen Bewertung derartiger Stücke die Meinungen der Fachprähistoriker heute weit auseinander, wie etwa hinsichtlich der Kellermannschen Knöpfe. Doch gewisse Stücke mit serialen Kerbungen und Rillungen, die nicht als Nagespuren angesprochen werden können, dürfen wohl mit hoher Wahrscheinlichkeit zu den artifiziellen gezählt werden; ebenso manche Lochungen, wie sie vor allem an Wirbeln, aber auch an sonstigen Knochen von Höhlenbären in beachtlicher Zahl festgestellt wurden; Lochungen, die nicht dem normalen, natürlichen Zustande entsprechen, auch nicht Bißspuren oder abnormale bzw. pathologische, sondern nur artifizielle sein können; Lochungen, bei welchen sich unwillkürlich die Frage nach Sinn oder Absicht und damit die Vermutung eines Zusammenhanges mit irgendwelchen besonderen Vorstellungen förmlich aufdrängt.

Ähnliches gilt auch für bestimmte Fundkomplexe; besonders für etwa ein Dutzend meist in Wandnähe oder in Wandnischen gefundener Höhlenbärenschädel, die auf einer Art Steinsockel ruhten, oft teilweise bis völlig von Steinen ummantelt waren; die in Nasenhöhle und Hinterhauptsloch, beidseitig an Kranial- wie Fazialschädel Einzelsteine oder Steinplatten symmetrisch ein- bzw. ( $\pm$  hochkant) an-

gelagert hatten; die ein- wie angelagerte Holzkohlenflitterchen aufwiesen; die von Knochen in auffälliger Lagerung (Langknochen beim — ursprünglich anscheinend im beschädigten — Jochbogen, Rippe bzw. Os penis mit Krallenphalange zueinander parallel und senkrecht vorne bzw. hinten vom Schädel abgehend, gekreuzte Langknochen unter oder hinter dem Schädel) begleitet waren. Auch Höhlenbärenbecken waren mehrfach Mittelpunkt ähnlicher Fundkomplexe, mit Steinsockeln und auffällig gelagerten,  $\pm$  symmetrisch angeordneten oder gekreuzten Knochen. Im Beckenring fanden sich bald ein der Symphysenregion innen dicht angeschmiegt, formmäßig in sie eben hineinpassender Einzelstein, bald war jener, bei gleichfalls inverser Lage des Beckens, oben von zwei großen Steinen, unten von einem richtigen Pflaster aus kleinen, polygonalen Steinen verschlossen.

Alle diese Funde als zufällige, natürliche Anordnungen abtun zu wollen, scheint mir kaum möglich. Ihre offensichtlichen biostratonomischen Besonderheiten lassen sich, wie schon mehrfach dargelegt wurde, unter den gegebenen Verhältnissen eigentlich nur bei Annahme menschlicher Einwirkung in befriedigender Weise deuten.

Diese wenigen Beispiele müssen genügen. Es kann demnach wohl nicht mehr bezweifelt werden, daß die Salzofenhöhle zur Zeit der Höhlenbären auch vom Menschen aufgesucht worden ist, d. h. vom Altsteinzeitmenschen. Und da die Salzofenhöhle noch immer die höchstgelegene in Österreich ist, von der solches mit Bestimmtheit ausgesagt werden kann, ist die erste von Körbers eingangs zitierten Feststellungen durchaus richtig gewesen. Auch die Zuordnung zum alpinen Paläolithikum E. Bächlers (protolithische Knochenkultur Oswald Menghins, Mousteriano alpino R. Battaglias) wird nach dem spärlichen, wenig typischen Steinmaterial, dem reichlicheren Fundgute an eindeutigen und noch mehr an »potentiellen« Knochenartefakten als zutreffende Feststellung gelten dürfen, wobei die doch mit größter Wahrscheinlichkeit als intentionelle Depositionen zu bewertenden Funde bzw. Fundkomplexe, die eigenartigen Lochungen vor allem an Wirbeln nunmehr noch einen zusätzlichen Blickpunkt für die Beurteilung dieser in der Höhle als Bärenjäger erscheinenden Paläolithiker ergeben.

Anders hingegen verhält es sich mit der dritten der obzitierten Körberschen Feststellungen. Seine vermeintlichen Belege für Anfänge einer paläolithischen Kunst hielten, wie erwähnt, kritischer Prüfung nicht stand; und ob etwa die serialen Kerbungen an einzelnen unserer Fundstücke als solche bewertet werden dürfen, scheint mir eine höchstens mit Vorbehalt beantwortbare, nicht aber eindeutig entscheidbare Frage zu sein.

Nicht viel anders steht es um die vierte Körbersche Feststellung. Auf Grund eigener Untersuchungen in der Höhle und an ihrem Inhalte haben sich J. Schadler und F. Brandtner für die Körbersche Datierung in das Riß/Würm- (Eem-) Interglazial ausgesprochen, während E. Schmid zu einer Einstufung in das Würm I/II- (Frühwürm/Haupt-



würm-) Interstadial gelangt ist. Weitere Forscher haben sich teils der einen, teils der anderen Datierung angeschlossen. Das  $C^{14}$  — Datum  $34.000 \pm 3.000$  würde zwar gut zu einer Einstufung in das Würm I/II stimmen; doch darf nicht übersehen werden, daß  $C^{14}$  — Daten aus bekanntlich oft »verunreinigter« Höhlen-Holzkohle nur als Mindestdaten zu bewerten sind, ein höheres als das angezeigte Alter mithin keineswegs ausschließen. Endlich — und diese Seite des Problems habe ich u. a. bereits am 3. Kongreß in Wien (1961) aufzuzeigen versucht — geht es auch um die Frage, daß zur Besiedlungszeit im Toten Gebirge für den Höhlenbären erträgliche Lebensverhältnisse geherrscht haben müssen. Das Rib/Würm wird diese Voraussetzung sicher erfüllt haben; das Würm I/II aber nur dann, wenn es eine Zeit mit den heutigen sehr nahekommenen Temperaturverhältnissen im Lebensbereiche der Salzofenbären war — und das würde eine erhebliche Modifikation der gängigen Vorstellungen bedingen. Über Möglichkeit und Zulässigkeit solcher Modifikation zu entscheiden, fällt nicht mehr in die Kompetenz der Salzofenforschung. So muß die Frage der Zeitstellung noch offen bleiben, und erst die Zukunft kann lehren, ob Körbers Datierung, wie es mir derzeit eher scheinen möchte, beizupflichten ist oder nicht.

Nachtrag. Eine im Oktober 1965 in Groningen durch Dr. J. C. Vogel durchgeführte  $C^{14}$  — Bestimmung an Knochen aus der »Kulturschicht« der Salzofenhöhle hat (Gro-4628)  $> 44.500$  B. P. ergeben und scheint daher entschieden für die ursprüngliche Körbersche Datierung zu sprechen.

#### Schriftennachweis

1. Körber, O.: Der Salzofen; Forschgn. u. Fortschr., 15, 1, Berlin 1939.
2. Hoffmann, E.: Pflanzliche Reste a. d. Salzofenhöhle b. Aussee; *ibid.* 16, 27, 1940.
3. Schädler, J. in Ehrenberg, K.: Ber. ü. Ausgrabungen i. d. Salzofenhöhle i. Toten Gebirge I., *Palaeobiologica* 7, 4, Wien 1941.
4. Brandtner, Fr. in *Current Anthropology* 2, 5, 1961.
5. Schmid, E.: Von den Sedimenten d. Salzofenhöhle; Sber. Österr. Ak. Wiss., math.-naturw. Kl. I, 166, 1, Wien 1957.
6. Ehrenberg, K.: Zum Lebensraum v. Höhlenbär u. Höhlenbärenjäger; III. Internat. Congr. f. Spelöol. 4, Wien 1965. (Vgl. ferner weitere Ber. ü. Ausgrabungen i. d. Salzofenhöhle... des gleichen Autors u. zw. III.—VII., IX.—XII., XIV.—XVII. im Anz. math.-naturw. Kl. Österr. Ak. Wiss. sowie VIII. u. XIII. (XIII. gem. m. E. Ruckenstein) in den Sber. Österr. Ak. Wiss. math.-naturw. Kl. 166, 4 u. 170, 5/6, 1957 u. 1961, sowie Berichte in *Archaeol. Austr.* 25, 1959 und 32, 1962, Wien, in *Quartär* 6, Bonn 1953 und in *Verh. Zoolog.-Botan. Ges. Wien* 101/102, 1962.).



## SPELEOLOGIA E PREISTORIA IN PROVINCIA DI GROSSETO

G. Guerrini

Grosseto

### Summary

We are going to examine in this report the relation existing between karst formations and prehistory in the district of Grosseto.

This district often shows facts and circumstances that interest both speleology and prehistory.

In particular, on the basis of researches made by »Gruppo Speleologico Maremmano« (the Maremma speleological team) and of previous researches effected by Italian Universities, we record all the natural grottos of the district of Grosseto that show prehistoric cultures from the paleolithic Age to the Bronze Age.

The main point in this report is in fact the discovery of paleolithic cultures in the above mentioned grottos.

This study follows a first »Sketch for a speleological map of province of Grosseto« and a »Geography of the prehistoric stations in the district of Grosseto«, compiled by the author of the present work.

In questa comunicazione si ricordano le grotte sinora note, della provincia di Grosseto, aventi interesse preistorico. Il lavoro è stato reso possibile dal Gruppo Speleologico Maremmano, che ha operato spesso in collaborazione con l'Istituto di Antropologia dell'Università di Pisa.

### Le Tane

In una visita effettuata dal G. S. M. sono state individuate 6 cavità tutte alla latitudine di 43°, 02', 12" N, fra il 1°, 32', 35" e 1°, 32', 45" W, (Foglio 119 — Massa Marittima. II S. E. — I. G. M.) rispondenti a questo nome.

Si tratta di grotticelle larghe sui 4—5 metri, formatesi in calcare travertino. — Negli anni dal 1928 al 1931 vi furono compiute ricerche da parte di G. Badii prima e di D. Levi successivamente. In tre di queste cavità, non meglio identificate perchè prive di dati catastali, vennero effettuati interessanti ritrovamenti: punte di freccia ascrivibili al periodo a cavallo fra il Paleolitico e il Neolitico, frammenti fittili, punteruoli d'osso, asce e teste di mazza levigate, cuspidi silicee eneolitiche.

Con ogni probabilità, vennero incluse fra »Le Tane« d'interesse preistorico, dagli Autori citati, anche le cavità denominate »Le Grotte«. Queste ultime, visitate dal G. S. M. nel corso del 1963, si aprono in tutt'altra zona — anche se più vicina a Massa Marittima, — alle seguenti posizioni:

- |                          |                          |
|--------------------------|--------------------------|
| n. 1 — 32 T. PN 54186740 | n. 3 — 32 T. PN 54206744 |
| n. 2 — 32 T. PN 54196740 | n. 4 — 32 T. PN 54196750 |

### L'Artofago

La grotta così denominata è posta al 42° 54', 30" N e al 1° 32', 11" W. La quota è di m. 200 circa, la zona è in prossimità del villaggio minerario di Ravi. (Foglio 127-Scarlino, I SE — I. G. M.). L'andamento è orizzontale, la percorribilità facile. Nel soffice materiale di riempimento interno, insieme con ossa varie, si trovarono frammenti di ceramica medioevale, dell'età del ferro e di tipo neo-eneolitico.

### Buca del Danese

Catastata con la sigla 140-T, è situata alla posizione 42° 50', 48" N — 1° 20', 12" W — Q + m. 5 circa. Assai importante dal punto di vista della speleofauna, per la presenza di una rara specie di *Stenasellus* nelle acque di un suo piccolo bacino interno, la Buca del Danese, detta anche Grotta di Roselle, è stata considerata a più riprese da Razzauti di Livorno, da Lanza e Marcucci di Firenze, dal Gruppo Speleologico Maremmano. Ossa di grossi mammiferi, ruminanti e non, sono stati trovati nel suo interno, la qual circostanza giustifica di per sé l'interesse della grotta. Sul terreno agrario prospiciente la cavità affiorano a lor volta sporadiche monetine, o oggetti di ceramica, o altri reperti del periodo etrusco-romano (V—III sec. a. C.). Fa riscontro a queste circostanze la presenza di zone archeologiche (periodo etrusco) nelle vicine località di Poggio Calvello e degli Acquisti, per non dire della più celebre Roselle.

### Buca dei pipistrelli

È catastata con la sigla 280 T è stata scoperta dal G. S. M. alla posizione: 42° 52', 57" N — 1° 15', 8" W — + 250 m di quota. L'interesse maggiore della grotta, è di carattere paleontologico e preistorico: ruminanti vari, equidi, carnivori e orsi, sono presenti in questa grotta.

Ma in realtà il materiale di riempimento della grotta non segue una stratigrafia ordinata. È capitato di trovare pressochè in superficie una o due selci musteriane, o denti di orso, e a oltre mezzo metro di profondità certi frammenti di ceramica tornita.

Un osso frontale di *Homo*, eccezionale per l'enorme spessore, è apparso di tipo simile a quelli dello Scoglietto a un sommario esame di R. Parenti, che condusse un'accurata indagine antropologica sui resti scheletrici dello Scoglietto. Lo spessore abnorme, sarebbe giustificato da un banale fenomeno di iperostosi.

È poi da segnalare la circostanza che nei pressi di Montorsaio, a due o tre km dal quale villaggio è situata la grotta, è stata trovata industria musteriana a cielo aperto, durante lavori di scasso per la messa in opera dall'acquedotto del Fiora (3/1/1965).

### La Fabbrica

La posizione geografica dell'ingresso si desume dalle coordinate: latitudine Nord — 42°, 39', 14". Long. Ovest — 1°, 23', 24". Tale ingresso è posto in parete verticale a m. 9 circa di quota, nelle sue immediate vicinanze, altri fori di accesso a cavità naturali, molto più piccoli, conferiscono un aspetto singolare alla parete, che par quasi la facciata di un edificio.

La parete in cui si apre la cavità presenta un aspetto di costa a falesia, tipico di tutto il versante di ponente dei rilievi dell'Uccellina, e deve essere probabilmente collegato alla trasgressione Tirreniana.

La grotta si presenta come un vasto salone, con volta bassa o bassissima e con pendenza variabile dai 5°—10° ai 50°, e le si può attribuire complessivamente una superficie di circa 450 m<sup>2</sup>.

L'importanza maggiore della cavità sta nel fatto che essa rivela copiosissime testimonianze preistoriche: da selci scheggiate a ciottoli, da ossa anche abbruciate a frammenti di ceramiche scure, non tornite e ad impasto rozzo. — Complessivamente si sono raccolte pressochè in superficie, nella caverna, sulle 500 selci: si tratta di oggetti talvolta atipici, o di evidenti nuclei di lavorazione. Non sono state trovate punte di freccia o di lancia, o lame, se non piccolissime, ma schegge, o bulini, o raschiatoi, o levigatoi. Il materiale siliceo, immerso come il precedente in un fine terriccio sabbioso-calcareo, è costituito da diaspri ora rosso bruni, ora grigio-verdi, ora grigi, ora bruni, nonché da selce piromaca comune, opaca.

La tecnica di lavorazione delle selci risale decisamente al Paleolitico medio (Mousteriano); la presenza di ceramica scura non tornita, a impasto grossolano, fa ritenere d'altro canto che nel periodo a cavallo fra il Paleolitico e il Neolitico questa grotta continuasse ad essere abitata. L'interesse dell'Università di Pisa per questa cavità, che fa risalire ad almeno 50.000 anni fa i primi insediamenti umani all'Uccellina, è attestato da una visita di A. Radmilli e dalle sue istruzioni al G. S. M. per la prosecuzione delle ricerche nella stessa zona.

### Grotta dello Scoglietto

La posizione di questa notissima caverna (che tale risulta nonostante l'appellativo di »grotta«), si desume dalle seguenti coordinate: 42°, 39', 43" latitudine Nord — 1°, 23', 50" longitudine Ovest — quota + 2 m. (Foglio 135 I. G. M. »Bocca d'Ombrone« — IV N. O.)

La natura geologica della cavità è quella comune al settore settentrionale dell'Uccellina, risultando pertanto di calcare massiccio. A partire dal 1935, sino al 1952, vi sono state condotte ricerche da Sestini, Cardini e Rittatore, i quali vi hanno accertato copiose testimonianze dell'Età del Bonzo, riferibile a una cultura appenninica di gruppo toscolaziale.

La Grotta dello Scoglietto si presenta con un ingresso assai ampio, che immette in un solo vano esteso circa sui m.  $15 \times 15$ . Ossa umane in gran copia, ossa animali anche abbruciate, frammenti di ceramiche a impasto rozzo e di ceramiche tornite, frammenti di vetro e ferro, attestano il fatto che la caverna, nel corso dei millenni passati, costituì un frequente riparo naturale a partire dall'inizio dell'età dei metalli. Si avanza l'ipotesi, da parte dello scrivente, che la Grotta dell'Uccellina possa celare oltre il suo fondo un vano ancora inesplorato, occluso da materiale crollato dalla volta.

Secondo R. Parenti, che ha eseguito importanti studi antropologici sui resti scheletrici dello Scoglietto, la cavità avrebbe costituito una »grotta funeraria a semicombustione o essiccazione del cadavere«.

### Grotte di Talamone

Non ci è dato di conoscere con esattezza a quale di esse si riferisse A. Mochi quando, nel 1915, parlò di una industria litica nella »Grotta di Golino«. Il G. M. S. ha trovato per proprio conto, nel Talamonese, solo modeste cavità costiere, dovute ad abrasione marina piuttosto che a fenomeni carsici veri e propri.

### Grotta Rose Mary

Le notizie che seguono sono state raccolte da E. Tongiòrgi, A. Radmilli e L. Romagnoli. La posizione della grotta risulta dalle seguenti coordinate:  $42^{\circ}, 24', 42''$  latitudine Nord —  $1^{\circ}, 10', 05''$  longitudine Ovest — quota m. 80 sul livello del mare.

La cavità, profonda sui 28 metri, ha una lunghezza di circa 15 metri e si estende in direzione SO-NE come il vicino »Spacco della Regina«. L'inclinazione è di  $50^{\circ}$  verso SE.

È esclusa da questa grotta la fauna fossile, »contemporanea delle prime fasi della regressione marina che accompagna l'anaglaciale wurmiano«. Probabilmente, la grotta costituì una tana di lupi, e, semmai di iene.

Le ossa trovate appartengono a fauna varia: *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Hyaena crocuta spelaea*, *Oryctolagus cuniculus*, *Lepus europaeus*, *Arvicola terrestris*, *Capreolus capreolus*, *Dama dama*, *Cervus elaphus*, *Equus caballus*, *Equus hydruntinus*, *Gyps fulvus*, *Perdix perdix*, *Bovidaum* genus forse *Elephas*. Ma di gran lunga i più abbondanti sono i resti di *Dama*, *Canis*, *Capreolus*, ad avvalorare l'asserto degli AA. che la grotta costituì una tana di lupi, le cui prede abituali erano daini e caprioli.

### Grotta di Punta degli Stretti

La Grotta di Punta degli Stretti si apre al  $42^{\circ}, 25', 52''$  N —  $1^{\circ}, 16', 49''$  O., potendo indicarne l'ingresso pochi metri dentro la vecchia galleria ferroviaria che univa Orbetello a Porto S. Stefano. Probabil-

mente, col suo sviluppo di circa un chilometro, la grotta è la più vasta della provincia di Grosseto; ma oltre che morfologico l'interesse della grotta è di ordine preistorico e faunistico, secondo le risultanze di F. Baschieri e Pirozzi. Di questa cavità, percorribile solo in battello per buona parte, si sono occupati anche Segre,\* Mori (su »Grotte nelle breccie costiere del M. Argentario) e Datti (La grotta di P. degli Stretti — su »Le grotte d'Italia« — Trieste, 1930).

#### Grotta di Cala dei Santi

È situata ancora sull'Argentario e costituisce un residuo di grotta, scomparsa con la formazione pre-tirreniana della falesia attuale. Vi è stata trovata copiosa fauna, a iena, lupo, volpe, cervo, daino, cavallo e bue.

Di tale grotta si sono intressati Salvagnoli-Marchetti (Armi e utensili nella grotta di Cala dei Santi. Su »Atti della V riunione degli scienziati« Lucca, 1843.) e A. G. Segre su »Rivista di Scienze preistoriche« (XIV, 1959 — I/4).

#### Grotta dei Morti o delle sette finestre

La sua posizione si desume dalle coordinate: 32 TPN 9128003 quota m 18 (Foglio 135 II N. O.)

La Grotta dei Morti risulta studiata da A. C. Blanc, che vi riscontrò un livello riferibile al Bronzo appenninico (»Giacimenti con fauna pleistocenica a marmotta e livelli a ceramica ed inumazione dell'Età del bronzo, nella Grotta della 7 finestre ad Ansedonia« su »Quaternaria«, II Roma, 1955). Fra il materiale preistorico trovato nel corso di una spedizione del G. S. M. è da segnalare qualche modesta scheggia silicea, qualche frammento di ceramica etrusco-campana, frammenti di ceramica non tornita, nonché ossa varie di uomo, volpe, tartaruga, pecora, ecc.

\* A. G. Segre — Giacimenti pleistocenici con fauna e industria litica a Monte Argentario. (Su »Riv. Scienze preistoriche« — vol. XIV, 1959.)





## LE PROBLÈME DE L'APPARITION DU PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR DANS LE PROCHE-ORIENT

### Résultats acquis et directions de recherche

F. Hours

Laboratoire de Préhistoire, Université St. Joseph

Beyrouth

### Résumé

La passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur est particulièrement intéressant à étudier dans le Proche Orient. D'abord parce qu'il semble s'être effectué à la façon originale. Ensuite parce que la position privilégiée de certaines grottes au bord la mer et la corrélation avec les anciens niveaux marins permet d'établir pour la région une chronologie relative.

Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique Supérieur s'effectue dans le Proche-Orient à travers une série d'industries de typologie variée, et semble s'être amorcé très tôt.

### L'Amudien

Dès 1937 Miss Garrod avait remarqué dans les niveaux Eb et Ea de la grotte de Tabûn de nombreuses lames et des instruments sur lames (Garrod, D. A. E. et Bate, D. M. A., 1937). L'ensemble du niveau E était cependant d'allure acheuléenne, avec accompagnement de racloirs de type Yabroudien. Le Yabroudien est un faciès local du Moustérien dont nous reparlerons plus tard. Ceci indiquait évidemment l'apparition et l'utilisation de la lame, forme qui caractérise normalement le Paléolithique Supérieur, à une période ancienne.<sup>1</sup> Cependant aucun horizon distinct n'avait été alors isolé.<sup>2</sup>

C'est au cours de ses fouilles de Yabroud, publiées en 1950 (Rust, A., 1950), que A. Rust a distingué et décrit pour la première fois un horizon de ce genre comme un niveau à part, qui semble bien représenter un stade ancien d'une industrie à affinités Paléolithique supérieur. Les noms qu'on lui a donnés sont divers: Rust l'avait qualifiée de Pré-Aurignacien, d'autres parlent de Paléolithique Supérieur zéro (Howell, F. C., 1959) en se référant aux niveaux un, deux, trois, quatre, cinq, six de Paléolithique Supérieur distingués par Neuville. Le nom qui est mis en avant à l'heure actuelle, confor-

<sup>1</sup> Depuis quelques années James Baudet découvre, en relation avec les plages soulevées des rivages de la Mer du Nord une industrie à lames épaisses, qui est certainement, elle aussi, ancienne.

<sup>2</sup> Miss Garrod a repris plus tard ce matériel pour préciser ses premières analyses (Garrod, D. A. E., 1956).

mément à la tradition de la nomenclature préhistorique est celui d'Amudien (Garrod, D. A. et Kirkbride, D., 1961). L'Amudien se trouve aux niveaux 13 et 15 de la série dégagée par Rust à Yabroud, intercalé dans l'ensemble qui a reçu le nom de Yabroudien. Il comporte un nombre important de lames et d'outils fabriqués sur lame: pointes à dos abattu, grattoirs sur bout, ainsi que des formes d'ordinaire plus fréquentes dans le Paléolithique supérieur comme burins, perçoirs et steep scrapers. A côté de cela, on trouve également des éclats. La technique de débitage est variée: les lames sont souvent à plan de frappe facetté, comme à Tabun, mais il en existe aussi dont le plan de frappe est punctiforme. Les nuclei sont le plus souvent informes, et se laissent mal interpréter. Il n'y a pas de râcloirs ni de pointes moustériennes.<sup>3</sup>

En reprenant en 1958 des fouilles sur le site découvert à Adloun par le P. Zumoffen, Miss Garrod a retrouvé, au contact d'une plage fossile, plusieurs niveaux d'occupation contenant la même industrie (Garrod, D. A. E. et Kirkbride, D., 1961). Là encore, lames, burins, grattoirs sur bout, steep scrapers suggèrent le Paléolithique supérieur. La qualité des fouilles et l'inventaire plus complet de l'industrie permettent ici de se faire de l'Amudien une idée plus complète que ce que laissait deviner la publication de Yabroud ou celle de Tabun. On peut en particulier constater un certain archaïsme dans l'industrie, tuot-à-fait normal à ce niveau, et qui enlève à l'Amudien un peu de son caractère exceptionnel.

Quoi qu'il en soit, il paraît maintenant bien établi que des traits de typologie qui seront largement employés dans le Paléolithique Supérieur apparaissent dans le Proche Orient à une époque déjà ancienne.

### L'Emiréen

S'il est annoncé depuis longtemps par l'Amudien, le Paléolithique Supérieur ne débute réellement dans le Proche Orient qu'avec l'Emiréen, faciès de transition qui garde encore certaines persistances de typologie Paléolithique Moyen.

Identifié pour la première fois par Turville-Petre en 1925—1926 dans la grotte d'Emireh, qui se trouve dans le Wadi el Amud, près du lac de Tibériade (Turville-Petre, F., 1927), ce niveau a d'abord été contesté, en tant qu'entité originale, par Miss Garrod, qui imputait le mélange de formes Paléolithique Moyen et Paléolithique Supérieur qui le caractérise à l'imprécision des fouilles de Turville-Petre. Par la suite, un abondant matériel découvert dans tuot le Proche Orient à l'occasion de nombreuses fouilles a imposé l'originalité de l'Emiréen. (Garrod, D. A. E., 1952 et 1955).

<sup>3</sup> Les conditions pénibles dans lesquelles Rust a effectué ses fouilles à Yabroud et rédigé sa publication en Allemagne expliquent en partie qu'on ne puisse avoir plus de précisions. Les fouilles récentes de Solecki, qui a repris le site en 1964 permettront sans doute d'en savoir plus.

L'Emiréen est actuellement connu, en plus de la grotte d'Emireh, à Djebel Qafzah, dans la grotte de Tabban et probablement aussi à Mgharet el Wad, en Palestine. Au Liban on le trouve à Abu Halka et à Ksar Akil, deux sites où il se trouve en position stratigraphique, et dans les sables de Beyrouth, vaste gisement de surface, difficile à déceler (Fleisch, H., 1965). Suivant les endroits, il semble que l'Emiréen n'ait pas exactement la même allure, et que les proportions relatives des différents outils changent. On peut cependant dire que, sur un found de Levallois ou de Levalloiso-Moustérien évolué, comportant les pointes, râcloirs et nuclei préparés habituels surgissent des instruments sur lames, des grattoirs et des burins. Le fossile directeur de ce niveau est une pointe, de petite dimensions, (aux environs de trois centimètres), assez large, dont les bords sont en général non retouchés, et dont la base est amincie par des retouches sur les deux faces, de façon à enlever complètement le plan de frappe et une partie du bulbe. La pointe d'Emireh est un fossile extrêmement précis, mais rare (6 à Abu Halka, 5 à Mgharet el Wad, 7 à Emireh, 1 à Ksar Akil). Le nombre relativement considérable de celles qui ont été trouvées dans les sables de Beyrouth, une vingtaine, est donc particulièrement intéressant, car il indique une concentration importante.

L'Amudien, bien qu'ancien, est incontestablement dans la ligne du Paléolithique Supérieur. L'Emiréen, lui, a déjà sauté le pas et en fait partie. Entre les deux, qu'y a-t-il qui puisse préparer le passage?

La question est encore loin d'être résolue. Les sites où l'on a trouvé une industrie Paléolithique Moyen, typologiquement située entre les deux, sont nombreux au Proche-Orient. Malheureusement, les gisements de surface, toujours difficiles à interpréter, sont plus nombreux que les grottes, et celles-ci, en ce qui concerne le Liban, n'ont pas été dans l'ensemble fouillées comme il aurait fallu. Pour le Paléolithique moyen des grottes, seuls les travaux de Miss Garrod à Adloun sont utilisables, et il faut se référer aux gisements de Syrie ou de Palestine, assez voisins, mais tout de même différents.

On se trouve en présence pour le Paléolithique Moyen, de plusieurs ensemble industriels, qui témoignent, semble-t-il, de traditions techniques diverses.

### Le Levallois

Dans certains cas, le débitage levallois est largement utilisé, et atteint même une rare perfection. Nuclei, éclats à plan de frappe facetté, pointes, arrivent à une finesse et une élégance de forme qu'on ne trouve pas facilement en Europe. Suivant qu'ils ont été utilisés ou non, et un peu suivant les conceptions personnelles des auteurs, on les trouvera mentionnés par les uns ou les autres sous les noms de Levallois, Levalloiso-Moustérien, ou même parfois Moustérien. Intégrés à cet ensemble très homogène on rencontre quelques burins, mais rien d'autre qui puisse orienter vers le Paléolithique Supérieur.

### Le Yabroudien

Il existe une autre industrie Paléolithique Moyen particulière au Proche-Orient, C'est celle que Rust a signalée pour la première fois dans l'abri I de Yabroud, et qu'il a nommée pour cette raison Yabroudien (Rust, A., 1950). Depuis les fouilles de Rust, le Yabroudien a été retrouvé ailleurs: en Syrie, aux frontières de la Jordanie, par Van Liere, et au Liban à Adloun, par Miss Garrod (non encore publié). Il s'agit donc bien là d'une étape originale de la préhistoire au Proche-Orient, sorte de Moustérien de tradition acheuléenne, dont l'outil type est un râcloir assez épais, façonné par retouches écailleuses, et d'ordinaire double convergent. Le plan de frappe en est le plus souvent lisse et semi-latéral. L'épaisseur de la pièce et le bulbe bien marqué lui donnent un aspect assez primitif. L'allure d'ailleurs ancienne de l'industrie est confirmée par la présence des bifaces. Il ne semble donc pas qu'on doive chercher là une voie de passage vers le Paléolithique Supérieur.

### Le Meyroubien

Une dernière tradition se réfère à des ensembles où la technique du débitage Levallois est largement utilisée, mais où, aux pointes et aux éclats, se mêlent des outils plus progressifs: steep scrapers, grattoirs sur bout, ordinairement représentatifs du Paléolithique Supérieur, et dont la présence n'est pas facile à interpréter. Dans la plupart des cas il s'agit de sites de surface, mais il semble exclu qu'on se trouve en face du mélange de deux industries d'âge différent car, d'une part, sur une vingtaine de sites, on retrouve les mêmes pièces en présence de façon constante, et, d'autre part, il est très difficile d'isoler typologiquement une série de l'autre, car le débitage Levallois est intimement mêlé à l'ensemble. Tout ceci paraît bien justifier l'octroi du nom spécial de Meyroubien qui a été utilisé pour qualifier ces complexes (C o p e l a n d, L. & W e s c o m b e, L., 1965).

Du reste, la présence de pièces d'allure très Paléolithique Supérieur dans un contexte moustérien n'est pas dans le Proche-Orient une chose inouïe. Neuville (Neuville, R., 1951) le signale dans le niveau B de la grotte de Sahba, le niveau C de Tabban. C'est aussi le cas des niveaux C et D de Tabun (Garrod, D. A. E. et Bate, D. M. A., 1937). Ces industries sont peut-être assez voisines du Meyroubien, et c'est sans doute dans cette direction qu'il faut chercher une des voies d'acheminement vers le Paléolithique Supérieur.

### Orientations de recherches

Si l'on veut tirer au clair l'évolution du Paléolithique Moyen et l'apparition du Paléolithique Supérieur au Proche-Orient, il est évidemment de première importance de pouvoir déterminer les rapports qui existent entre les diverses traditions que nous venons d'évoquer, leur chronologie et la place qu'elles occupent dans une chronologie absolue.

Chronologie relative et rapports typologiques ne peuvent être fixés que par l'étude du matériel fourni par des fouilles faites en grotte ou en terrasses, dans des dépôts stratifiés. Ces fouilles, peu nombreuses, existent. Ce sont celles de Rust à Yabroud en Syrie, de Miss Garrod dans la région du Mont Carmel en Palestine, de Haller à Abu Halka, de Ewing à Ksar Akil et de Miss Garrod et Miss Kirkbride à Adloun au Liban. Elles sont malheureusement anciennes pour les premières, faites parfois de façon hâtive, et les publications ne correspondent pas toujours à ce qu'on exige aujourd'hui, pour ne pas parler de Ksar Akil, encore inédit, 25 ans après les fouilles.

De l'ensemble se dégage cependant une ligne générale d'évolution. L'Amudien et le Yabroudien paraissent, globalement, plus anciens que le Levallois ou le Levallois-Moustérien, et le Meyroubien est probablement plus récent. Ceci n'a qu'une valeur indicative, car il faut tenir compte des alternances, des intrications de niveaux, qui donnent, dans le détail une image infiniment plus complexe. (Voir en particulier la stratigraphie des abris de Yabroud, Rust, A., 1950.) Du reste, ce tableau un peu vague sera très certainement précisé par les fouilles en cours, celles de Solecki en particulier, qui reprend les travaux de Rust.

Quant à la chronologie absolue, elle se révèle beaucoup plus difficile à atteindre. Le procédé, maintenant classique, de la datation par le carbone 14 ne permet pas de remonter assez loin. Mais il est pourtant possible d'arriver à un certain résultat, et c'est là que les techniques propres à la spéléologie, l'étude des dépôts, des remplissages et des sédiments en particulier, interviennent.

Les industries qui nous intéressent se trouvent en corrélation, pour une part, avec les lignes de rivage qui indiquent les différents niveaux occupés par la mer au cours du quaternaire sur les côtes de la Méditerranée orientale (Fleisch, H., 1956). Le rapport est plus ou moins étroit, soit que des pièces se trouvent prises dans les dépôts de plage, soit qu'elles se trouvent incluses dans les dépôts reposant sur les terrasses d'abrasion. Il y a là, en tout cas, matière à dresser toute une chronologie. D'autant qu'on rencontre un certain de grottes préhistoriques situées sur le bord de la mer, et en relation, elles aussi avec les niveaux maris: Ras Lados, Abu Halka, Nahr Brahim, Ras el Kelb, Adloun. Le rapport entre le creusement ou le remplissage de ces grottes et les niveaux marins peut être immédiat, lorsque l'action de la mer reste visible sur les parois, comme c'est le cas pour Adloun, ou lorsque les dépôts de plage font partie du remplissage. Mais parfois on ne saisira le rapport qu'indirectement, en tirant, de l'analyse des dépôts, des données climatiques, qu'on confrontera ensuite avec celles fournies par l'étude des lignes de rivages.

Pour l'instant, les premières synthèses qui ont été tentées (Garrod, D. A. E., 1956; Howell, C. F., 1959; Guillien, Y., 1963) restent encore un peu incertaines, et ne tiennent pas compte de ce Paléolithique Moyen évolué, le Meyroubien, encore mal connu. Les résultats obtenus

sont cependant intéressants. Un Levallois évolué se trouve déjà inclus dans la plage de 15 m., donc contemporain du Tyrrhénien II, ou Eutyrrhénien. Ces dépôts de plage sont surmontés à Adloun par de l'Amudien et du Yabroudien, qu'il faudrait donc situer dans la régression qui voit la mer descendre de 15 m à 6 m, contemporaine du Würm I (dans l'hypothèse où l'on compte quatre Würm). Puis viendrait le Levalloiso-Moustérien des grottes en corrélation avec le niveau de 6 m, l'Ouljien (Gigout, M., 1949 et 1957). C'est le cas de la grotte de Ras el Kelb, dont le remplissage serait donc à situer dans le Würm II. Ce serait à la fin de cette période qu'il faudrait placer le Meyroubien, juste avant l'interstade de Gottweig.

Pour préciser davantage, il faudrait étudier de plus près les dépôts de certaines grottes, comme celles de la vallée d'Antélias, qui n'ont pas donné d'industries, mais peuvent livrer des renseignements d'ordre climatique, qu'on pourrait comparer avec ceux fournis par les dépôts de plage ou les terrasses marines.

Il y a là tout un travail de sédimentologie à faire dont les résultats peuvent éclairer un point important de la préhistoire.

#### Bibliographie

Copeland, L. & Wescombe, L., 1965: Inventory of Stone Age sites in Lebanon. Mélanges l'Université Saint Joseph, 41.

Fleisch, H., 1956: Dépôts préhistoriques de la côte Libanaise et leur place dans la chronologie basée sur le quaternaire marin. *Quaternaria* 3, 101—132.

Fleisch, H., 1965: Les sables de Ras Beyrouth (Liban) et leurs industries préhistoriques. (À paraître dans les mélanges A. Rust.)

Garrod, D. A. E., 1952: A transitional industry from the base of the Upper Paleolithic in Palestine and Syria. *Jour. Royal Anthropol. Inst.* 81, 121—132.

Garrod, D. A. E., 1955: The Mugharet el Emireh in Lower Galilee: type station of the Emiran industry. *Jour. Royal Anthropol. Inst.* 85, 1—22.

Garrod, D. A. E., 1956: Acheuléo-yabroudien et «Pré-Aurignacien» de la grotte du Tabun (Mont Carmel): étude stratigraphique et chronologique. *Quaternaria* 3, 39—59.

Garrod, D. A. E. et Bate, D. M. A., 1937: The Stone Age of Mount Carmel. Vol. 1: Excavations at the Wadi el Mughara. Oxford, Clarendon Press.

Garrod, D. A. E. et Kirkbride, D., 1961: Excavation at the Abri Zumoffen, a Paleolithic Rock-Shelter near Adloun, South Lebanon, 1958. *Bull. Musée Beyrouth* XVI, 1—48.

Gigout, M., 1949: Définition d'un étage Ouljien. *C. R. Acad. Sc. Paris* 229, 551—555.

Gigout, M., 1957: L'Ouljien dans le cadre du Tyrrhénien. *Bull. Soc. Géol. France*, série 6, 7, 385—400.

Guillien, Y., 1963: De l'Eemien à l'Holcène: Eoglacière, Mésoglacière, Néoglacière. *Annales Géographie*, 393, 605—613.

Howell, F. C., 1959: Upper Pleistocene stratigraphy and early man in the Levant. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 103, 1—65.

Neuville, R., 1951: Le Paléolithique et le Mésolithique du désert de Judée. *Archives de l'Institut de Paléontologie humaine*, 24.

Rust, A., 1950: Die Höhlenfunde von Jabrud (Syrien). Neumünster.

Turville-Petre, F., 1927: Researches in Prehistoric Galilee 1925 to 1926. British school of Archaeology in Jerusalem, London.

## HÖHLEN UND BURGEN

H. Ilming

Landesverein für Höhlenkunde in Wien und Niederösterreich

Wien

### Summary

Studying the relations between caves and medieval castles you will get some interesting facts. Apart from the rare cases, where castles are built directly into cave, there is a considerable number of these objects standing in a close connection with caves. A special group are simply fortified caves, which were never inhabited for a longer time. Lower Austria, the country examined, shows that castles, not being part of a fortification line are frequently erected above prehistorically important caves. Reflections are being made as to whether these places have been permanently inhabited by men.

Similar cases in other countries are known. Comparing examinations would be interesting.

Bevor die vielfältigen Zusammenhänge zwischen Höhlen und Burgen hier näher erörtert werden sollen, ist es notwendig, einige Begriffe klarzustellen. Sicher werden alle Höhlenforscher es als selbstverständlich finden, daß mit dem Ausdruck »Höhle« immer ein Naturraum gemeint ist. Da jedoch das Vorkommen künstlicher Hohlräume unter der Erde im Zusammenhang mit Wehrbauten möglich ist, und erfahrungsgemäß von Nicht-Speläologen oft keine Unterscheidung gemacht wird, muß dies festgestellt werden. Unbedingt notwendig ist jedoch die Klarstellung, daß mit dem Wort »Burg« ein Wehrbau des 11. bis 13. Jahrhunderts gemeint ist. Im und nach dem 14. Jahrhundert werden aus den Burgen Schlösser, welche in diesem Zusammenhang nicht unser eigentliches Interesse verdienen. So hat sich z. B. für eines der interessantesten Objekte Jugoslawiens, die Höhlenburg Predjamski grad, der Name »Höhlenschloß« eingebürgert, obwohl es gerade hier typisch zu erkennen ist, daß nur die mittelalterliche Anlage in die Höhle, die späteren Zubauten jedoch vor das Höhlenportal gebaut wurden. Da es außer den richtigen Höhlenburgen auch eine größere Anzahl einfach befestigter Höhlen gibt, müssen echte Höhlenburgen einige Voraussetzungen erfüllen. Dies sind: ständige Wohnbarkeit und das Vorhandensein der für den mittelalterlichen Wehrbau typischen Bauteile wie Mauer, Tor, Turm und Wohnbau. Das Entscheidende für die dauernde Wohnbarkeit ist das Vorhandensein einer ausreichenden Wassermenge. Dies ist in Höhlen in Tropf- und Sickerwasserbecken der Fall.

Für die einfach befestigten, meist nur im Portal mit einer Mauer versehenen Höhlen wäre der Name »Zufluchtshöhlen« der geeignetste. Diese wurden nur in Kriegszeiten benützt und verfügen meist über keine

oder nur in Ausnahmefällen, wie z. B. im Heidenloch bei Warmbad Villach in Kärnten, über eine dürftige Wasserstelle.

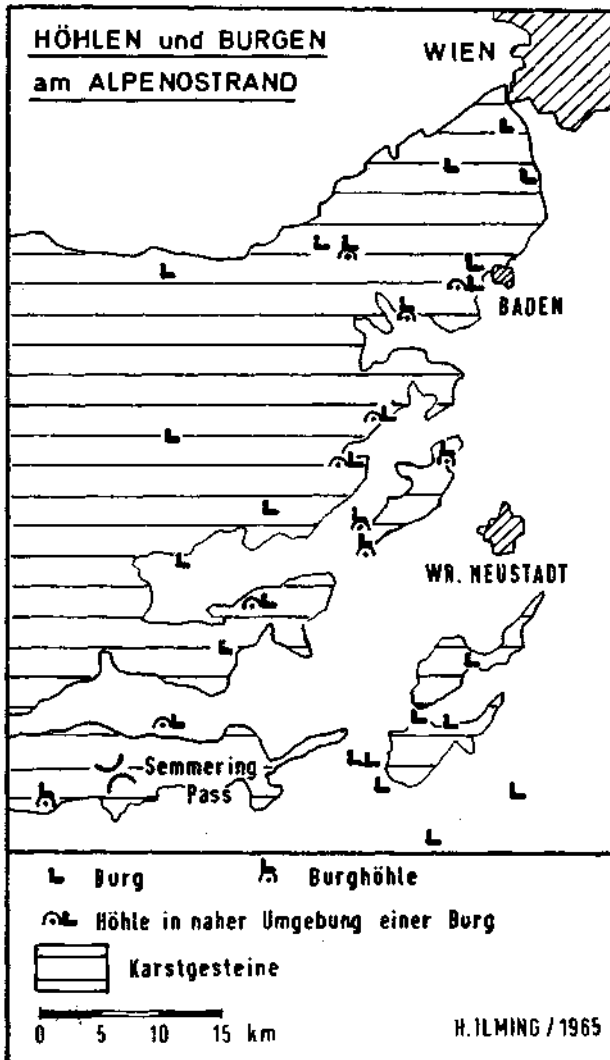
Für den Höhlenforscher und Prähistoriker jedoch fast interessanter scheint es mir, daß es eine große Anzahl von größeren Höhlen unmittelbar unter oder doch in der Nähe der Ruinen mittelalterlicher Wehranlagen gibt, die oft in gar keinem erkennbaren Zusammenhang mit diesen stehen. Für diese anthropospeläologisch interessanten Objekte wäre wohl der Ausdruck »Burghöhlen« am zutreffendsten. Wie es sich mit dem Vorhandensein von prähistorischen Funden in diesem Zusammenhang verhält, soll dann an einigen Beispielen aus dem Untersuchungsgebiet, dem Alpenostrand, südlich von Wien, erläutert werden.

Österreich besitzt nur zwei echte Höhlenburgen. Es sind dies die Burg Schalaun und das sogenannte »Puxer Lueg«, beide in der gleichen Felswand nördlich Teufenbach im oberen Murtal in der Steiermark gelegen. Diese beiden Objekte werden häufig als Einheit betrachtet, was jedoch nicht der Fall ist. Die Höhlenburg Schalaun, derzeit fast unzugänglich, in einer großen Wandnische gelegen, soll schon von einem Gefolgsmann Karls des Großen begründet worden sein. Die heutigen Mauerreste stammen jedoch aus dem 11. bis 12. Jahrhundert. Urkundlich wird sie 1181 zum erstenmal erwähnt, im 16. Jahrhundert wird sie verlassen und verfällt. Schon eine ganz andere Besitzerreihe kennzeichnet die Höhlenburg Puxer Lueg. Sie wurde von den Luegern und Teufenbachern an Stelle einer älteren Anlage im 13. und 14. Jahrhundert erbaut. Sie liegt ebenfalls in einer mächtigen Eingangshalle, an welche sich labyrinthische, engräumige Höhlenstrecken anschließen. Ein Gang, welcher zu einer ergiebigen Wasserstelle führt, ist durch Ausmeißeln aufrecht begehbar gemacht und mit ebenfalls in Stein gemeißelten Stufen versehen. Diese Burg wurde auch im 16. Jahrhundert verlassen und, da sie Anfang des 19. Jahrhunderts Räubern Unterschlupf bot, weitgehend zerstört. Für diese Anlage maßgebend ist außer der strategisch äußerst günstigen Lage, die sowohl das obere Murtal, als auch den Weg nach Kärnten über den Neumarkter Sattel beherrscht, das Vorhandensein eines als Baumaterial günstigen marmorisierten Kalkes, die großen, trockenen Eingangsräume und das vorhandene Wasser. Über prähistorische Funde ist nichts bekannt.

Als eine der Übergangsformen zwischen Höhlenburg und befestigter Höhle möchte ich das etwas komplizierte Beispiel der Höllturmhöhle bei Wöllersdorf nahe Wiener Neustadt vorstellen. Hier sind nicht nur Mauerreste vor der Höhle, von denen der namengebende Rundturm am besten erhalten ist, sondern auch die Spuren von Einbauten in den weitläufigen, trockenen Höhlenraum vorhanden. Dieser liegt in am Alpenostrand als Saum ausgebildetem tortonem Leithakalk, der auch einen leichtbearbeitbaren Baustein abgibt. An den Wänden des Haupthöhlenraumes sind viele Öffnungen für Balkenaufgaben herausgemeißelt. Ein Vergleich der jeweils gegenüberliegenden Wände führte lange zu keinem brauchbaren Ergebnis, da die Öffnungen nie in gleicher Höhe liegen. Hier liegt jedoch der



interessante Fall vor, in welchem speläo-anthropologische Beobachtungen, ergänzt durch tektonische, eine Erklärung brachten. Es handelt sich hier um eine sehr junge tektonische Bewegung, nämlich eine Kippung gegen den Bruchrand des Wiener Beckens. Ein anderer Höhlenteil ergänzt diese Beobachtung. Als nämlich Höhlenforscher eine sehr enge Spalte ausräumten, gelangten sie in einen Raum, dessen rußgeschwärzte Decke gleichmäßige Bearbeitungsspuren mit dem Meißel aufweist. Es



war von vorn herein klar, daß hier ein anderer Eingang bestanden hatte. Da die Unterseite der Blöcke, welche die hangauswärts liegende Raumbegrenzung bilden, an der Unterseite ebenfalls berußt und bearbeitet sind, liegt es nahe, daß hier der Zugang zu diesem vom Menschen adaptierten Raum verstürzt war. Es wäre in diesem Falle möglich, daß wir sogar das Jahr dieses tektonischen Geschehens, das vielleicht das Auflösen der in die Höhle eingebauten Burgteile bewirkt hat, angeben können. Aus dem Jahre 1356 ist bekannt, daß im nahen Wiener Neustadt ein Erdbeben starke Zerstörungen verursacht hat. Die strategisch hervorragende Lage der Höhle, von welcher man einen weiten Blick in das Wiener Becken und die Einmündung des Piestingtales hat, macht eine frühere Besiedlung sehr wahrscheinlich. Es ist jedoch nur der bei Aufschlußgrabungen gemachte Fund eines Bruchstückes von einem bronzenen Mondidol (vielleicht Hallstattzeit) bekanntgeworden.

Über den Charakter reiner Zufluchtshöhlen hinaus gehen auch einige befestigte Höhlen, welche in strategisch sehr günstiger Lage als Wacht- und Beobachtungsposten fungieren. Solche sind z. B. die südlich des Semmeringpasses gelegene Zederhaushöhle, die noch zu Beginn des 19. Jh. verwendete Kroatenhöhle am Paß Lueg in Salzburg und das bereits erwähnte Heidenloch mit der ihm gegenüberliegenden Räuberhöhle bei Warmbad Villach in Kärnten. Im Heidenloch und seiner Umgebung wurden auch mehrere keltische und römische Funde gemacht.

Nun gibt es aber noch eine ganz bedeutende Anzahl von Höhlen, welche unmittelbar unterhalb von Burgen oder zumindest diesen sehr nahe liegen, jedoch in keinem baulichen Zusammenhang mit ihnen stehen. Von diesen Burghöhlen zeigt z. B. die im Wienerwald gelegene Arnsteinhöhle außerdem noch Mauerreste. Die dazugehörige Burg liegt am oberen Rande der Felswand unmittelbar über diesem größten Höhlenraum des Wienerwaldes. Schon aus praktischen Gründen konnten die Erbauer der Burg diesen großen Naturraum nicht ungenützt lassen. Sei es, daß er auch nur als Keller oder, wie von manchen Forschern vermutet wird, als Pferdestall verwendet worden war, jedenfalls war dafür eine strategisch weniger günstige Lage als in diesem Gebiet möglich in Kauf genommen worden. Man muß sich jedoch vor Augen halten, daß dem Bau weitgespannter Räume bei der vorwiegenden Verwendung von Bruchsteinmauerwerk größere Schwierigkeiten gegenüberstanden.

Solche auffallend strategisch ungünstige Lagen treffen auch bei anderen Burgen zu. Besonders z. B. bei der Burg Hartenstein, welche über der durch ihre prähistorischen Funde bekannten Gudenushöhle im innersten Kremstal nördlich der Wachau liegt, sowie bei der Burg Merkenstein südlich von Wien über der gleichnamigen Höhle. Diese beinhaltete neben einer mächtigen Höhlenbärenschielte und deren Begleitfauna Einzelfunde von der Jungsteinzeit bis zur Römerzeit. Gleich reichhaltig in prähistorischer Hinsicht waren auch die Fundschichten in der Königshöhle nahe der Burg Rauhenack in der Nähe von Baden bei Wien. In Kärnten, wo sich der Griffener Schloßberg aus paläozoischen Kalken

aufbaut, wurde in und nach dem 2. Weltkrieg eine Höhle freigelegt und ihre wertvollen urgeschichtlichen Funde bestens bearbeitet. Nebenbei bemerkt ist sie die farbigste Tropfsteinhöhle Österreichs.

Parallele Fälle gibt es auch in großer Zahl außerhalb Österreichs. So z. B. die Burg Holstein nördlich Brünn in der CSSR mit darunterliegender prähistorisch bedeutsamer Höhle, auf der Insel Capri die Grotta Castilione mit darüberliegender Burg und Mauerresten im Portal. Viele Beispiele sind auch noch aus Jugoslawien, Deutschland und Frankreich bekannt.

Alle diese Fälle lassen uns zu dem Schlusse kommen, daß es sich hier um Plätze handelt, die von Menschen über lange Zeiträume hinweg als Wohnstätten benützt wurden. Hier ist nun möglich, durch vergleichende Untersuchungen festzulegen, in welchen Höhlen noch systematische Grabungen in prähistorischen Fundschichten erfolgversprechend wären. Daneben kann man solche Vergleiche zu Hilfe nehmen, wenn z. B. wie im Falle der bereits erwähnten Arnsteinhöhle durch unmethodisch durchgeführte Grabungen im vorigen Jahrhundert die prähistorischen Schichten einer wissenschaftlichen Untersuchung verlorengegangen sind. Außer diesen für den Prähistoriker verwendbaren Angaben soll dieses Thema schließlich auch dem Burgenforscher zu denken geben, wenn sich gerade Burgen über Höhlen nicht in mittelalterliche Wehrlinien und Systeme einfügen.

Diskussion: G. Novak, H. Ilming.



## ЦОНСКАЯ ПЕЩЕРА И ЕЕ КУЛЬТУРА

А. КАЛАНДАДЗЕ

Институт истории, археологии и этнографии А. Н. Груз. ССР

ТБИЛИСИ

### Summary

Conska Cave, which represents a large karst cave of horizontal gallery is situated in the high-mountainous region of Georgia. It lies on the southern slope of Buba mountain at 2100 metres above sea-level and 20 kilometres air-line from the snow-line of central Caucasus.

The cave was formed in the limestones of the Cretaceous period, already towards the end of Pliocene. The deepest cavern is at 100 metres, with a spread of 14 metres. The entrance looks to the south. The cave is dry. The researchings of this cave are due to the Institute of History, Archeology and Ethnology of the Academy of Sciences of Georgian Soviet Republic.

The cave is filled with sediments of the middle Pleistocene and Holocene period. At present about 100 square metres of the surroundings of the cave is excavated. The stratigraphic section of a profile of seven metres at the entrance of the cave has four culture layers (from top bottom): 1. Eneolith, Mesolith, Mousterian, 4. Acheulian with two horizons.

The content of the culture layers is not rich. Nearly all findings revealed implements. However, there is no evidence that these tools were worked there. From the thousands of crumbled bones found by the explorers it is suggested that the cave served as the temporary dwelling place of the men who hunted cave-bears, lions, stags and wolves.

In the lower horizon of Acheul period most tools are roughblunt irons, awls and scrapers. Only one side of these instruments was sharp. They were made of double-faced impliments, such as axes of various shapes, scrapers and awls. The material is argillite, andesite and various tuffitic stones. Flint is rarely found.

In the Mousterian period axes disappeared. A small number of double faced implements are found. Many scrapers and awls are of good production.

As a result of the cooling period, the cave were abandoned after Mousterian period and remained so throughout the upper Paleolithic age. The man returned to cave in Mesolithic period again.

In Conska cave and other caverns of the above mentioned region in Russia, the first findings of Acheul culture in situ were made.

Цонская пещера или Бубас Кладя находится в районе средневысотных гор Южного склона Центрального Кавказии. В административном отношении это Джавский район Юго-Осетии (Восточная Грузия). Геоморфологически данный район входит в обширную зону предгорий, гор и межгорных долин Колхиды с сильно пересеченным рельефом и хорошо развитой гидрографической сетью. Местность, где расположена пещера, входит в область, характеризующую горно-долинным, складчатой структуры рельефом. Из этой области отчетливо выделяется район с известняково-карстовым рельефом. Он



Рис. 1. Общий вид горы Буба с юга

развит главным образом в западной части Б. Кавказа в виде полосы, тянущейся по южному краю склона и граничащей с полосой рельефа высоких скалистых гор и глубоких поперечных долин на вулканогенном основании. Данный рельеф строится известняками преимущественно меловой системы, местами же отложениями верхнеюрского возраста. Литологические особенности известняков играют главную роль в развитии характерных морфологических черт этого рельефа. На формирование данного рельефа влияют как подземные, так и поверхностные карстовые процессы, имеющие в рельефе свои особые морфологические проявления (1, 15). В виду значительной крепости известняков и отсутствия в покрывающих их свитах стойких пород, известняковые ядра хорошо обнажены и их первоначальная форма прекрасно сохранена.

Характерными морфологическими особенностями этого типа рельефа следует считать: „слабое поверхностное расчленение, редкость гидрографической сети; развитие в верхних частях водораздельных возвышенностей утесистых и обрывистых карнизов значительного протяжения, обусловленных усилением процессов плоскостного смыва; развитие платообразных пространств, усеянных многочисленными и разнообразными карстовыми формами; развитие в местах выходов подземных карстовых вод, многочисленных пещер и родников“ (1, 16; 2, 559—569).

Расположена Бубская пещера на южном склоне горы Буба на 2100—2150 м от уровня моря, в 20 км по прямой от вечной снеговой линии Центрального Кавказа. Выработана она в отложениях юрских известняков (рис. 1). Процесс выработки, по-видимому, был закончен еще в конце палеогена. Гора Буба, вершина которой достигает 2800 м над у/м, представляет собой юго-восточное продолжение горного хребта (с вершиной Велуанта), разорванного у села Часавани узкой долиной р. Джелжори. Слагается она из отдельных уступчатых рядов мощных пачек известняка. Поверхность горы, имея наклон в 45—55°, покрыта делювием. У южного подножия горы находится Цонская заболоченная котловина, из которой вытекает один из истоков р. Квирила (2, 100; 559—569; 3, 2).

С точки зрения ландшафта Цонская пещера попадает в современную субальпийскую зону. Граница лесного покрова здесь проходит по отметкам 1900—2000 м абсолютной высоты. Флора района характеризуется развитием лиственного смешанного леса и особого вечнозеленого яруса в подлеске. По данным специалистов, все основные лесообразующие породы и более или менее широко распространенные кустарники подлеска представляют собой реликты колхидской третичной флоры. Таковы, напр., *Fagus orientalis* — бук, *Quercus hartwissiana* — дуб, *Castanea sativa* — каштан, *Carpinus caucasica* (с. *betulus*) — граб, *Alnus barbata* (*A. glutinosa*) — ольха, *Quercus iberica* —



Рис. 2. Лагерь экспедиции у подножья г. Буба

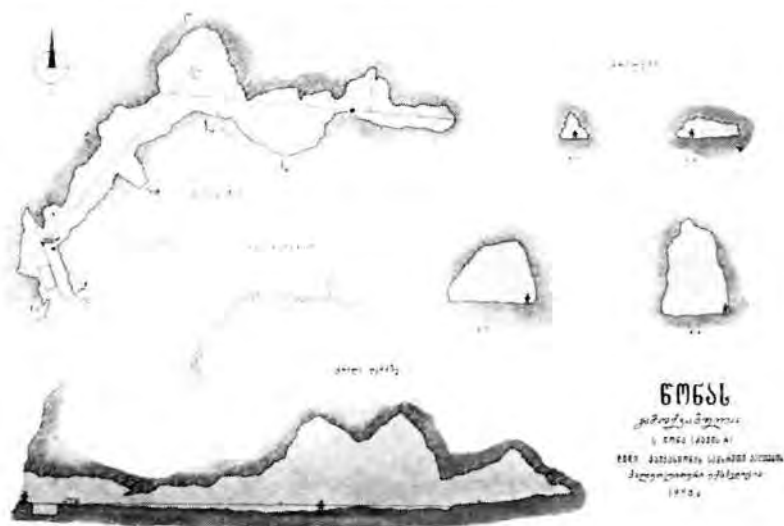


Рис. 3. План Цонской пещеры

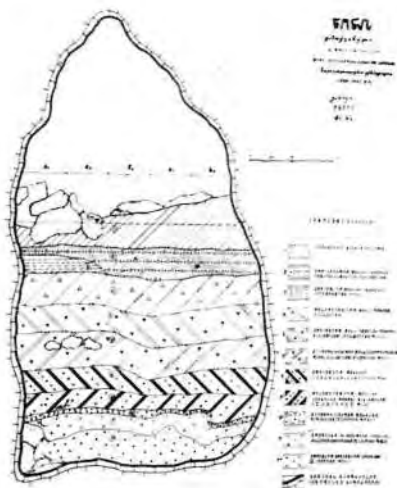


Рис. 4. Поперечный разрез Цонской пещеры





достигает 6,80 м. По геологическим разрезам хорошо различимо чередование 10—11 литологически однородных слоев глины, суглинки и супеси различных мощностей, отличающихся друг от друга лишь по оттенкам цвета, степени влажности или же по объему щепнистых включений (рис. 3, 4, 5).

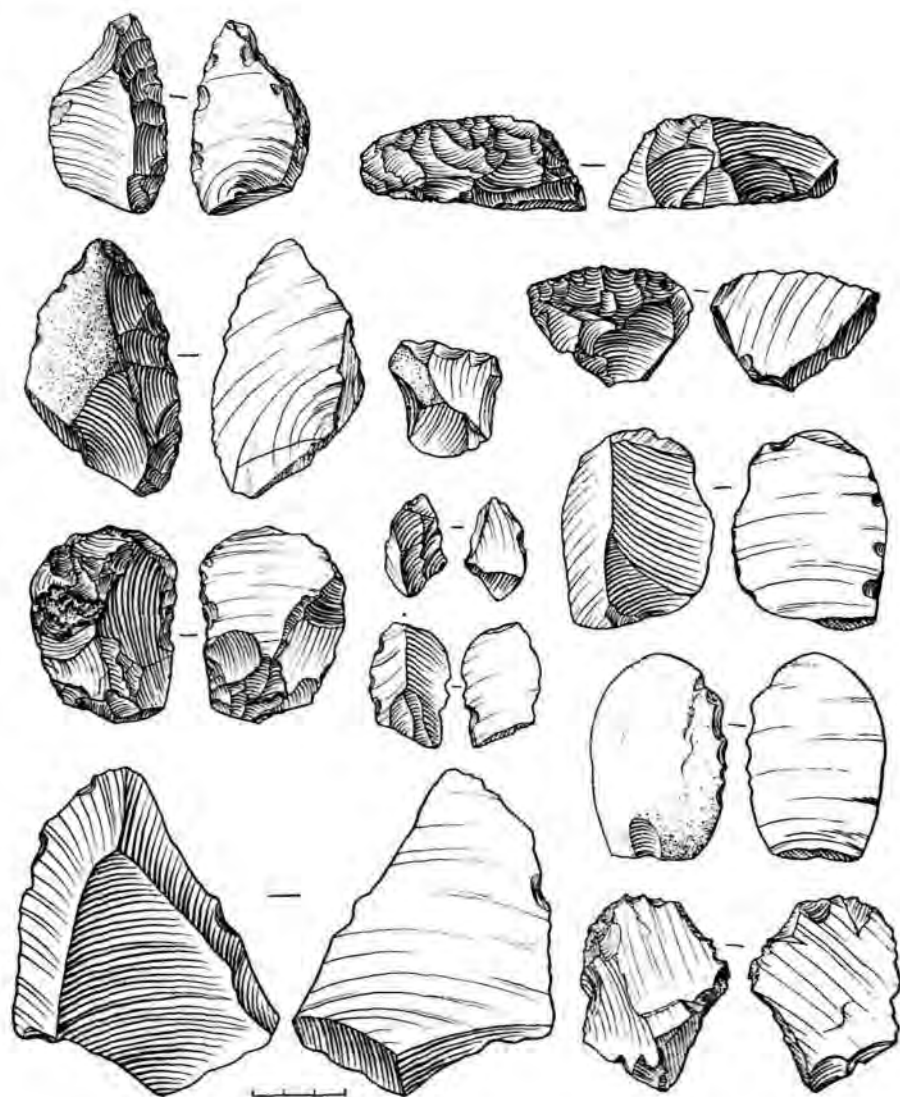


Рис. 6. Каменные изделия из нижнего горизонта амельского слоя

Стратиграфическая последовательность культурных слоев у входа дает следующую картину (сверху донизу): 1. Энеолит — ранняя бронза; 2. Мезолит; 3. Мустье; 4. Ашель (вторая половина) с двумя горизонтами. Насыщенность культурных слоев, так же как и в большинстве высокогорных пещер южных склонов Кавказии, невысокая. Признаков изготовления орудий на месте не имеется. Почти все найденные вещи — законченные орудия и несут следы более или менее продолжительного использования. Это обстоятельство наводит на мысль, что пещера служила общине палеолитических людей временным стойбищем.

Как было указано, слой с культурными остатками ашельского времени распадается на два горизонта. Нижний горизонт, состоящий из двух разноцветных прослоек супеси (рис. 4, прослой 5 и 7-а; рис. 5, прослой 6 и 6-а), настигает скальное основание пещеры и содержит довольно разрозненный материал. Здесь преобладают груборежущие орудия, скребла, резак; остроконечников мало. Бифасы отсутствуют. Исходным материалом служил кремнь сенон-туронских ярусов, реже аргилит (рис. 6). Тем не менее, весь этот набор орудий, по общему облику и приемам обработки, хорошо укладывается в ряд обязательного для второй половины ашеля ассортимента изделий.

Верхний же горизонт ашельского слоя (рис. 4, прослой 6, 6-а, 6-б) изобилует бифасами — ручными рубилами различных форм; скребел и остроконечников значительно меньше. Наряду с грубыми



Рис. 7. Ручные рубила из верхнего горизонта ашельского слоя

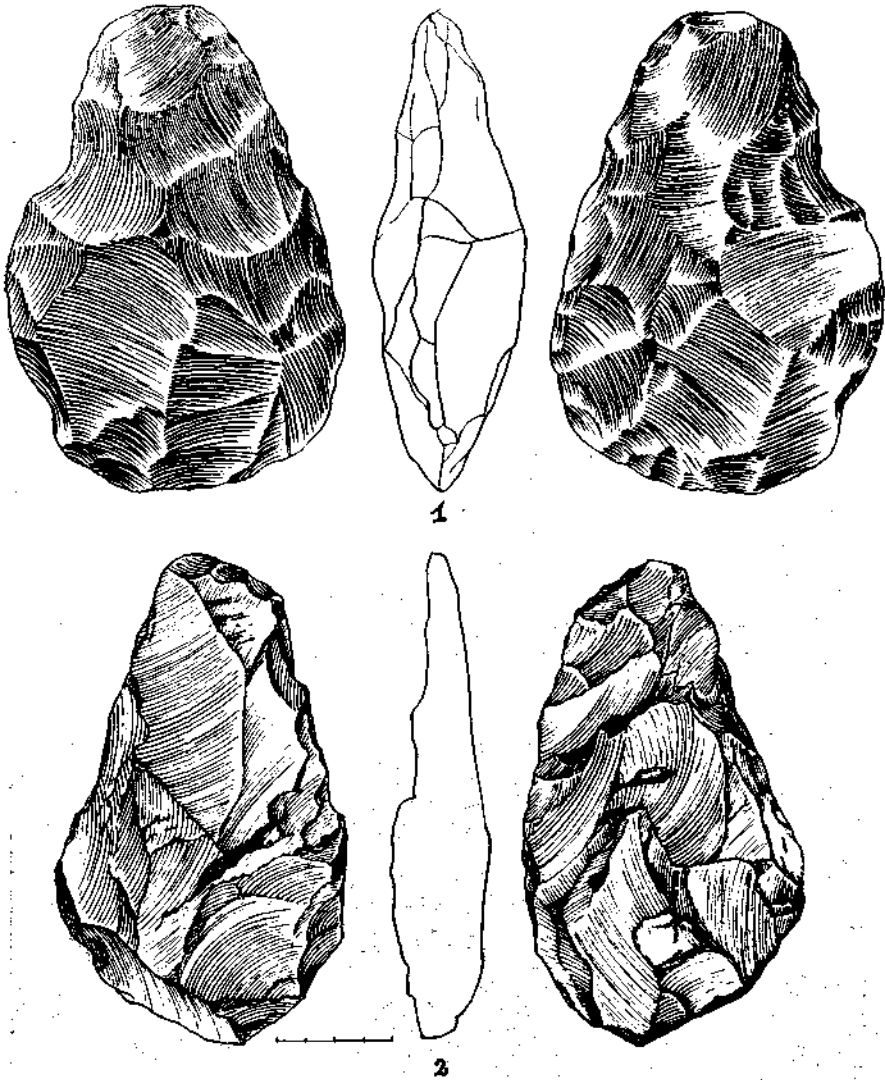


Рис. 8. Ручные рубила из андезита (1) и аргилита (2) из верхнего горизонта ашвальского слоя

рубилами-резаками из андезита (рис. 7, 2), аргилита часто встречаются довольно совершенные формы ручных рубил из тех же материалов (рис. 8; 7, 1).

Подавляющее большинство рубил при своей массивности (длина от 12 до 18 см, толщина от 2,5 до 5,0 см) и кажущейся грубости имеет

вторичную подправку. Из всей массы изделий ярко выделяются продолговатые ручные топоры с черенком (для захвата), изготовленные из слоистого аргилита (рис. 9). Ввиду отсутствия прямых аналогий, данный тип орудия нами назван „ручным топором цонского типа“ ашельского времени.

Из стратиграфической колонки выпадают финальный ашель и раннее мустье.

Два глинистых прослоя (рис. 4, 5 и 5-а) содержат остатки второй половины мустье. Много скребел, особенно остроконечников лучшей

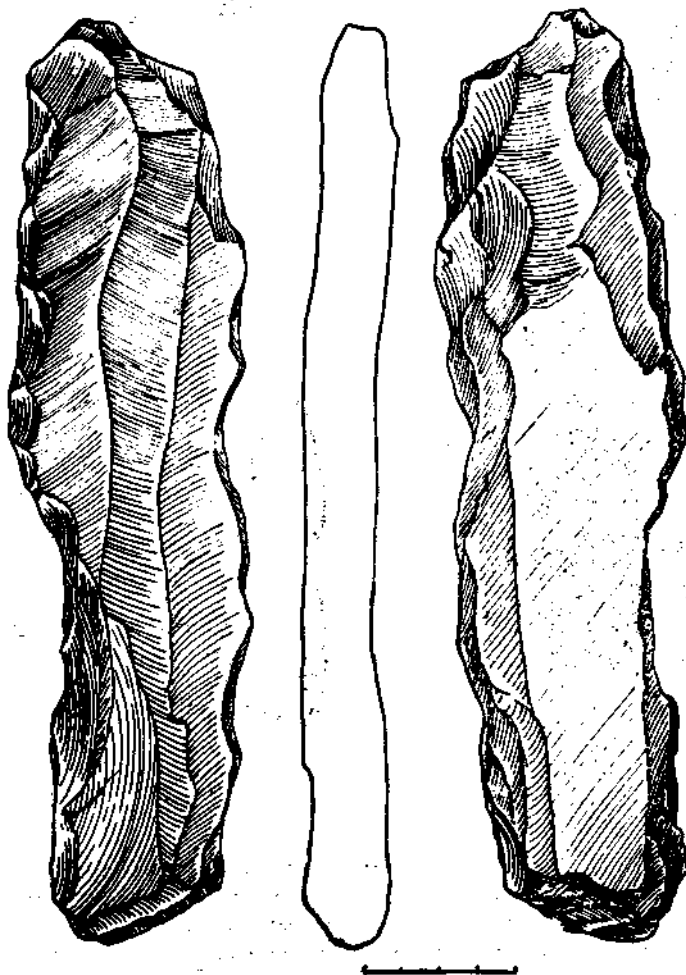


Рис. 9. Ручной топор цонского типа (аргилит) из верхнего горизонта ашельского слоя

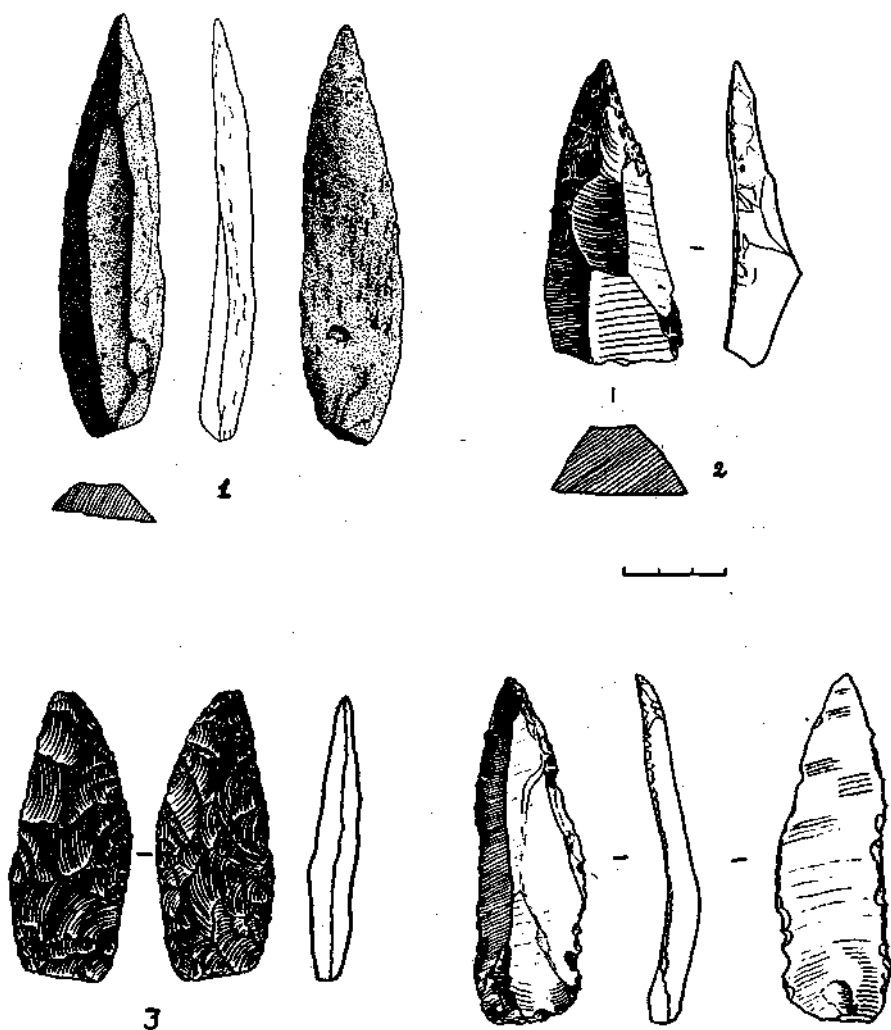


Рис. 10. Остроконечники из мустьерского слоя 1 - базальт, 2 - кремль, 3 - обсидиан, 4 - аргиллит

отделки, на отщепях и пластинах удлиненных пропорции со стесанным, облегченным основанием и таким образом превращенных в наконечники копий (рис. 10, 11). Исходный материал для орудий аргиллит, реже кремль, а в одном случае использован дымчатый обсидиан. Это очень редкий экземпляр двусторонне обработанного двойного остроконечника (рис. 10, 3).

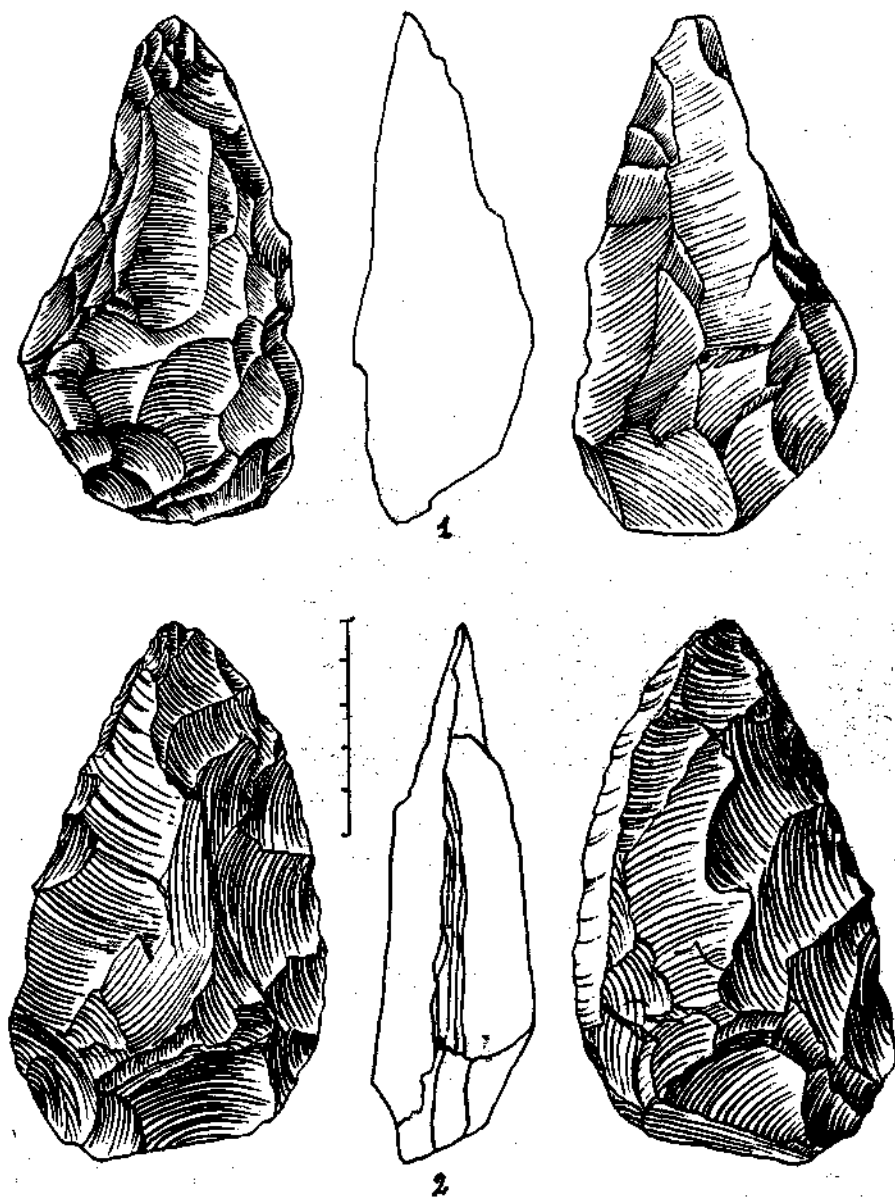


Рис. 11. Ручные рубила из известняковистого кремня (1) и аргиллита (2) из верхнего горизонта ашельского слоя



Рис. 12. Известковая плита с изображением креста из мустьерского слоя

Из редких находок в мустьерском слое следует упомянуть о небольшой плите известняка с довольно четким врезным изображением рисунка наподобие креста на одной поверхности (рис. 12). Не вдаваясь в подробности на этот предмет, быть может будет не излишне высказать в предварительном порядке предположение о нем как о символическом знаке взаимно перекрещивающихся палок, применявшихся древними людьми с целью добывания огня путем трения.

Фауна в древнепалеолитических слоях Цонской пещеры представлена следующими видами: 1. *Ursus spelaeus* Ros.; 2. *Ursus aff. arctos* L., 3. *Panthera cf. spelaea* Gold., 4. *Canis lupus* L., 5. *Vulpes vulpes* L., 6. *Meles cf. meles* L., 7. *Lepus europaeus* L., 8. *Allactaga* sp. (?), 9. *Muridae* ближе не определенных, 10. *Sus scrofa* L., 11. *Bison* sp., 12.



*Cervus elaphus* L., 13. *Capreolus* cf. *capreolus* L. и др. В мустьерском слое удельный вес парнокопытных животных значительно возрастает.

После мустье пещера пустеет: выпадает весь верхний палеолит. Об этом дает знать стерильный слой (рис. 4, 4), содержащий лишь некоторое количество нераздробленных костей животных. Совершенно идентичная картина наблюдается и в других высокогорных пещерах Закавказья (7, 8, 9, 10).

Человек возвращается в пещеру лишь в позднем мезолите. Тому доказательство немногочисленные культурные остатки в слое указанного времени (рис. 4, 3) в виде небольших, часто микролитических, пластинок кремня с затупляющей ретушью по одному продольному и косо срезанному поперечному краям (рис. 13). Эти пластиночки,

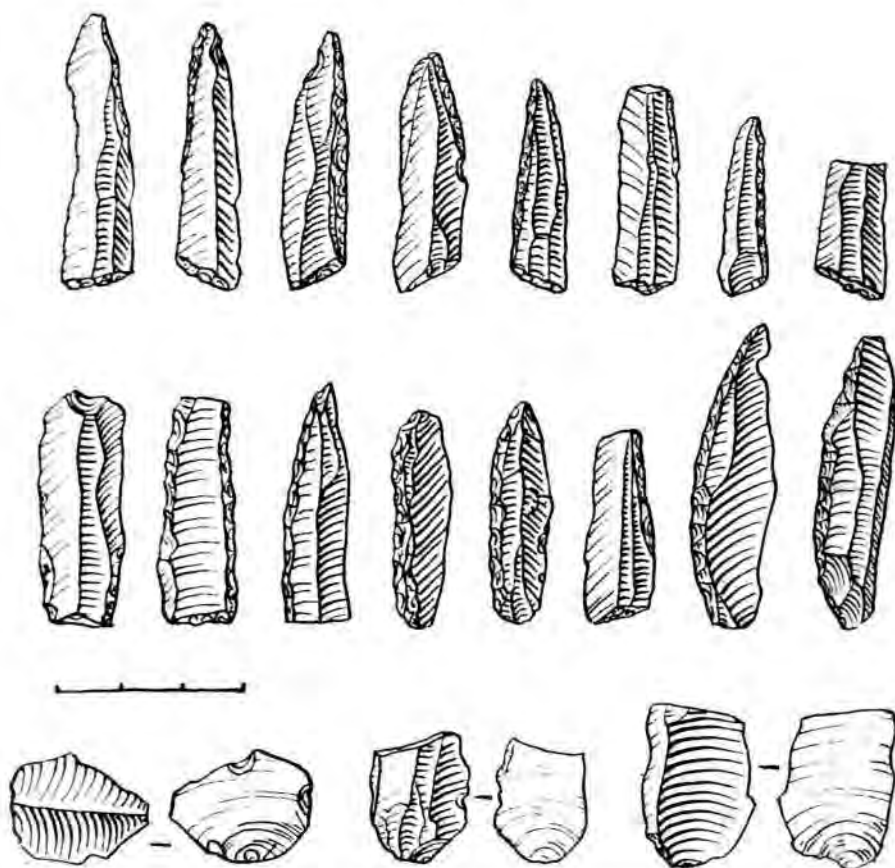


Рис. 13. Пластинки с затупленными краями из мезолитического слоя

вероятнее всего, служили вкладышами для оснастки более сложных орудий и оружия.

Следы пребывания в пещере человека последующего времени (энеолит — ранняя бронза) для общей оценки культуры более чем недостаточны.

**Некоторые выводы.** 1. Цонская высокогорная пещерная стоянка с остатками древнепалеолитической культуры, по своему гипсометрическому показателю (2150 м над ур. моря), насколько нам известно, не имеет себе равных.

2. Своим существованием она, вкупе с другими Кавказскими местонахождениями документирует бесспорный факт довольно широкого расселения по Кавказскому высокогорью древнейших людей.

3. Остатки материнской культуры столь отдаленной эпохи (ашельское время) в СССР впервые были засвидетельствованы в пещерах Кударо и Цона.

4. По данным этих стоянок все ярче прослеживается былая взаимосвязь человека и его культуры с менявшейся природной обстановкой на ранних этапах его развития. В частности, отсутствие на этих стоянках следов человека финального ашеля — раннего мустье и верхнего палеолита в целом должно свидетельствовать о двукратном, по крайней мере, ухудшении климатического режима в высокогорной части Кавказа, сделавшем невозможным пребывание здесь людей и заставившем последних искать себе убежища в условиях низин и межгорных депрессий (7, 8, 10).

5. Однако Кавказские памятники не стоят изолированно. Они выявляют много общих черт с памятниками Передней Азии и Средиземноморья, изучаемыми зарубежными специалистами (11; 12; 13; 14; 15). С другой стороны, тщательное рассмотрение палеоантропологических и археологических источников с учетом данных физико-географической среды приводит многих советских специалистов к признанию кавказской древнепалеолитической культуры в качестве подосновы для восточно-европейской, и, следовательно, к выводу о древнем заселении этой области через Кавказ (16; 17; 18; 19). Не приходится сомневаться, что изучение памятников древнекаменного века Кавказа (в том числе и его высокогорных стоянок) помогут в решении многих культурно-исторических проблем из взаимоотношений древнейших человеческих коллективов, обитавших на просторах Средиземноморья, Передней Азии и Восточной Европы.

#### Литература

1. Джавахишвили А. Н.: Геоморфологические районы Грузинской ССР. Тбилиси, 1947.
2. Геология СССР, т. X. Грузинская ССР, часть I. Геологическое описание. Москва, 1964.

3. Церетели Д. В.: К геологической датировке и палеогеографической обстановке остатков культуры палеолитического человека из Цонской пещеры. Тб., 1964.
4. Буш Н. А.: Ботанико-географический очерк Кавказа. М.-Л., 1935.
5. Гроссгейм А. А.: Растительный покров Кавказа. Москва, 1948.
6. Малеев В. П.: Третичные реликты во флоре Западного Кавказа, в кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М., 1941.
7. Аюбин В. П.: Нижнепалеолитические памятники в Юго-Осетии. МИА СССР, т. 79, 1960.
8. Аюбин В. П.: Высокогорная пещерная стоянка Кударо I (Юго-Осетия). Известия Всес. географического общества, т. 91, 1959.
9. Гусейнов М. М.: О результатах археологических раскопок в Азыхской пещере. В сб. „Археологические исследования в Азербайджане“, Баку, 1965.
10. Каландадзе А. Н.: К истории изучения памятников древнепалеолитической культуры в Грузии. Тбилиси, 1964.
11. Coon, C.: Cave explorations in Iran 1949. The University Museum Philadelphia, 1951.
12. Garrod, D. A. E., and Bat e D. M. A.: The Stone Age of Mount Carmel. v. I, Oxford, 1937.
13. Neuville, R.: L'Acheuléen supérieur de la grotte D'Umm-Qatafa (Palestine), L'Antropologie, XLI, 1931.
14. Sennyürek, M. A.: Note on the palaeolithic industry of the Plugged cave, «Türk Tarih Kurumu Belleten», cilt XXIII, 89, Ankara, 1959.
15. Caton Thompson, G. Gardner, E. W.: Kharga oasis in pre-history. The Athlone Press, London, 1952.
16. Дебец Г. Ф., Трофимова Т. А., Чебоксаров Н. Н.: Проблемы заселения Европы по антропологическим данным. Труды ин-та этнографии АН СССР, т. XVI, 1951.
17. Аюбин В. П.: Палеолит Турции и проблема раннего расселения человечества, „Советская археология“, XXVII, 1957.
18. Бибииков С. Н.: О южных путях заселения Восточной Европы в эпоху палеолита, „Четвертичный период“, вв. 13, 14, 15, Киев, 1961.



## DIE HÖHLE VON PETRALONA

A. Kanellis und G. Marinou

Thessaloniki

### Résumé

La grotte de Pétralona fut découverte il y a quelques années à la péninsule de Chalcidique. Elle a la forme d'un V et une longueur totale de 1500 m. Outre de nombreux fossiles de Mammifères et des outils très primitifs on a aussi trouvé quatre dents humaines et le crâne d'un *Homo neanderthalensis* dont une des dents montre clairement qu'elle était attaquée par la carie.

De la morphologie de la grotte, des fossiles trouvés et de la géologie de la région voisine on conclut qu'elle était en communication avec le monde extérieur, seulement pendant la courte période pendant la période interglaciaire d'Eem (Riss/Würm) et qu'elle a servi à l'homme paléolithique pas comme habitation mais comme piège.

Le crâne trouvé appartient à une femme de 20—30 ans.

Die Höhle von Petralona, nach dem gleichnamigen Dorf so genannt, liegt an der westlichen Seite der Halbinsel Chalkidiki, 60 km von Thessaloniki entfernt. Sie wurde zufällig im Jahre 1959 von den Bewohnern des Dorfes entdeckt. In ihr wurde außer Skelettresten vieler Säugetiere auch der Schädel eines *Homo neanderthalensis*, der erste und bisher einzige in Griechenland, gefunden.

Der Kalkstein der Höhle gehört zu der Kimmeridgien Stufe des oberen Jura und enthält *Cladocoropsis*. Er bildet dicke, fast horizontale Schichten mit dicken Diaklasen in NO und NW Richtung. Die Anordnung der Räume und Gänge folgt in großen Linien der Tektonik des Kalksteines. Die Hauptgänge folgen ungefähr den Linien der Diaklasen und befinden sich fast im selben Niveau, 289—295 m über dem Meeresspiegel.

Die zahlreichen und schönen Tropfsteine haben die infolge der Auflösung des Kalkes entstandene ursprüngliche Form der Höhle öfters verändert. An vielen Stellen der Höhle aber sind die Sinterbildungen als wülstige, lägliche Verdickungen längs der Diaklasen der Decke erhalten. Es sind keine Spuren irgend eines alten, starken Wasserlaufes gefunden worden.

Entlang der Diaklasen gibt es Vertiefungen und Rinnen durch die das Wasser in die Tiefe des Kalksteines abfließen konnte. Der bis heute bekannte Teil der Höhle umfaßt Gänge und Räume, deren Gesamtlänge 1500 Meter übersteigt. Die Lufttemperatur beträgt im allgemeinen 17° C, die Luftfeuchtigkeit 80 %.

Aus der Palaeofauna der Höhle, ihrer Morphologie und den geologischen Verhältnissen der Umgebung kann man schließen, daß ihre Entstehung mindestens im oberen Pliozän stattfand, dann während des unteren Pleistozäns fortgesetzt wurde und bis zum oberen Pleistozän abgeschlossen war.

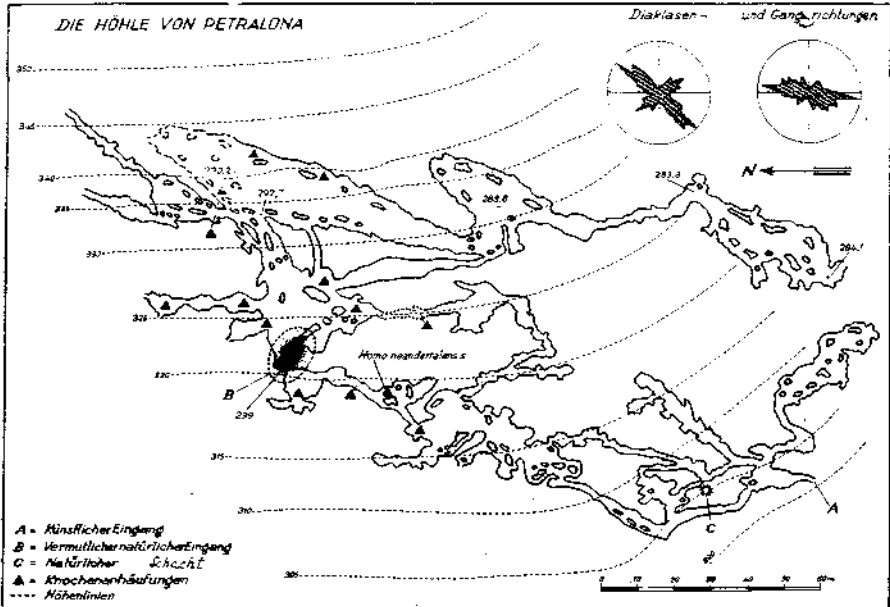


Abb. 1. Die Höhle von Petralona (Griechenland).

In der Zeit des Astiums (Pliozän) drang das Meer tief in die Halbinsel Chalkidiki ein. Während des unteren Pleistozäns fand eine starke Regression des Meeres und später eine Reihe von auf- und abwärts gerichteten Bewegungen, sowohl eustatischen des Meeres als isostatischen des Landes, statt.

Die pleistozänen Sedimente sind überwiegend im Westen der Halbinsel Chalkidiki verbreitet und reichen fast bis an die Stelle, wo die Höhle liegt. In der Regel bestehen diese vor der Höhle liegenden Sedimente aus roten und weißgelblichen Lehmen, die abschließend von einer Schicht aus kalkigem Tuff mit Süß- und Brackwassergastropoden bedeckt sind. Ähnliche Formationen mit *Viviparus* wurden auch an einer Stelle über der Höhle gefunden.

Die obengenannten Lehme entsprechen den klimatischen Schwankungen des Pleistozäns, und zwar die roten den feuchten und warmen, die weißgelblichen den trockenen und kalten Phasen und die Decke von kalkigem Tuff einer feuchten Evolution des Klimas. Infolgedessen muß sich die Höhle von Zeit zu Zeit in einem höheren oder niedrigeren Niveau als heute, in bezug auf den Meeresspiegel, befunden haben. Auch muß sie etappenweise, bis zu ihrer endgültigen Trockenlegung, von stehendem Wasser überschwemmt gewesen sein. So erklärt sich die Ent-

stehung von Rinnen und Klüften in der Tiefe und die Abwesenheit von Spuren eines alten starken Wasserlaufes im Inneren der Höhle.

Aus der Palaeofauna der Höhle kann man schließen, daß diese fast nur während des oberen Pleistozäns, während der Eeminterglazialzeit und vielleicht zum Teil während der Riß- und Würmeiszeit offen blieb, d. h. in Verbindung mit der Außenwelt stand.

Der damalige natürliche Eingang der Höhle öffnete sich durch Einsturz eines Teiles der Decke an einer Stelle, die sehr wahrscheinlich 170 Meter nordnordöstlich des heutigen künstlichen Einganges liegt, und wurde im Palaeolithikum wieder von außen durch Steine und Erde verrammelt. Später bedeckten jüngere Stalagmiten und starke von der Decke herab gefallene Blöcke auch einen Teil der Tierskelettreste.

Die Höhlenfauna von Petralona umfaßt zahlreiche Säugetiere. Nach einer Mitteilung Sickenbergs sind folgende Arten vertreten:

sehr selten: *Rhinolophus euryale* Blas. *Cuon alpinus* Pall ssp. *Felis (Chaus) chaus* GÜldenstädt, ? *Muscardiniarum* gen. indet. ? *Microtinarum* gen. indet., *Equus caballus* (?) ssp.

selten: *Canis lupus* ssp., *Vulpes vulpes* ssp., *Ursus arctos arctos* L., *Panthera spelaea* (Goldf.), *Dicerorhinus kirchbergensis* (Jaeg.), *Sus* sp.

häufig: *Ursus arctos* ssp., *Crocota crocota* (Erxl.) ssp., *Cervus elaphus* L.

sehr häufig: *Equus (Asinus) hydruntinus* Regalia, *Dama dama* L., *Megaloceros* (?) nov sp. (?), *Bos primigenius* Bojan, *Capra caucasica* GÜld. u. Fall. ssp.

In dieser Liste unterscheidet Sickenberg mediterrane, europäische und kaukasische Elemente und unterteilt die Höhlenfauna von Petralona in zwei Gruppen: in eine ältere, der Eeminterglazialzeit oder einer warmen und feuchten Phase des oberen Risses angehörige Gruppe mit *Dama dama*, *Bos primigenius* und *Ursus arctos* — dazu gehört auch der gefundene Neanderthalerschädel — und in eine junge Gruppe am Ende des Eems oder in der Würmeiszeit, mit trockenem und wahrscheinlich kälterem Klima, mit *Equus hydruntinus*, *Capra caucasica* und (?) *Megaloceros*. Menschliche Skelettreste wurden in dieser Gruppe nicht gefunden. Man kann aber als sehr wahrscheinlich annehmen, daß man solche in Zukunft noch entdecken wird, und zwar vermutlich jüngere Typen als die des gefundenen Schädels, da die Höhle fast während des ganzen oberen Pleistozäns offen blieb. Das ist auch aus den gefundenen einzelnen menschlichen Zähnen zu ersehen. Es muß aber hier bemerkt werden, daß es nicht sicher ist, ob die für die Alpen und NW-Europa geltende Unterteilung des Quartärs auch für Griechenland gültig ist.

Die bis heute in der Höhle von Petralona gemachten anthropologischen Funde umfassen außer des erwähnten Schädels des *Homo neanderthalensis* noch vier einzelne Menschenzähne sowie viele Werkzeuge aus Stein und Knochen. Anderwärts wurden in Griechenland nur paläolithische Steinwerkzeuge und Tierknochen gefunden, jedoch keine Menschenskelettreste.

Verschiedene Beobachtungen beweisen, daß die Höhle von Petralona dem paläolithischen Menschen nicht als Wohnung gedient hat, sondern

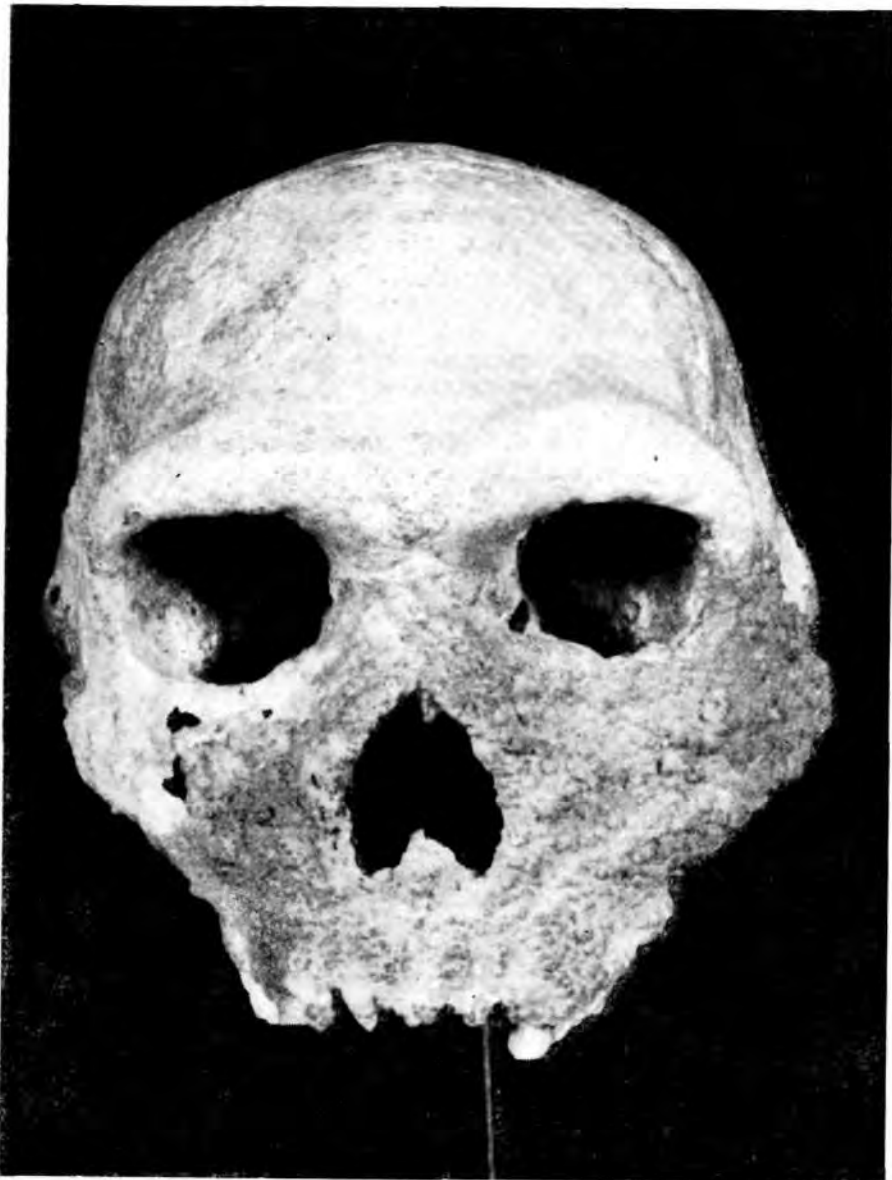


Abb. 2. Der in der Höhle von Petralona (Griechenland) gefundene Neandertalschädel.



daß er sie als Falle benutzte, wobei er pflanzenfressende Tiere durch den ursprünglichen, ungefähr brunnenartigen natürlichen Eingang zum Stürzen brachte. Auf dem gleichen Wege konnten auch fleischfressende Tiere in die Höhle gelangen.

Die gefundenen Tierknochenreste sind weder von draußen hineingebracht noch durch das Wasser in der Höhle selbst wesentlich verlagert worden. Außerdem sind sie im allgemeinen in gutem Zustand erhalten. Meistens bildet eine große Anzahl von Knochen Anhäufungen, und dies in abgeschlossenen und blinden Räumen oder in Klüften der Höhle. Diese Knochenanhäufungen bestehen hauptsächlich aus Skelettresten eines einzelnen pflanzenfressenden Tieres, d. h. eine Anhäufung besteht fast nur aus Equusknochen, die andere aus Cervusknochen usw.

Alle Knochenanhäufungen befinden sich innerhalb eines Radius von circa 60 Metern vom angenommenen ehemaligen natürlichen Eingang, an dessen Stelle sich keine großen oder vom Tageslicht erhellten Räume befanden, die als Wohnung oder Werkstatt des Menschen hätten dienen können.



Abb. 3. Der in der Höhle von Petralona (Griechenland) gefundene Neandertalschädel.

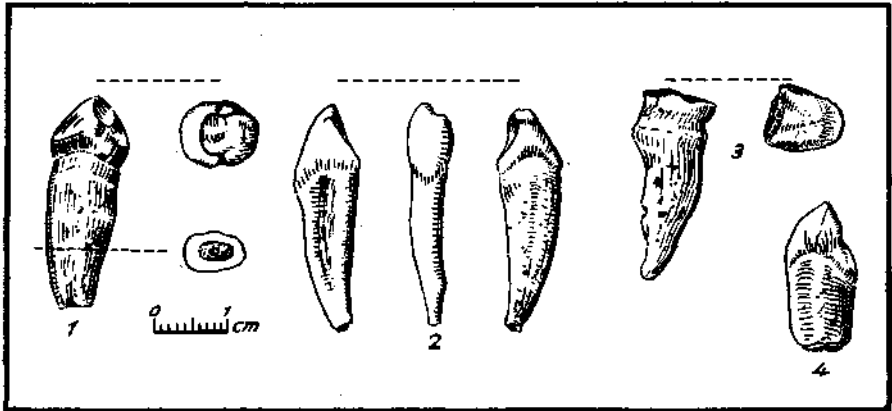


Abb. 4. Die einzeln in der Höhle gefundenen menschlichen Zähne.

Die Knochen pflanzenfressender Tiere sind viel häufiger als jene der fleischfressenden, die sich in der Höhle nur zerstreut befinden. Vögel und kleine Tiere, mit Ausnahme von Nagetieren und Fledermäusen, und auch Knochen von Elefanten fehlen, obwohl die letzteren in dieser Zeit im westlichen Chalkidiki recht zahlreich waren.

Dem gefundenen Schädel fehlt der Unterkiefer, der größere Teil des rechten Jochbogens, der hintere Teil des rechten Oberkiefers und andere zerbrechliche Gesichtsteile. Außerdem fehlen noch die vier Schneidezähne und der erste rechte Prämolare. Da die Alveolen mit Kalk bedeckt sind, die ihre Form geschützt hat, hat das Individuum, dem der Schädel angehörte, vermutlich schon im Leben die Zähne verloren. Es handelt sich also um einen Schädel, der sehr gut erhalten ist. Einige der vorgenommenen Messungen des Schädels sind aus der beigefügten Tabelle zu ersehen.

Der Oberkiefer hat eine starke Zahnreihe und zeigt einen breiten Zahnbogen, wie es bei den Neandertalern der Fall ist. In einem Zahn wurde eine deutliche Caries beobachtet. Die Abnutzung der Zahnkronen ist wegen des Gebrauches sehr stark und zeigt eine Artikulation tête-à-tête, mit vor- und rückwärts gerichteten Bewegungen des Unterkiefers während des Kauens. Deutlicher ist die Abnutzung der palatinalen Höcker bei fast allen Zähnen. Bis heute waren der Alveolenschwund, die periodontische Dystrophie und die Parodontose bei den Neandertalern schon bekannt, von der Caries sprach man aber nur mit Zweifel.

Auf Grund der Abnutzungstiefe der Krone und des Alveolenschwundes soll nach Giannoulis das Individuum, dem der Schädel gehörte, ein Alter von 30—40 Jahren gehabt haben. Dagegen schätzen Kanellis und Savas, weil das Gebiß vollständig ist und die Schädelnähte erhalten sind, sein Alter auf 20—30 Jahre. Die kleine Schädelkapazität läßt auch darauf schließen, daß es sich um ein weibliches Individuum handelt.

Die in der Höhle einzeln gefundenen vier Zähne gehören Individuen von Paläanthropen verschiedenen Alters an, die auch zeitlich voneinander entfernt sind, wie man aus dem Bau und den Dimensionen dieser Zähne schließen kann. Diese Zähne sind: ein oberer rechter zweiter Prämolare, ein oberer rechter, ein oberer linker und ein unterer linker Eckzahn.

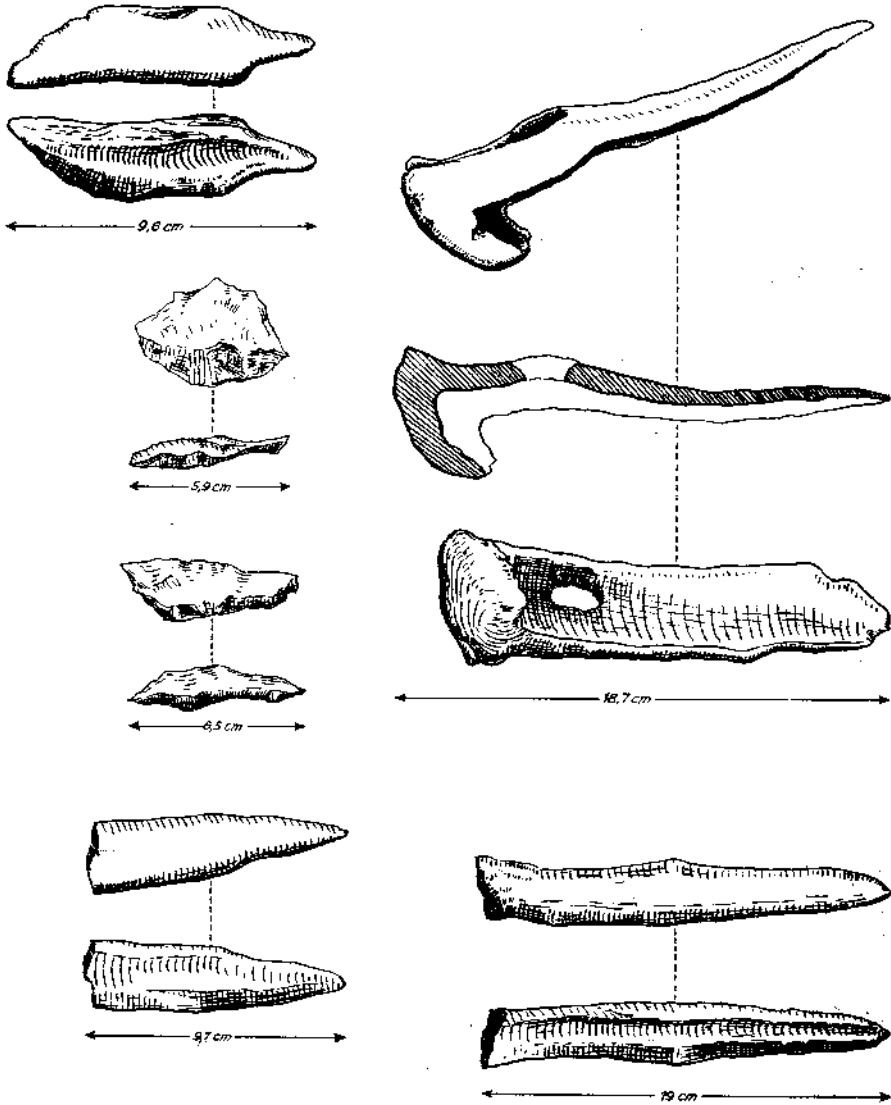


Abb. 5. Paläolithische Werkzeuge aus der Höhle von Petralona.

Ihre Dimensionen gleichen jenen von Krapina. Von diesen Zähnen gehörte der Prämolare wegen der sehr starken Abnutzung seiner Krone wahrscheinlich einem Individuum, das mindestens ein Alter von 45—50 Jahre gehabt hat. Die drei Eckzähne stammen von jungen Individuen.

Die gefundenen Werkzeuge sind zahlreich, aber kunstlos im Bau, so daß sie typologisch beim ersten Blick älter erscheinen als die Werkzeuge der Moustérien-Levalloisienne-Stufe. Vielleicht benutzte der paläolithische Mensch in der Höhle nur bestimmte Werkzeuge zum Schlachten der Tiere. Es ist sogar möglich, daß seine ganze Werkzeugkunst sehr primitiv war. Es handelt sich hier hauptsächlich um viele, manchmal sägeförmige Messer und Bohrer aus Knochen, Kalkstein, weißem Quarz und Bauxit. Der Kalkstein und der Bauxit stammen aus derselben Gegend, während der Quarz von weither stammt.

Die Forschungen in der Höhle von Petralona werden von der Universität Thessaloniki mit Unterstützung des griechischen Alpenvereines fortgesetzt.

#### Kraniometrische Maße und Indices des Neandertalerschädels von Petralona

Größe Hirnschädellänge . . . . .	209	Nasenbreite . . . . .	31
Länge des Foramen mangum . . . . .	39	Nasenhöhe . . . . .	64
Größe Hirnschädelbreite . . . . .	150	Maxilloalveolarlänge . . . . .	70
Kleinste Stirnbreite . . . . .	111	Maxilloalveolarbreite . . . . .	87
Größe Stirnbreite . . . . .	120	Längen-Breiten-Index . . . . .	71,77
Basion-Bregma-Höhe . . . . .	128	Längen-Höhen-Index . . . . .	61,27
Horizontalumfang des Schädels . . . . .	597	Breiten-Höhen-Index . . . . .	65,33
Glabello-Bergma-Winkel . . . . .	70°	Kalottenhöhen-Index . . . . .	42,57
Neigungswinkel des Foramen mangum . . . . .	+2°	Transversaler Frontoparietal-Index . . . . .	74,00
Gesichtslänge . . . . .	114		

#### Literatur

1. Giannoulis P. und G. Marinos, 1965: Odontologische Untersuchung des Schädels des Homo neanderthalensis von Petralona. — Panellinion Odontiatricon Synedrion, Thessaloniki, (im Druck).
2. Kanellis A., 1962: Die Höhle von Petralona. »To Vouno«, 1962, 91—102.
3. Kanellis A. und A. Savas, 1964: Kranimetrische Untersuchung des Homo neanderthalensis von Petralona. Epetiris Naturw. Fakultät Univ. Thessaloniki, 9, 65—82.
4. Kokkoros P. et A. Kanellis, 1960: Découverte d'un crâne d'homme paléolithique. L'Antropologie, 64, 435—446.
5. Marinos G., 1964: Beitrag zur Kenntnis des Pleistozäns in Mazedonien. Epetiris Naturw. Fakultät Univ. Thessaloniki, 9, 95—111.
6. Marinos G. — P. Giannoulis — L. Sotiriadis, 1965: Paläoanthropologische Untersuchungen in der Höhle von Petralona — Chalkidiki. — Epetiris Naturw. Fakultät Univ. Thessaloniki, 9, 149—204.
7. Petrochilou A., 1964: Die Höhle von Kokkines Petres in Chalkidiki. Bull. Soc. Hell. Speleol., 7, 160—167.

## КРАТКИЙ ОЧЕРК ДРЕВНЕГО И СРЕДНЕГО ПАЛЕОЛИТА КАВКАЗА

В. П. Л ю б и н

Институт археологии А. Н. СССР

Ленннград

Обилие и многообразие древнепалеолитических находок на Кавказе позволяет рассматривать эту область, как главнейший центр расселения раннего человечества на территории Советского Союза. Вместе с тем истоки раннего человечества на Кавказе еще не ясны и гипотеза о включении Кавказа в пределы первоначальной прародины человечества не имеет должного археологического обоснования. Фактические данные удостоверяют, что первые люди появились на Кавказе не ранее конца шельской эпохи. Наиболее достоверны в этом отношении материалы раннего комплекса древнепалеолитического местонахождения Сатани-дар (Армения). Что же касается „шелля“ в Абхазии (Яштүх) и в Прикубанье (находки на р. Псекупс) и „дошелля“ на Тамани (карьер Цимбал), то определения их в качестве таковых вызывают серьезные сомнения.

Знания, которыми мы располагаем на сегодняшний день, говорят о том, что широкое освоение людьми территории Кавказа происходит лишь во второй половине ашельской эпохи. Решающим свидетельством в этом отношении является то обстоятельство, что ашель Кавказского перешейка почти повсеместно демонстрирует наличие и значительное развитие левадузских приемов расщепления камня — техники, которая возникла, видимо, в конце ашееля древнего или в ашеле среднем. Техника эта представлена в ашеле Сатани-дара (поздний комплекс), Арзин и Джаберских обсидиановых мастерских в Армении, Яштүха и Хейвани в Абхазии, Лаше-Балты в Юго-Осетии, Абадзехской и Фортетьянки в Прикубанье.

Картирование и изучение размещения ашело-мустьерских памятников Кавказа позволяет уловить известные закономерности в этапах и направлениях расселения и передвижения древнепалеолитических людей, обусловленные, видимо, особенностями естественно-исторического прошлого этой горной страны. Отметим и прокомментируем несколько таких закономерностей.

В ашеле — прежде всего, видимо, в конце ашееля древнего, в ашеле среднем и на значительном протяжении ашееля верхнего — природная обстановка на Кавказе была особенно благоприятной для жизни людей (межледниковье — ?) и они расселяются не только в Южном Закавказье (Армяно-Джавахетское нагорье и Малый Кавказ), в Колхиде (на незаболоченных и незанятых водами Рионского

залива участках) и в предгорьях Кавказского хребта (Южная и Северная, Прикубанье), но и проникают глубоко в горы Большого Кавказа, раскинув свои стоянки (пещеры Кударо I, Кударо III), и охотничьи лагеря (Цонская пещера) в пунктах, которые сейчас расположены в зоне субальпийско-лесного ландшафта, на абсолютных высотах от 1.000 до 2.100 метров.

Климат этой поры ашельской эпохи, судя по составу животных из нижних слоев пещеры Кударо I (макака, носорог, леопард, архар, дикобраз и др.), был сухим и теплым, а горы Большого Кавказа, по свидетельству геологов, ниже современных.

Поздний — финальный ашель и раннее мустье не представлено ни в одной из исследуемых горных пещер (Кударо I, Кударо III, Цонская, Шагат-хох). Верхний палеолит также выпадает из культурных напластований данных пещер. Это — важные археологические свидетельства, которые фиксируют, видимо, эпохи ухудшения климата (оледенения — ?), когда человек оставлял горные районы.

После длительных перерывов человек снова возвращает себе утраченные позиции в горах, снова осваивает все ландшафтно-климатические зоны Большого Кавказа, снова поселяется в многочисленных скальных убежищах. Особенно массовое заселение пещер, как об этом свидетельствуют факты, число которых быстро возрастает, происходило в мустье позднему — позднему — финальному. Памятники этого времени имеют наибольшее распространение на Кавказе.

Многочисленность древнепалеолитических памятников на Черноморском побережье Кавказа и в Прикубанье и обнаружение мустьерских местонахождений в районе Гойтхского перевала свидетельствуют, по всей видимости, о том, что в западной (низкогорной) части Большого Кавказа имели место наиболее „массовые“ подвижки древнейшего населения Кавказского перешейка.

В эпохи сильных похолоданий (оледенения) горы западной части Большого Кавказа оставались доступными для передвижений. Во время последнего оледенения, например, здесь лишь отмечены понижение верхней границы лесной растительности (до абсолютной высоты в 1400—1500 м) и небольшие ледники в районе массивов Фишт-Оштен.

Подавляющее большинство древнепалеолитических памятников Кавказа (140 из 210) расположено к югу от Кавказского хребта и лишь 1/3 (около 70) — на Северном Кавказе (в Прикубанье, на Тереке, Сунже и в Дагестане). Наиболее густо заселенным районом Кавказа в ашеле-мустье и верхнем палеолите являлась Колхида. Это можно объяснить тем обстоятельством, что в периоды наибольших похолоданий (оледенения) Колхида служила убежищем не только для теплолюбивых элементов кавказской фауны и флоры, но и для значительной части палеолитического населения этой области. И в самом деле: свыше 80% всех известных в настоящее время на Кав-

казе древнепалеолитических памятников (в том числе 16 из 19 исследуемых сейчас на Кавказе пещер с ашельскими и мустьерскими культурными слоями<sup>1</sup>) сосредоточено на территории Колхиды и прилегающих к ней участках Прикубанья и Юго-Осетии, которые, видимо, всегда находились под благотворным воздействием этой наиболее теплой области Кавказа.

Раскопки охотничьих лагерей и стоянок ашело-мустьерских обитателей Кавказа доставили археологам десятки тысяч костей разнообразнейших животных. Только в кударских пещерах обнаружены кости до 40 видов плейстоценовых животных, что говорит не только о высоких профессиональных возможностях древних охотников, но и об огромном значении охоты и мясной пищи в жизни древнего человека. Охота на таких крупных животных, как носорог, гигантский и благородный олень, косуля, лань, кавказский козел, зубр, кабан, пещерный медведь обеспечивали кударцам большое количество мяса и была для них обычным занятием. Основная масса костей в ашельских и мустьерских слоях пещер Кударо I, Кударо III, Цонская, Шагат-хох, Джрүчүла, Ахштырская, Воронцовская, Хостинская I и II и других исследуемых пещер Колхиды принадлежит пещерному медведю, который являлся излюбленным объектом охоты первобытных обитателей Кавказа.

Горные ландшафты Кавказа создавали особенно благоприятные условия для тех видов коллективных охот на крупных животных, которые были наиболее продуктивными при сравнительно невысоком уровне технической оснащённости древнейших охотников (охота в виде загона на кручи, облавы с применением огня, длительного преследования, при котором постепенно истреблялись более слабые животные).

В ашельском и мустьерском слоях пещеры Кударо I, помимо костей крупных и мелких животных, встречены десятки тысяч костей рыб (преимущественно лососевых), которые могут быть прямым результатом хозяйственной деятельности обитателей пещеры. Если это так, то это существенно дополняет наши представления о хозяйственной предприимчивости древнейшего человека, о времени возникновения рыболовства.

Охотничье оружие наиболее ранних людей Кавказа было, видимо, деревянным. Каменные же орудия использовались для заготовления

<sup>1</sup> Пещеры: Монашеская, Даховская, Губский навес № I (в Прикубанье); Ачинская, Воронцовская, Хостинская I, Хостинская II, Наваилинская, Ахштырская (на черноморском побережье Кавказа); Сагваражиае (нижний слой), Чхатацкая, Джрүчүла (в Имеретии); Цонская, Кударо I, Кударо III, Шагат-хох (в Юго-Осетии). Остальные три пещеры (Дамажылы, Дашсалахлы, Азыхская), находятся в Центральном Закавказье. Почти все эти пещерные стоянки являются многослойными. В нижней части заполнения четырех пещер (Кударо I, Кударо III, Цонская, Азыхская) встречены культурные слои ашельской эпохи.

деревянных палиц и рогатин и обработки продуктов охоты и собирательства. Однако, в мустьерское время охотничье оружие подвергается существенному усовершенствованию: деревянные копья начинают оснащаться наконечниками из камня, что резко увеличивает их пробойную силу. Копья эти, судя по наличным археологическим данным, имели вид рогатин и дротиков. Рогатины обладали длинным древком и крупными массивными наконечниками, дротики — коротким древком и небольшими плоскими наконечниками с обоюдоострым пером.

Рогатина, по всей видимости, использовалась прежде всего, для охоты на пещерных медведей, во время которой оружие держалось двумя руками в наклонном положении, таким образом, чтобы конец древка упирался в землю, а острие находилось на высоте груди животного. Дротик же представлял собой одноручное метательное оружие, поражающее животное на расстоянии.

Наконечники рогатин и дротиков попадаются, однако очень редко, что вполне понятно, ибо утрачивались они не на стоянке, а за ее пределами, во время охоты. Так массивные наконечники рогатин найдены в настоящее время лишь на Ильской стоянке, в Ахштырской пещере и на местонахождении Лысая гора (Северная Осетия). Наконечник с Лысой горы — находка 1964 года — изготовлен из алевролита, длина сохранившейся части его превышает 21 см, максимальная ширина = 5,5 см, максимальная толщина — 2,5 см. Наконечники дротиков встречаются несколько чаще. Они известны в мустьерских слоях пещер Кударо I, Кударо III, Цонской, Джрүчулы, в составе поздней группы находок на юго-осетинском местонахождении Лаше-Балта, на Ильской и Яштүхе и в некоторых других мустьерских комплексах Кавказа. К наконечникам копий и дротиков надо будет, по всей видимости, отнести и ряд различных мустьерских леваалүазских остроконечников, основания которых подвергались такому специальному утоньшению или сужению, которое, предполагало, как думается, закрепление этих орудий на древке.<sup>2</sup>

Древнепалеолитические памятники Кавказа чрезвычайно многообразны, поскольку они отражают прежде всего различные стороны социально-экономической деятельности населения того времени, связанной с охотничье-собираТЕЛЬСКИМ образом жизни этого населения и производством основной части необходимых ему орудий труда из камня. В силу сказанного памятники эти подразделяются на мастерские, стоянки-мастерские, стоянки, временные охотничьи лагеря, пункты кратковременного пребывания небольших групп охотников.

Местоположение мастерских и стоянок-мастерских приурочено, как правило, к местам выхода сырьевого материала (кремня, обсидиана).

<sup>2</sup> Подробнее об орудиях охоты см. в статье В. П. Любина „К методике изучения нижнепалеолитических каменных орудий“, опубликованной в Материалах и исследованиях по археологии СССР (№ 131).



диана и т. д.) Памятники эти имеют иногда гигантские размеры. Таковы, например, стоянки-мастерские и мастерские по обработке обсидиана в районе селения Джрабер (Армения), стоянки-мастерские и мастерские по обработке кремня на горе Яштух в Абхазии, на реке Гаргумела в Имеретии и близ станицы Абадзехской в Прикубанье.

Примерами временных (сезонных — ?) охотничьих лагерей на Кавказе являются ашельский и мустьерский слои Цонской пещеры, мустьерские слои пещер Кударо I и Кударо III. Памятники эти характеризуются отборным составом орудий (в ашельском комплексе Цонской пещеры — главным образом ручными рубилами, в мустьерских комплексах пещер Цонской, Кударо I и Кударо III — острокопечниками, скреблами, наконечниками дротиков, пластинами).

Древний палеолит Кавказа, как указывалось, характеризуется весьма ранним (конец древнего ашеля?, ашель средний) появлением левааллуазских приемов расщепления камня. В верхне-ашельское время техника эта достигает очень высокого уровня развития и является господствующей на Кавказе. Под знаком развития этой техники происходит дальнейший технический прогресс в эпоху мустье и на базе этой техники — в эпоху верхнего палеолита.

Высокий уровень развития левааллуазских приемов обработки камня во второй половине ашельской эпохи (начиная главным образом с ашеля верхнего) самым положительным образом сказался на технической оснащенности и благосостоянии ранних насельников Кавказа. Переход к технике левааллуа означал замену старой системы радиально направленного скалывания заготовок с ядрищ новой системой снятия сколов в параллельном направлении, предоставившей возможность массового изготовления весьма стереотипных „стандартизованных“ заготовок для орудий (отщепов и пластин), что, по существу, явилось крупнейшей технической революцией эпохи нижнего палеолита и в силу своей широчайшей распространенности (в пределах эйкумены ашельского человека) было актом всемирно-исторического значения. Ведущим моментом в этом крупнейшем качественном сдвиге в развитии производительных сил выступало совершенствование такого их элемента, как орудия производства, совершенствование мастерства людей по изготовлению этих орудий.

Серийное изготовление удлиненных овальных, прямоугольных и треугольных сколов-заготовок образовывало ... „запасы первичного наполовину подготовленного материала аналогичного нашим железным полосам“.<sup>3</sup> Используя „стандартизованные“ полуфабрикаты, количество которых практически ничем не ограничивалось человек получил возможность весьма существенно улучшить и приумножить свои орудия и, как следствие этого, намного повысить производительность труда.

<sup>3</sup> F. Bordes. Levalloisien et Moustérien. Bulletin de la société préhistorique Française, N. 4, 1953, p. 232.

Наряду с этим, отдельные группы древнего населения Кавказа сохраняли, как кажется, более архаичные приемы обработки камня. Об этом говорят, например, материалы раннемустьерского местонахождения Кумрала-када в Дагестане (индустрия „не-леваллуазская“ и „не-фасетированная“), пещеры Цопи I (раннее мустье) в Грузии, Ходыженской стоянки (позний ашель — раннее мустье) в Прикубанье, и некоторых других памятников.

Леваллуазские приемы расщепления камня в различных районах Кавказа (в Армении и Абхазии, например), сходные по существу, имеют вместе с тем некоторые свои отличия (в некоторых особенностях ядрищ и заготовок), которые обусловлены, возможно, силой местных традиций в обработке камня, спецификой исходного сырья и другими факторами.

Типологический состав инвентаря различных памятников также не одинаков. В мустье эти различия становятся особенно ощутимыми и принимают характер локальных вариантов, которые, в общем, не имеют строгих территориальных границ. Наряду с этим, имеются группировки памятников, которые, как это кажется, явно отражают определенные „этнографические“ — особенности отдельных групп населения.

Две таких территориально обособленных группы населения могут быть намечены в результате изучения инвентаря памятников района Сочи — Хоста — Адлер и района восточной оконечности Колхиды. Памятники обеих группировок связаны с пещерными культурными слоями, которые кажутся весьма близкими по своему стратиграфическому и культурно-историческому положению (позднее — позднейшее мустье). Первая такая группировка — пещеры Воронцовская, Хостинская, Ацинская и в какой-то мере Ахштырская — отличается изобилием зубчатых и выемчатых форм орудий и представляют собой какой-то своеобразный вариант „зубчатого мустье“. Вторая представлена пещерой Джручұла и мустьерскими слоями пещер Кударо I, Кударо III и Цонской и может быть, судя по облику инвентаря, названа „мустье пластничатым“.<sup>4</sup>

Дискуссия: А. Каландадзе, В. П. Любин.

#### Использованная литература

1. Бродский А. А., 1929: Фауна водоемов пустыни Кара-Кум. Труды Ср.-Аз. гос. университета, сер. XII-а, География, вып. 5.
2. Coiffait M., 1961: Contribution a l'étude de la faune d'Afghanistan, 46. Carabiques cavernicoles. Ann. Spéleol., XVI, N° 4.

<sup>4</sup> Наименования эти сугубо предварительные.

3. Данов А. В., 1928: Геологический очерк Караюкского р-на Керкинского округа ТССР. Путеводитель экскурсий III Всесоюзн. геол. съезда в Ташкенте, вып. I.
4. Gauthier- Lièvre L., 1935: Sur une des singularités de l'oued Rhir: des Foraminifères Thalassoïdes vivants dans les eaux sahariennes. Bull. Soc. N. N. Afr. du Nord, XXVI.
5. Кастанье И. А., 1915: Современные успехи спелеологии и мои спелеологические поездки по Туркестану 1913 и 1914 гг. Изв. Туркестанск. отд. Импер. русск. геогр. об-ва, т. XI, вып. 2, часть 2.
6. Lindberg K., 1961: Recherches biospéologiques en Afganistan. Lunds Univers. Artrskr., N. F., Avd. 2, 57.
7. Lindberg K., 1962: Recherches biospéologiques en Afganistan. II. Lunds Univers. Artrskr., N. F., Avd. 2, 58.
8. Lindberg K., 1964: Revue faunistique de grottes afghanes. III. Congr. Intern. Spéléol., Bd. III.
9. Николаюк В. Ф., 1948: Реланктовые Foraminifera пустыни Кара-Кум. Изв. АИ Уз ССР, 1.
10. Смахов Е. М. и Ромашева М. Г., 1962: Караюкская пещера. Изв. ВГО, т. XCIV, № 1.
11. Шербаков Д. И., 1931: Пещеры в горах Чиль-Устун и Чиль-Майрам около города Ош. Труды Памирск. экспедиции. 1928 г., вып. 7, геология и геохимия.



## ÜBER DAS PALÄOLITHIKUM DER HÖHLE VELIKA PEĆINA AUF DER RAVNA GORA IN NW-KROATIEN

M. Malez

Jugoslawische Akademie der Wissenschaften und Künste

Zagreb

Anlässlich der mehrere Jahre umfassenden Ausgrabungen in der Höhle Velika pećina auf der Ravna gora wurden in ihren quartären Ablagerungen zahlreiche Funde verschiedener materieller vorhistorischer Kulturen gesammelt. In diesen materiellen Kulturen sind Fundstücke aus dem Paläolithikum, Mesolithikum, Neolithikum, Eneolithikum, sowie aus der Bronze-, Eisen- und Römerzeit vertreten (M. Malez 1963a). Um die Bedeutung der Velika pećina in vorhistorischer Beziehung beurteilen zu können, ist es notwendig, die übrigen Fundorte im nordwestlichen Kroatien in knappen Zügen zu betrachten.

Im Gebiet von Nordwest-Kroatien sind mehrere Fundstellen bekannt, an denen Gegenstände aus dem Paläolithikum entdeckt wurden (Abb. 1).

Die älteste Fundstelle mit zahlreichen Artefakten und sonstigen Spuren wurde Ende des vorigen Jahrhunderts in einer ausgefüllten Halbhöhle auf dem Berge Hušnjak in Krapina entdeckt. Diese wurde im Laufe der Zeit zu einer der bekanntesten paläontologischen, paläoanthropologischen und paläolithischen Lokalitäten in Jugoslawien. Die paläolithische Kultur aus diesem Fundort gehört dem Moustérien an (D. Gorjanović-Kramberger 1906, 1913).

Die zweite Fundstätte, in der paläolithische Artefakte entdeckt wurden, ist die Höhle Vindija im Dorfe Voća, in unmittelbarer Nähe der Velika pećina auf der Ravna gora. In dieser Höhle wurden Artefakte gefunden, die typologisch und nach der Art ihrer Bearbeitung dem Moustérien, Aurignacien, Magdalénien und Mesolithikum angehören; bei dieser Lokalität sind also fast alle Steinkulturen vom mittleren Paläolithikum bis zum Mesolithikum vertreten (S. Vuković 1949, 1950 und S. Brodar 1938).

Ein weiterer Fundort im nordwestlichen Kroatien, in dem Spuren des Paläolithikums entdeckt wurden, ist der Steinbruch »Sever« in Vuglovec bei Ivanec. Diese Fundstätte ist jedoch heute vernichtet und auch die hier gemachten Funde sind im Laufe der Zeit verschwunden (J. Klemenč & B. Saria 1936). Spuren des Paläolithikums wurden ferner in einer Höhle bei Varaždinske Toplice (S. Vuković 1957) und in der Šupljasta pećina bei Markuševac im Medvednica-Gebirge entdeckt (M. Malez 1961a). Das aus diesen Lokalitäten stammende Material ist nur teilweise bearbeitet. Eine interessante Fundstelle wurde in Samobor auf offenem Gelände entdeckt, wo sich neben Mammut-, Bison- und Elchtierresten

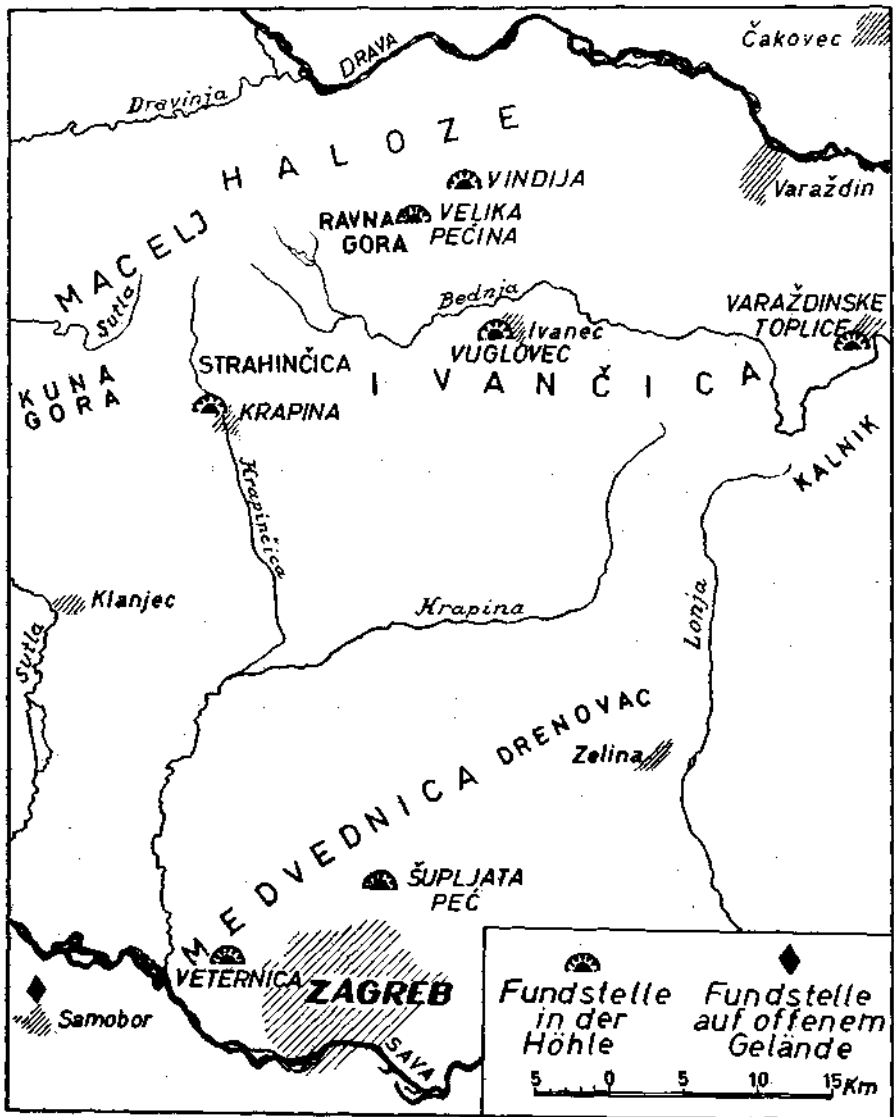


Abb. 1. Übersichtskärtchen von Nordwest-Kroatien mit den paläolithischen Lokalitäten.

sowie Resten anderer Tiere auch ein Feuersteinartefakt aus dem älteren Paläolithikum befand (M. Malez 1956).

Sehr reichhaltiges paläolithisches Material konnte in den letzten zehn Jahren während systematisch durchgeführter Untersuchungen der Höhle

Veternica unweit von Zagreb gesammelt werden. In dieser Höhle ist das Paläolithikum durch Moustérienkultur mit allen drei Entwicklungsstufen vertreten. Neben Steinartefakten wurden hier auch andere beachtenswerte Fundstücke aus dem oberen Pleistozän gesammelt (M. Malez 1958, 1959, 1961b, 1963b, 1965).

Das wären, kurz gesagt, sämtliche in Nordwest-Kroatien liegenden Fundorte, die bis zur Entdeckung des einzigartigen paläolithischen Materials in der Velika pećina auf der Ravna gora bekannt waren.

Es gibt kaum eine pleistozäne Ablagerung in der Velika pećina, in der es keine Feuerstein- oder Knochenartefakte, oder andere paläolithische Funde gegeben hätte. In dem hier gesammelten Material ist Moustérien-, Protoaurignacien-, Aurignacien I-, Aurignacien II-, Gravettien- und epipaläolithische, bzw. mesolithische Kultur vertreten (Tafel I).

In den untersten Riss-Würm-Ablagerungen (Schicht l bis o) und im unteren Teil der Schicht k aus dem ersten Würm-Stadial (Abb. 2) wurden mehrere Feuersteinartefakte gesammelt, die auf Grund von Typologie und Bearbeitungsart in das sogenannte gezahnte (zackige) Moustérien (moustérien à denticulés) einzureihen sind. Nach F. Bordes (1963) ist das gezahnte Moustérien ein besonderer Typus der Moustérien-Steinkultur, der gleichzeitig mit den anderen Moustérien-Typen, wie Moustérien mit Acheul-Tradition, Moustérien des Quinatypus, typisches Moustérien usw., vorkommt. Das gezahnte Moustérien erscheint zu Anfang des ersten Würm-Stadials, doch tritt es in der Velika pećina etwas früher auf. Für diesem Moustérien-Typus ist kennzeichnend: 1. ein kleiner Prozentsatz von Kratzern, 2. ein sehr kleiner Prozentsatz von Handspitzen, 3. ein sehr kleines Prozent oder die völlige Abwesenheit typischer Messer mit Rücken

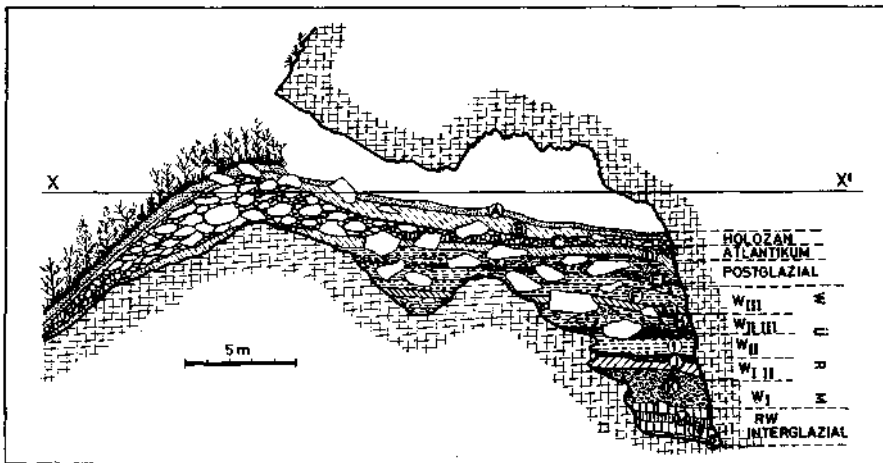


Abb. 2. Schematisches Profil durch die Höhle Velika pećina auf der Ravna Gora mit ihrer sedimentären Ausfüllung.

und typischer Faustkeile, und 4. die Entwicklungsmöglichkeit von Geräten mit Vertiefungen und von gezahnten Werkzeugen.

Wie die übrigen Moustérien-Typen weist auch das gezahnte Moustérien verschiedene Fazies auf, wie beispielsweise mit oder ohne Levalloisien-Abschlagart, mit oder ohne facettierte Basis. Vielleicht war die große Entwicklung des gezahnten Moustérien, d. h. die Ausarbeitung gezahnter Artefakte, in Verbindung mit dem intensiven Gebrauch von Holz. Die Quelle des gezahnten Moustérien ist noch unklar; wahrscheinlich ist sie in einigen Clactonien-Industrien zu suchen.

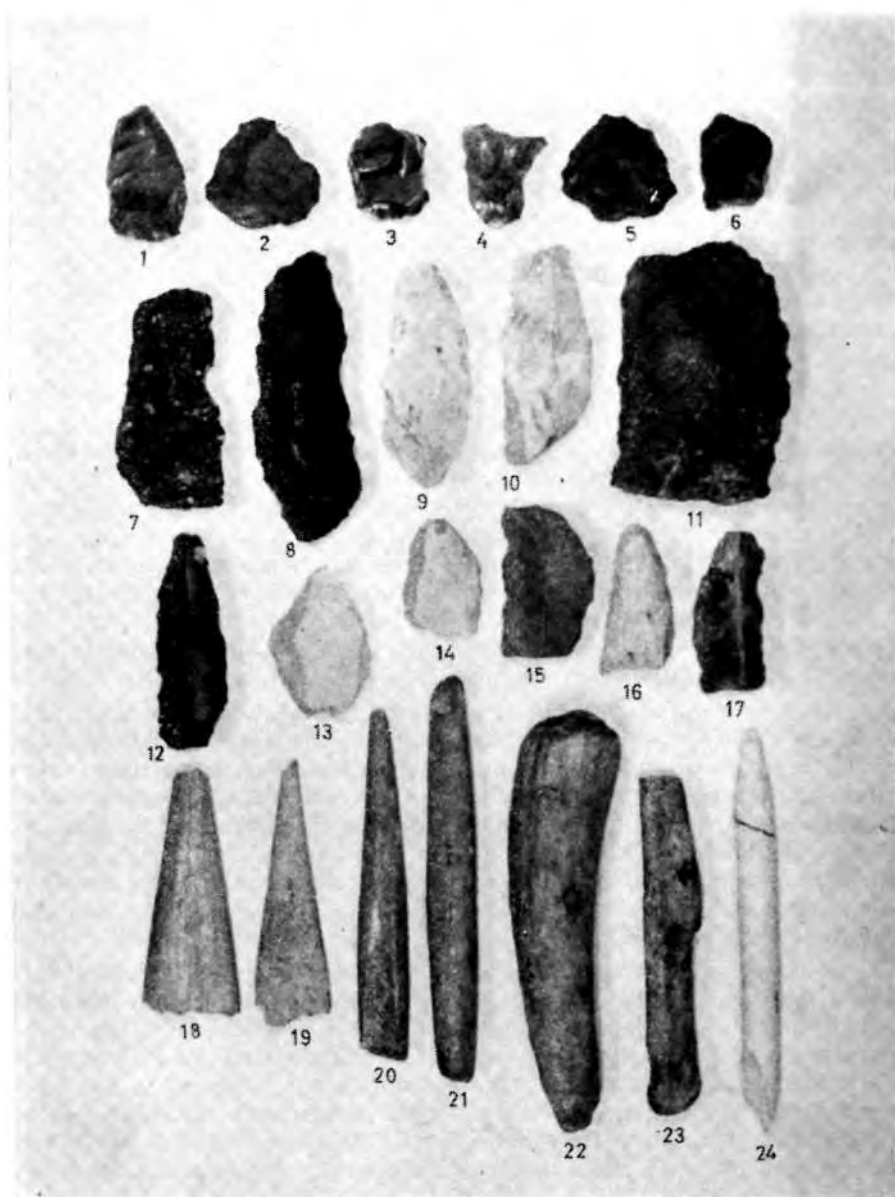
Bisher war das gezahnte Moustérien besonders in Frankreich bekannt, es wurde aber auch in Spanien, Italien, im Kaukasus und im Nahen Osten festgestellt. Die Höhle Velika pećina ist der erste Fundort von gezahntem Moustérien in Jugoslawien und im südöstlich der Alpen befindlichen Gebiet überhaupt.

Im oberen Teil der Schicht k der Velika pećina wurden keine Artefakte entdeckt. In der etwas höheren Schicht j entdeckte man nur ein Artefakt in ihrem oberen Teil mit der Feuerstellen-Zone, in demselben Niveau, in dem sich die fragmentarische Kalotte eines neandertaloiden Hominiden befunden hatte (M. Malez 1965 b). Dieses Artefakt ist aus schwarzem effusivem Eruptivgestein angefertigt, es stellt eine dreikantige retuschierte zweiseitige Klinge dar und ist fraglich als Protoaurignacien registriert (Tafel I, 7).

Die etwas höheren Schichten i und h enthalten schon eine größere Anzahl von paläolithischen Fundstücken; im oberen Teil der Schicht i ist die Feuerstellen-Zone sehr gut hervorgehoben; sie ist in allen umgegrabenen Teilen der Höhle bemerkbar. Aus den zwei erwähnten Schichten wurden zahlreiche Stein- und Knochenartefakte gesammelt. Die Steinartefakte sind größtenteils aus grünem Vulkantuff, den die paläolithischen Bewohner dieser Höhle wahrscheinlich aus Kameničko Podgorje, der Umgebung von Klenovnik oder Vinica gebracht hatten, da dies die nächstliegenden Lokalitäten mit derartigem Material sind. Ein Teil der Artefakte aus den angeführten Schichten ist auch aus dem qualitativ höherstehenden Silex hergestellt. Die Feuersteinartefakte sind durch verschiedenartige Schaber, Kratzer, Messer, Klinsen und Spitzen vertreten. Besonders bedeutungsvoll sind aus diesen Schichten die Knochenartefakte, die ausschließlich durch Knochenspitzen mit gespaltener Basis vertreten sind (Tafel I, 18 und 19). Solche Artefakte haben Leitcharakter und bezeichnen das untere Aurignacien, bzw. Aurignacien I. Knochenspitzen mit gespaltener Basis waren bisher in Jugoslawien nur aus Slowenien bekannt, und zwar aus zwei Alpenhöhlen, der Potočka zijalka und der Mokriška jama (S. Brodar 1938 und M. Brodar 1959). Die Velika pećina ist nun der erste Fundort von Knochenspitzen mit gespaltener Basis in Kroatien.

Aus den beiden höheren Schichten g und f wurden ebenfalls mehrere Stein- und Knochenartefakte gesammelt, die dem oberen Aurignacien, bzw. dem Aurignacien II angehören. Die Schicht g hat den Charakter





Tafel I. Einige Exemplare der Stein- und Knochenartefakte aus der Höhle Velika pećina auf der Ravna Gora. 1—6 = Moustérien; 7 = Protoaurignacien; 9—11, 14, 15, 18 und 19 = Aurignacien I; 12, 13, 16, 17, 20 und 21 = Aurignacien II; 22 und 23 = Magdalénien (Gravettien) und 24 = Mesolithikum. Ca 3/5 Nat. Gr. Foto: Dr. M. Malez.

einer Ablagerung, die in den Verhältnissen eines intensiven Aufenthaltes des Menschen in der Höhle entstanden ist; sie ist fast schwarz und übervoll von Kohlensplittern sowie von zerbrochenen und angesengten Tierknochen. Die Feuersteinartefakte sind aus verschiedenem Material angefertigt, u. zw. aus qualitativ besseren Feuersteinarten, während Vulkantuff bedeutend weniger angewendet wurde. Von Steinartefakten erscheinen überwiegend Schaber, oft breit und flach, ferner zweiseitige Schneidegeräte, Kratzer usw. Die Knochenspitzen unterscheiden sich durch ihre Form von jenen aus den früher beschriebenen Schichten. Die Knochenspitzen sind im Durchschnitt fast ganz rund oder oval und haben die Form einer Knochenspitze vom Mladeč-Typ (Tafel I, 20 und 21). Derartige Spitzen sind für das obere Aurignacien, d. h. für das Aurignacien II charakteristisch.

In den Ablagerungen e und d wurden ebenfalls mehrere Feuerstein- und Knochenartefakte gesammelt, die typologisch dem Gravettien angehören. Zur Ausarbeitung der Feuersteinartefakte wurde feines Material, dichte Jaspisse, Hornblenden usw. verwendet. Die Knochenartefakte sind bedeutend besser bearbeitet als jene aus früheren Ablagerungen und einige sind mit Ornamenten geschmückt (Tafel I, 23). Es wurde auch die Ulna eines kleineren Tieres mit einem durchbohrten Loch entdeckt, ebenso auch das bearbeitete Fragment eines Hirschhorns, das als Stiel zum Ansetzen von Feuersteinartefakten gedient hatte (Tafel I, 22). Alle diese Fundstücke sind für das Gravettien kennzeichnend. Dies ist der erste Fund einer derartigen oberpaläolithischen Industrie in Kroatien.

Der oberste Teil der Schicht d (d<sub>1</sub>) und die Schicht c enthielten mehrere Feuerstein- und Knochenartefakte, die ins Epipaläolithikum, einige davon aber ins Mesolithikum gehören. Die Feuersteinartefakte sind aus gelben Chalzedon, Opal usw. hergestellt und mit zweiseitiger hoher Retusche versehen. Die Knochenartefakte sind durch runde, aus der Rohrnochenkompakte eines größeren Wiederkäuers ausgearbeitete Knochenspitzen vertreten; einige dieser Spitzen weisen querlaufende Einschnitte auf, und eine der Spitzen hat auf ihrem Apex noch ein Spiralornament (Tafel I, 24).

In der Velika pećina haben wir demnach eine kontinuierte Folge paläolithischer Kulturen vor uns, die vom Moustérien bis zum Ende des Paläolithikums, bzw. bis zum Epipaläolithikum und Mesolithikum reichen; derartige Fundstellen sind verhältnismäßig selten. Auf Grund der Feststellung der angeführten Folge paläolithischer Kulturen in den pleistozänen Ablagerungen der Höhle Velika pećina kann man den Schluß ziehen, daß die weitere Umgebung der Ravna Gora seit dem Riß-Würm Interglazial bis zum Holozän ununterbrochen vom Menschen besiedelt war.

## Literatur

- Bordes, F., 1963: Le Moustérien à denticulés. *Arh. vestnik*, 13/14, Ljubljana.
- Brodar, M., 1959: Mokriška jama, station nouvelle aurignacienne de Hautes-Alpes en Yougoslavie. *Razprave IV. razr. SAZU*, 5, Ljubljana.
- Brodar, S., 1938: Das Paläolithikum in Jugoslawien. *Quartär*, 1, Berlin.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1906: Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Wiesbaden.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1913: Život i kultura diluvijalnog čovjeka iz Krapine u Hrvatskoj. *Djela JAZU*, 23, Zagreb.
- Klemenc, J. & Saria, B., 1936: Archeologische Karte von Jugoslawien: Blatt Ptuj. Beograd — Zagreb.
- Malez, M., 1956, Paläolithikum in Samobor bei Zagreb. *Bull. scientifique*, 3, 2, Zagreb.
- Malez, M., 1958: Einige neue Resultate der paläontologischen Forschungen der Höhle Veternica. *Palaeontologia jugoslavica*, 1, Zagreb.
- Malez, M., 1959: Das Paläolithikum der Veternicahöhle und der Bärenkult. *Quartär*, 10/11 (1958/59), Bonn.
- Malez, M., 1961 a: Der Fund zweier pleistozänen Säugetiere bei Zagreb und eine Übersicht der benachbarten Fundstellen. *Geol. vjesnik*, 14, Zagreb.
- Malez, M., 1961 b: Pećina Veternica kao paleolitsko nalazište s tragovima kulta medvjeda. *Drugi jug. speleol. kongres*, Split 1958, Zagreb.
- Malez, M., 1963 a: Paleontološka i stratigrafska istraživanja kvartarnih naslaga u pećinama. *Fond struč. dok. Inst. za geol. istr. SRH*, 214, Zagreb.
- Malez, M., 1963 b: Die quartäre Fauna der Höhle Veternica (Medvednica — Kroatien). *Palaeontologia jugoslavica*, 5, Zagreb.
- Malez, M., 1965 a: Pećina Veternica u Medvednici. I. Opći speleološki pregled; II. Stratigrafija kvartarnih taložina. *Acta geologica*, 5, Zagreb.
- Malez, M., 1965 b: Nalazišta fosilnih hominida u Hrvatskoj. *Geol. vjesnik*, 18/2, Zagreb.
- Vuković, S., 1949: Prehistorijsko nalazište spilje Vindije. *Historijski zbornik*, 2, Zagreb.
- Vuković, S., 1957: Les traces de l'Ursus spelaeus et la culture du paléolithique dans la région de Varaždinske toplice (Thermes de Varaždin). *Arh. vestnik*, 8/2, Ljubljana.
- Vuković, S., 1950: Paleolitska kamena industrija spilje Vindije. *Historijski zbornik*, 3, Zagreb.

Diskussion: S. Brodar, F. Hours, M. Malez.



## SPÄTGRAVETTEN SLOWENIENS

F. Osole

Universität

Ljubljana

### Résumé

Le réseau assez dense des stations paléolithiques en Slovénie — jusqu'ici 24 ont été découvertes — nous permet de supposer que pendant le pléistocène et particulièrement pendant la seconde moitié de la glaciation wurmienne la population de ce territoire était relativement dense. Les recherches paléolithiques, effectuées pendant les dernières années dans les grottes aux environs de Postojna, confirment la supposition que les conditions climatiques ont été les plus rudes pendant la dernière glaciation, plus précisément dans sa seconde moitié (W III sensu Soergel).

Ce fait est prouvé par la faune arcto-alpestre (*Rangifer tarandus*, *Marmota marmota* etc.), trouvée dans les sédiments qui sont nettement cryoclastiques, et par le charbon des conifères (*Pinus montana*, *Pinus cembra* etc.). L'industrie lithique, découverte ensemble avec la faune arcto-alpestre, appartient au gravettien tardif. Elle est caractérisée par les pointes de la Gravette qui sont rares mais typiques, par les pointes à cran atypiques et par de nombreuses lamelles à bord abattu. Cette industrie est caractérisée aussi par une tendance très forte vers la microlithisation et par la quantité très restreinte de l'outillage en os.

Comme le gravettien tardif à Karst correspond chronologiquement au magdalénien dans l'Europe centrale et occidentale, dont aucune trace n'a été trouvé jusqu'ici dans notre pays, nous pouvons bien admettre que le magdalénien ait été chez nous entièrement substitué par le gravettien, surtout dans sa phase finale. D'après les résultats obtenus jusqu'à aujourd'hui, notre région n'a pas été atteinte ni par la civilisation solutréenne ni par la civilisation magdalénienne, ce qu'est aussi le cas pour l'Italie du Nord, notre voisine.

Die Erforschung paläolithischer Kulturen begann in Slowenien ziemlich spät, erst im Jahre 1928, als Professor S. Brodar die Aurignacienhinterlassenschaft der Höhle Potočka zijalka auf der Olševa in den Ostkarawanken entdeckte. Schon seine vorkriegszeitliche Forschungstätigkeit brachte wertvolle und bedeutende Resultate, zu voller Entfaltung kam sie jedoch erst nach dem Jahre 1945. Sie wandte sich vor allem dem Karstgebiet, und hier besonders der Umgebung von Postojna zu. Dieses in paläolithischer Hinsicht vollkommen unerforschte Gebiet zeigte sich in kurzer Zeit als eine bedeutende paläolithische Provinz nicht nur Sloweniens, sondern ganz Jugoslawiens. Fast jährlich wird hier eine neue Paläolithfundstelle entdeckt. Der Reihe nach wurden die Höhlenstationen Betalov spodmol bei Postojna, Parska golobina bei Pivka, Otoška jama u. a. entdeckt und erforscht. Als namhaftes Resultat der Nachkriegsforschungen sind ferner noch die Entdeckungen paläolithischer Stationen am Südrand des Pivka-Beckens zu nennen. Ihre Bedeutung ist deshalb zu betonen, weil mit ihnen eine Reihe in ihren Sedimenten fast aus-

schließlich Gravettien-Nachlaß führender Höhlenstationen entdeckt wurde. Zu nennen sind die Höhlen Jama v Lozi bei Orehek, Ovčja jama und Zakajeni spodmol bei Prestranek, ausserdem noch die Höhle Županov spodmol bei Sajevo. Trotz kleinerer spezifischer Eigenschaften verbinden diese Stationen so viele gemeinsame charakteristische Züge, daß sie ohneweiters als geschlossene Einheit dargestellt werden können. Vorerst sind sie schon durch ihre geringe topographische Verbreitung eng miteinander verbunden. Die maximale Entfernung zwischen der äussersten westlichen und der am weitesten entfernten östlichen Station übersteigt keine 10 Kilometer. Sämtliche Stationen befinden sich am südwestlichen Karstrande des Pivka-Beckens, in einer engen Höhenzone von rund 580 Metern ü. d. M. Besonders bedeutsam ist jedenfalls die Tatsache, dass die stratigraphischen Verhältnisse aller vier genannten Höhlen, abgesehen von kleinen Unterschieden lokalen Charakters, einander sehr ähnlich sind. Überall kommen die Gravettien-Horizonte, sei es nur einzeln oder auch mehrere, in den obersten pleistozänen Schichten und am tiefsten bis zu 2 Metern unter dem Höhlenboden vor. Die Kulturhorizonte mit verstreuten und deutlich sichtbaren Herdstellen traten in den Sedimenten meistens klar hervor. Sie wurden, von einem Fall abgesehen, immer im typischen kryoklastischen scharfkantigen Kalkabbruch, dem mehr oder weniger eine gelbbraune Lehmkomponente beigemischt war, entdeckt. Die Grösse der Abbruchstücke und die Farbe der Lehmbeimischung sind in allen vier Fundstellen außerordentlich ähnlich. Am stärksten verbindet jedoch die Kulturhorizonte das Inventar der Steinindustrie. Schon eine flüchtige Durchsicht erweist, daß es sich überall um die gleiche Rohstoffauswahl für die Herstellung der Geräte handelt. Überall werden nebst gutem, meist hellweiss patinierten Feuerstein, aus dem die besten und typologisch vollendetsten Geräte angefertigt wurden, verschiedenfarbige Hornsteine und auch Tuffe schlechter Qualität verwendet. Außer einer Menge für das Jungpaläolithikum typischer Kernsteine und vielen formlosen, jedoch benützten Abschlägen gibt es immerhin auch genügend typische Artefakte, welche eine engere kulturelle Bestimmung zulassen. In erster Linie sind Messerchen mit stumpfabgedrücktem Rücken zu erwähnen. Die den Rücken abstumpfende Retusche ist gewöhnlich abrupt und direkt. In sehr seltenen Fällen sind die kleinen Klingen als »lamelles Dufour« retuschiert. Sehr selten kommen typologisch klar geformte Gravettspitzen vor. Sonst überwiegen im Inventar dieser Stationen verschiedene stark und gut retuschierte, doch auch weniger retuschierte und unbearbeitete Klingen kleiner Dimensionen. Der Anzahl nach bescheiden sind verschiedene, doch jedenfalls sehr typische Kratzer und Stichel vertreten. Nur einzeln kommen Schrägendklingen, Mikrostichel, Bohrer und andere Geräte vor. Kaum erklärbar ist das seltene Auftreten der Knochengeräte. Aus sämtlichen vier Fundstellen sind bisher nur fünf einfache Knochenspitzen und einige vielleicht künstlich geglättete Knochenfragmente bekannt. Von irgendwelcher Kunsttätigkeit gibt es keine Spur.

Wenn in der lithischen Industrie der besprochenen Stationen allzu-bedeutende Unterschiede nicht bestehen, so sind solche in der begleitenden Fauna und Flora augenfällig. Die in den Kulturschichten der Höhlen Jama v Lozi, Ovčja jama und Zakajeni Spodmol auftretenden stark fragmentierten Knochenreste und Zähne sind fast ausschließlich dem Rentier und dem Alpenmurmeltier zuzuschreiben. Andere Tierarten, z. B. *Bos seu Bison*, *Lepus timidus*, *Alopec lagopus* u. a., sind höchstens mit einzelnen Fragmenten vertreten. Diese ausgesprochene arktalpiner Fauna weist auf äußerst strenge klimatische Verhältnisse. Die antrokomische Untersuchung der in den Herdstellen erwähnten Stationen gefundenen Holzkohlenreste hat ergeben, daß meist nur die Nadelhölzer *Pinus silvestris* und *Pinus cembra* als Brennstoff verwendet wurden. Ein einigermaßen anderes Bild bietet die Fauna und Flora der Kulturschichten der Fundstelle Zupanov spodmol. Am häufigsten sind hier die Knochenreste des Alpenmurmeltieres vertreten, das Rentier ist zwar noch anwesend, jedoch schon sehr selten. An seiner Stelle erscheinen die Tierarten *Alces alces*, *Cervus alaphus*, *Bovidae*, *Sus scrofa* u. a., also Vertreter eines günstigeren Klimas. Einigermaßen ändert sich das Bild auch in floristischer Hinsicht. Unter den Bäumen spielt die Kiefer noch immer eine vorherrschende Rolle, vereinzelt aber erscheinen schon Laubbäume, wie *Betula*, *Tilia*, *Crataegus* und sogar *Fagus*. Ohne Zweifel handelt es sich hier um Schichten aus der Zeit nach dem letzten Kältevorstoß des Jungwürms (W III). Sie gehören jedoch noch immer dem Spätglazial an. Überraschend ist die volle Abwesenheit des Höhlenbären, der sonst in den älteren würmzeitlichen Höhlensedimenten des Karstgebietes als regelmäßiger Vertreter der Begleitfauna auftritt. Man kann annehmen, daß er den Kältevorstoß W III in dieser Gegend nicht überlebt hat.

Wenn wir zwecks chronologischer Bestimmung der in den Fundstellen festgestellten Kulturhorizonte sämtliche angeführten Tatsachen in Betracht ziehen, kommen wir zu folgenden Ergebnissen. Der Kulturhorizont der Höhle Jama v Lozi und die beiden Horizonte der Höhle Ovčja jama sind zeitlich dem letzten Kältevorstoß des Jungwürms, d. h. dem W III, zuzuschreiben. Damit stimmt auch die absolute Datierung  $19\ 540 \pm 500$  Jahre vor unserer Zeit überein. Sie ergab sich durch Radiokarbonanalyse (KN-48/1966) der Holzkohlenreste aus der unteren Herdstelle der Höhle Ovčja jama. Die zeitliche Einreihung der Kulturschicht aus der Höhle Zakajeni spodmol ist wegen der dürftigen dort gemachten Funde etwas schwieriger. Wahrscheinlich begehen wir keinen größeren Fehler, wenn wir im Rahmen des Jungwürms eine sehr späte kalte Phase, die ältere Dryaszeit, nehmen. Für eine so späte Datierung spricht auch der Umstand, daß in der nächstjüngeren, sonst fundleeren Schicht eine Herdstelle mit Holzkohlenresten von *Quercus cerris* und *Carpinus betulus* angetroffen wurde. Wir nehmen an, daß diese Baumarten das Karstgebiet erst im Alleröd-Interstadial erreicht haben. In den spätglazialen Zeitabschnitt sind auch die drei jungpaläolithischen Kulturhorizonte der Höhle Zupanov spodmol einzureihen. Dafür sprechen, wie wir gese-

hen haben, die faunistischen und floristischen Befunde. Bekräftigt wird diese Annahme durch die vorläufigen C<sup>14</sup>-Analysen, die in Groningen ausgeführt wurden. Der jungpaläolithische tiefste Horizont, AB genannt, hat nach dieser Datierung ein Alter von  $16\,780 \pm 150$  Jahren, der etwas höher gelegene D Horizont dagegen ein solches von  $12\,440 \pm 70$  Jahren.

Nach sämtlichen angeführten Tatsachen und Angaben sind wir voll überzeugt, dass die jungpaläolithischen Horizonte aus den Höhlen Jama v Lozi, Ovčja jama, Zakajeni spodmol und Županov spodmol dem Gravettien-Kulturkreis angehören, und zwar seinen Endphasen, dem Tardi- und Epigravettien. Unstrittige verwandschaftliche Beziehungen des slowenischen Karstgravettiens mit dem venetianischen haben auch P. Leonardi und A. Broglio festgestellt. Ihrer Annahme nach entspricht das Tardigravettien dem Höhenpunkt des W III (sensu Soergel). Dieser Kulturstufe werden neben anderen italienischen Fundstellen auch die venetianischen Stationen Broion, Trene, Paina und Grotte C in Ponte di Veia zugezählt. Nach der Hypothese der genannten Autoren hat sich die weitere Entwicklung des Tardigravettiens nach zwei Richtungen ausgewirkt. Das Epigravettien breitete sich in Venetien (Grotte E di Veia, Grottina sepolcrale de Broion, Riparo »Raffaello Battaglia«), das Romanellien entlang der Apenninenhalbinsel aus. Diese beiden Entwicklungsstufen ersetzen hier die stratigraphische Position des Magdaléniens in Westeuropa. Die durch die Forschungen in Italien angezeigte Entwicklung der allerjüngsten paläolithischen Kulturen im Mittelmeerbereich deckt sich mit den letzten Feststellungen im Karstgebiet Sloweniens sehr gut. Es scheint, dass sich — ebenso wie in Venetien, auch hier — aus dem Tardigravettien das Epigravettien entwickelt hat. Das Tardigravettien wird durch die Steinindustrie aus den Höhlen Ovčja jama und Jama v Lozi vertreten, dem Epigravettien dagegen gehören die spätaltsteinzeitlichen Horizonte aus den Höhlen Zakajeni und Županov spodmol an. Durch das Epigravettien ist die Lücke zum Mesolithikum in unserem Lande ausgefüllt und damit die Kontinuität der Besiedlung erwiesen.



## NOUVELLES DONNÉES SUR LA DENTITION LACTÉALE DE *L'URSUS SPELAEUS*

Elena Terzea

Institut de Spéologie «Emil Rakovltza» de l'Académie de la R. S. Roumanie

Bucarest

A partir de la seconde moitié du XIX-e siècle jusqu'à nos jours, la dentition lactéale de l'ours des cavernes a suscité l'intérêt de nombreux paléontologistes.

Parmi les auteurs qui ont fourni des informations précieuses dans ce problème, nous citons: Nordmann (7), Schlosser (10), Kormos (4), Mottl (5).

Leurs données, basées sur un matériel incomplet, présentent des lacunes et sont partiellement contradictoires. Le désaccord devient évident surtout en ce qui concerne le nombre et la position des dents jugales. C'est le mérite d'Ehrenberg (2) et de Stehlin (1) d'avoir dissipé l'incertitude, en corrigeant les erreurs de leurs prédécesseurs, et de nous avoir transmis une image plus complète sur le développement du système dentaire et sur le remplacement des dents.

En 1952 Kobay (3) fait un aperçu critique sur les principales données acquises jusqu'alors et — en se fondant sur un matériel bien conservé — nous donne la première description complète de la dentition lactéale. En reprenant l'idée de Stehlin il affirme: » il est absolument certain que l'ours des cavernes, comme l'ours brun, n'a que trois dents jugales, tant en haut qu'en bas «. (l. cit. p. 537).

Dans une étude parue récemment, Samson et Rădulescu (9) présentent une série de mandibules juvéniles, provenant de différentes grottes de Roumanie et mettent en évidence la possibilité de réduction de la jugale antérieure (d<sub>2</sub>)<sup>1</sup>. A cette occasion ils constatent: »... la lignée évolutive d'*Ursus spelaeus* l'entraîne vers la réduction de la jugale antérieure, comme si le caractère philétique s'inscrivait dans l'ontogénèse «. (l. cit. p. 216).

Les recherches que nous avons effectuées dernièrement dans les grottes de Măgura-Sighistel (rég. Crisana) et »La Adam« (rég. Dobroudja), ainsi que les investigations entreprises quelques années auparavant à la grotte de Ferice (rég. Crisana) nous ont fourni un riche et expressif matériel juvénile d'*Ursus spelaeus*, qui consiste en: 40 mandibules et 8 maxillaires supérieurs ainsi que de nombreuses dents temporaires isolées.

<sup>1</sup> Dans notre exposé nous numérotions les dents jugales dans le sens mésio-distal (voir d<sub>2</sub>, d<sub>3</sub>, d<sub>4</sub>).

Les pièces proviennent d'individus dont l'âge varie de 2 à 5 mois<sup>2</sup> et elles ont été découvertes dans des dépôts datant du Würm ancien (W I) et de la première moitié de l'interstade Göttweig.

Ce matériel apporte de nouveaux renseignements sur la réduction des jugales lactéales et nous donne la possibilité de discuter ce problème sous un autre aspect.

En ce qui suit, nous présenterons les pièces fossiles les plus caractéristiques, illustrant les différents degrés de réduction des jugales, en insistant spécialement sur le comportement des dents maxillaires supérieures.

Etant donné que la majeure partie de nos pièces sont dépourvues de dents (seulement 5 mandibules et 2 maxillaires supérieurs conservent encore les jugales) nos conclusions seront basées surtout sur l'examen des alvéoles.

Selon certaines affinités, le matériel a été groupé en deux catégories:

A. exemplaires à dentition lactéale complète (id  $\frac{3}{3}$ ; cd  $\frac{1}{1}$ ; d  $\frac{3}{3}$ );

B. exemplaires à dentition lactéale réduite.

Parmi ces derniers nous distinguons deux groupes:

a) avec deux jugales lactéales (id  $\frac{3}{3}$ ; cd  $\frac{1}{1}$ ; d  $\frac{2}{2}$ );

b) avec une seule dent jugale (id  $\frac{3}{3}$ ; cd  $\frac{1}{1}$ ; d  $\frac{?}{1}$ ).

### Catégorie A.

Parmi les pièces ayant la dentition temporaire complète nous examinerons un maxillaire supérieur gauche (Ma 335)<sup>3</sup> et une mandibule droite (Ma 360), tous les deux dépourvus de dents et appartenant à des exemplaires âgés de trois à quatre mois.

Sur le maxillaire supérieur (Pl. I, fig. 1)<sup>4</sup> on observe, à la région antérieure, trois orifices allongés dans le sens labio-palatal avec une strangulation médiane — plus ou moins marquée — qui leur donne un aspect biparti. Les moitiés labiales, plus larges, représentent les alvéoles des incisives déciduales, tandis que celles palatinales les préalvéoles des dents définitives. En arrière par rapport à id<sup>3</sup> — à un intervalle de

<sup>2</sup> Dans l'appréciation de l'âge nous nous sommes orientés d'après les indications de Pohle (8) se rapportant à l'ours brun et à l'ours polaire et d'après les données de Stehlin (1) et Ehrenberg (2), relatives à l'ours des cavernes.

<sup>3</sup> Ma = Grotte Mágura-Sighistel, région Crisana.

<sup>4</sup> Nous adressons nos plus vifs remerciements à Mr. le Prof. T. Orghidan qui a eu l'amabilité d'exécuter les photographies qui illustrent cet ouvrage.

8 mm — s'ouvre l'alvéole ovoïde de la  $cd$  (diamètre mésio-distal de 10 mm; diamètre labio-palatinal de 8,9 mm). Dans l'angle antéro-interne de celui-ci apparaît le préalvéole de la canine définitive. A la zone qui correspond aux dents jugales l'on observe — à une distance de 2,6 mm distal par rapport à la canine — un alvéole circulaire (diamètre 2 mm), qui appartient à la  $d^2$ . Ainsi que l'on déduit de l'aspect de l'alvéole, la dent était uniradiculaire. Après un intervalle de 5 mm s'ouvre le double alvéole de la jugale intermédiaire ( $d^3$ ) qui — chez notre exemplaire — communique avec la loge du bourgeon de la  $P^4$ . Les deux racines inégales de cette dent (l'antérieure plus mince et plus courte que la postérieure) sont implantées de façon divergente. La dernière jugale ( $d^4$ ), soutenue par trois racines, est placée dans le proche voisinage de la  $d^3$ . En dehors des alvéoles mentionnés on peut encore remarquer deux orifices — placés l'un au niveau de la racine antérieure de la jugale intermédiaire et l'autre dans l'angle antéro-interne de la  $d^4$  — qui constituent le préalvéole de la  $P^4$ . Une ouverture à contour irrégulier (diamètre longitudinal 16 mm; diamètre transversal 7,5 mm) située à la base de l'apophyse malaire, représente le préalvéole de la  $M^1$ .

Au bout distal du maxillaire on aperçoit le bord mésial de la fente d'éruption de la  $M^2$ .

A ce stade les couronnes des  $I^1$  et  $M^1$  sont complètement constituées: chez  $I^2$ ,  $I^3$  et  $P^4$  seulement les pointes principales se sont calcifiées. Le bourgeon de la  $C$  atteint environ 16 mm de longueur.

Sur un autre maxillaire supérieur provenant d'un ourson un peu plus âgé que celui que nous venons de décrire (Pl. I, fig. 2), l'alvéole circulaire de la jugale antérieure ( $d^2$ ) se prolonge dans la direction mésiale par une fossette superficielle (longue de 4 mm). Dans ce cas la couronne de la  $d^2$ , très inclinée vers l'intérieur, touche la surface du maxillaire. Les deux dernières jugales sont «in situ». La  $d^3$ , 6 mm de long, a un diamètre labio-palatinal de 3 mm. Sa couronne présente une cuspide principale mésiale, haute de 4,2 mm et petit denticule postérieure, nettement détaché du premier. La dent possède deux racines, dont l'antérieure mince et courte et la postérieure très forte.

La  $d^4$  est semblable à la  $M^1$  mais ses dimensions sont plus réduites. Sa couronne consiste en deux cuspides principales labiales (para et métacône) précédées d'un parastyle et suivies d'un métastyle. Les tubercules marginaux sont bas et de taille presque égale. La face interne du métacône est très froncée. Du côté palatinal on trouve une crête arrondie, vaguement divisée en trois cuspides: proto-mésio-hypocône. Contrairement à la  $M^1$  le mésocône de  $d^4$  est plus volumineux que les cuspides voisines, tandis que l'hypocône possède une taille très réduite. Dans d'autres cas, la crête palatinale diffère de nombreux denticules. Une sorte de cingulum entoure la face interne de la dent. Les trois racines ont orientation labiale. Chez la  $M^1$  leurs pointes sont disposées de manière convergente.

La mandibule (Pl. I, fig 3) présente, dans la région incisive, une conformation similaire au maxillaire supérieure. L'alvéole de la  $cd$  s'ouvre directement derrière la  $id^3$ . Le préalvéole de la  $C$  — avec position méso-linguale par rapport à la  $cd$  — ne communique pas avec la loge de la dent lactéale correspondante. La jugale antérieure, uniradiculaire, est située au milieu de la distance  $cd - d_3$ . Sa couronne est visiblement inclinée dans le sens mésial, fait prouvé par la fossette qui prolonge en avant l'alvéole. En d'autres cas, la dent est implantée verticalement (Pl. I, fig. 4).

La  $d_3$  toujours uniradiculaire est presque aussi réduite que la jugale antérieure. D'après l'empreinte laissée dans la mandibule sa couronne paraît avoir été légèrement inclinée dans la direction mésiale.

La  $d_4$  beaucoup plus volumineuse que les deux autres jugales, a un alvéole double, correspondant à ses deux racines. Au niveau du septum interradiculaire, sur son côté lingual, on remarque le préalvéole de la  $P_4$ . Vers l'extrémité caudale, en continuation de la ligne esquissée par les alvéoles des dents de lait, on observe l'ouverture en forme de fente, de la  $M_1$  (diamètre méso-distal 18 mm; diamètre labio-lingual 4 mm) et la loge du bourgeon de la  $M_2$ .

Le degré de développement des dents définitives mandibulaires est à peu près pareil à celui des dents du maxillaire supérieur. La  $I_1$  et la  $M_1$  sont constituées jusqu'à la racine, la  $I_2$  jusqu'au lobe latéral; chez la  $P_4$  on aperçoit seulement la pointe principale; le bourgeon de la canine atteint 14—15 mm de longueur.

### Catégorie B.

Parmi les exemplaires à dentition lactéale réduite nous présenterons d'abord celles possédant deux dents jugales  $\left( \begin{matrix} d^3 & d^4 \\ d_3 & d_4 \end{matrix} \right)$ .

Etant donné que la région des incisives et des canines n'offre rien de particulier par rapport aux cas précédents, dans l'exposé qui suit nous allons nous occuper uniquement de la zone correspondant aux jugales.

a) Sur un fragment de maxillaire supérieur gauche (Pl. II, fig. 1) appartenant à un individu âgé de 3—4 mois, on peut voir, à une distance de 8,5 mm derrière l'alvéole de la  $cd$ , le double alvéole de la  $d^3$ ; il est immédiatement suivie par l'alvéole triparti de la  $d^4$ . On ne constate aucune trace de la  $d^2$ .

Le degré de développement des bourgeons dentaires définitifs paraît plus avancé que celui des bourgeons du maxillaire précédemment décrit. La couronne de la  $M^1$  est presque découverte; les orifices d'éruption de la  $P^4$  sont plus larges — l'antérieur confluent avec l'alvéole de la  $d^3$ .

<sup>5</sup> Maxillaires supérieurs dépourvus de la dent jugale antérieure sont signalés aussi dans l'étude d'Ehrenberg consacrée aux ours des cavernes de Mixnitz (2, pag. 675), mais ce paléontologiste ne les accorde pas une attention spéciale.

Sur une mandibule droite — provenant de la grotte Măgura-Sighiștel (Pl. II, fig. 2) — on observe une configuration similaire. Le double alvéole de la  $d_3$ , séparé de la  $cd$  par un espace de 11 mm, indique une dent biradiculaire avec une légère inclinaison mésiale. La  $d_1$  est séparée de la  $d_3$  par un septum de 1,5 mm. Vers l'extrémité distale de la mandibule on peut observer les fentes d'éruption de la  $M_1$  (23 mm de long) et  $M_2$  (15 mm de long) ainsi que la loge de la  $M_3$ ; cette dernière est creusée dans l'apophyse coronoïde.

Un fragment de mandibule sénestre, découvert dans les dépôts würmiens de la grotte «La Adam», offre un aspect presque indentique (Pl. II, fig. 3).<sup>6</sup> L'unique différence consiste dans le fait que chez cette dernière, entre la  $cd$  et la  $d_3$  s'intercale un alvéole plus large destiné à la  $P_1$  (diamètre mésio-distal 5,5 mm; diamètre labio-lingual 4,4 mm). D'après le contour de l'alvéole, on peut déduire que la couronne de cette dent s'était dégagée de l'os jusqu'au cingulum.

b) Le stade le plus avancé de la réduction des dents jugales est illustré par une mandibule dextre (Pl. II, fig. 4) trouvée également à la grotte «La Adam».<sup>7</sup> La pièce a été extraite d'une couche constituée pendant le Würm ancien et appartient à un ourson âgé d'environ 3 mois. Elle se distingue par l'absence totale des jugales antérieures et le développement exclusif de la  $d_4$ . Le bord alvéolaire entre  $cd$  et la dernière jugale offre l'aspect d'une crête affilée.

La carnassière inférieure ( $d_4$ ) «in situ» a les pointes du proto- et du métaconide légèrement usées. La conformation de la couronne est assez simple, présentant — outre les cuspidés principales — seulement un denticule cingulaire mésial et une crête distale de la même provenance. La longueur de la couronne (14 mm) est plus petite que celle des autres pièces de la grotte «La Adam». En arrière par rapport à la  $d_4$  on observe la loge de la  $M_1$ .

En ce qui concerne la dentition lactéale supérieure nous n'avons trouvé aucun maxillaire qui révèle une réduction tellement avancée des jugales. La  $d^3$  toujours biradiculaire possède une couronne beaucoup plus grande que son antagoniste inférieur.

En discutant la pièce à une seule jugale, Rădulescu et Samson considèrent que: ... «La réduction des deux premières jugales et la persistance seulement de la  $d_4$ , peut s'expliquer, croyons nous, par un développement anormal, ayant en vue la rareté d'un tel matériel» (l. cit. p. 215).

Il nous est difficile de partager cette opinion. Étant donné que la dentition définitive de l'espèce est caractérisée par l'absence des prémolaires antérieures et par le développement exclusif de la  $P_4$ , nous considérons plutôt que le stade à une seule jugale lactéale représente le point final d'une évolution

<sup>6-7</sup> Nous avons discuté ces deux pièces à l'occasion des communications présentées à l'Institut de Spéologie, en mai 1958 et 1959.

orientée dans le même sens que l'évolution du système dentaire définitif. Dans le processus de réduction des jugales antérieures, le stade comportant 2 dents jugales représente une phase intermédiaire. La tendance de réduction de la  $d_3$  est prouvée tant par sa couronne unicuspidée — chez la plupart des exemplaires décrits — que par le comportement variable de sa racine, relevé par Ehrenberg et Koby (la dent a parfois deux racines distinctes, d'autres fois 2 racines fusionnées, séparées par un septum interradiculaire et, le plus souvent une seule racine).

Le fait que la réduction n'est pas aussi avancée sur le maxillaire supérieur n'a rien de surprenant vu que même dans la dentition définitive  $P^3$  apparaît sporadiquement, tandis que son antagoniste inférieur est toujours absent chez *Ursus spelaeus*.

En étudiant les valeurs métriques et la morphologie des jugales déciduales, Koby conclut: ... «... non seulement la dentition de lait ne présente pas un type archaïque, mais elle laisse déjà entrevoir, plus ou moins, ce que sera la seconde dentition, les caractères distinctifs de l'ours speléen étant déjà ébauchés dans la dentition de lait». (l. cit. p. 540). En s'inscrivant dans le sens des observations de Koby, notre constatation démontre que même le phénomène de réduction des jugales, caractéristique à l'ours des cavernes, se manifeste comme tendance dans la dentition temporaire.

Des faits exposés, il résulte que la formule de la dentition lactéale de l'*Ursus spelaeus* est caractérisée par une remarquable instabilité, due exclusivement aux variations numériques des jugales.

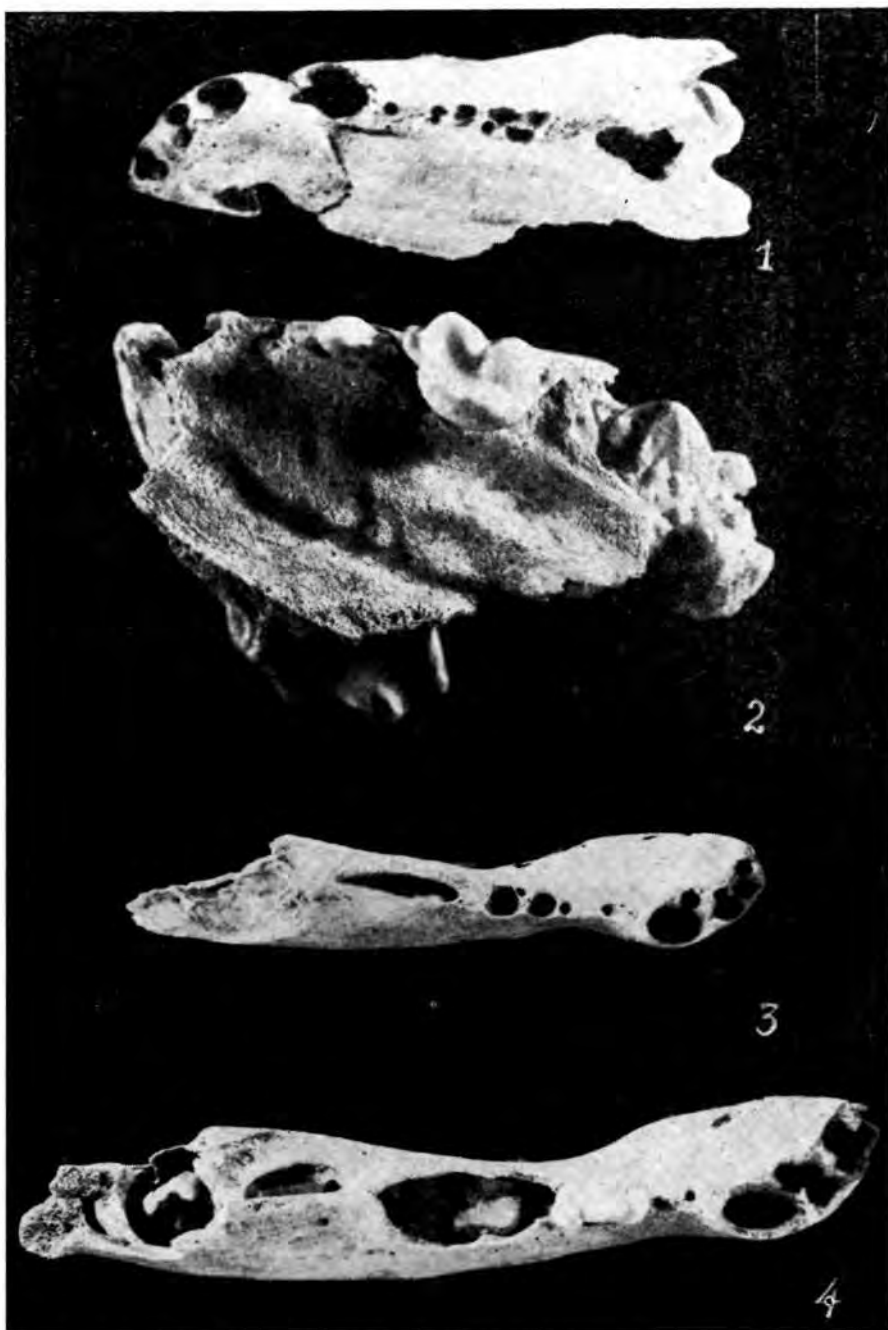
Si la plupart des exemplaires possèdent une dentition complète  $\left( id \frac{3}{3}; cd \frac{1}{1}; d \frac{3}{3} \right)$  chez certaines populations würmiennes d'ours des cavernes on constate une réduction des jugales à  $2 \left( \frac{d^3 d^4}{d_3 d_4} \right)$ , voir même à  $1 \left( \frac{?}{d_4} \right)$ .

Tandis que la présence de 3 postcanines lactéales constitue une particularité commune à tous les Ursidés évolués, la réduction des jugales antérieures, exprimée à de différents degrés, apparaît uniquement chez *Ursus spelaeus*. Elle met en évidence la tendance des caractères spéléoïdes à s'imprimer même sur les premières phases du développement ontogénique.

#### Bibliographie

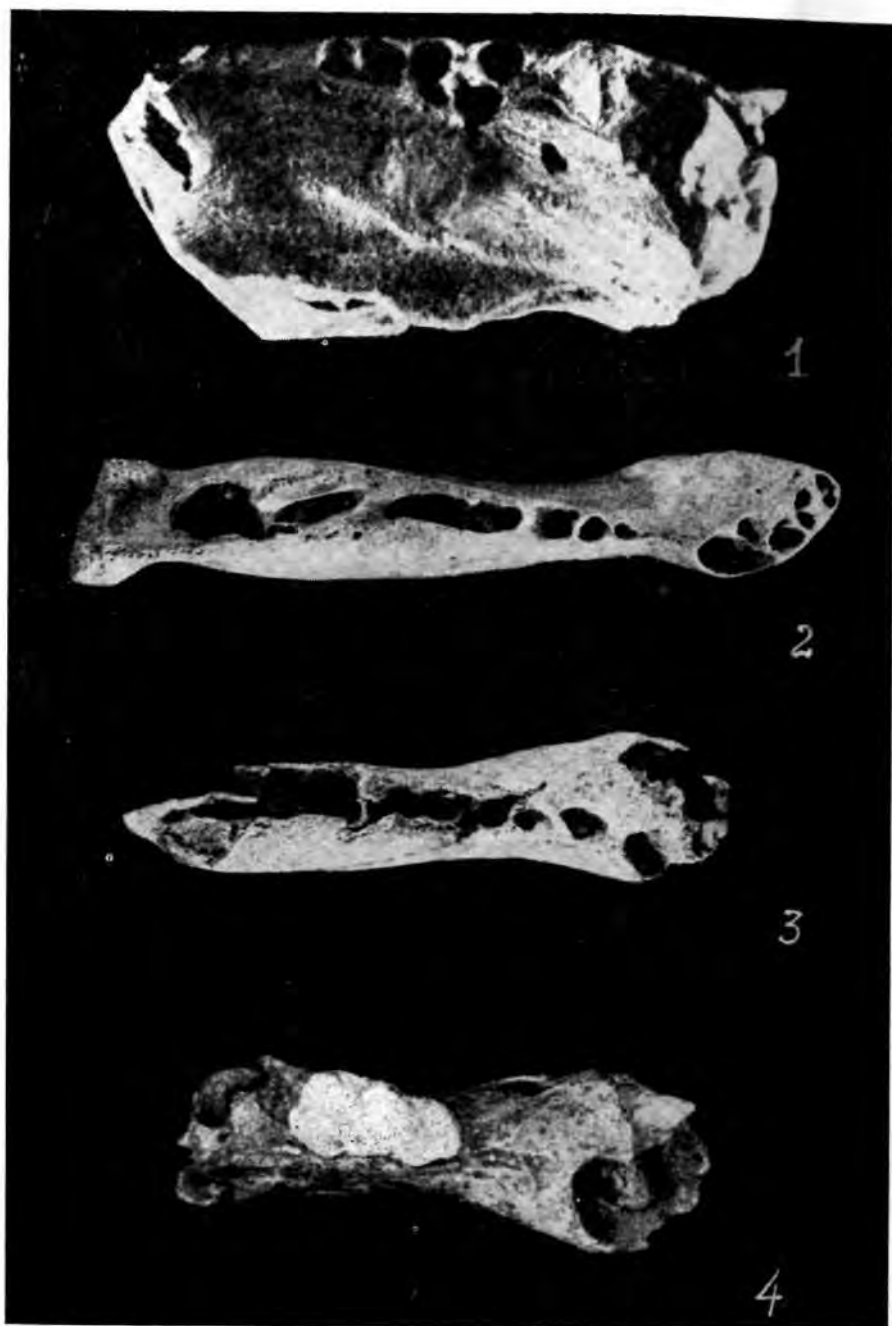
1. Dubois A. et Stehlin, H. G.: La grotte de Cotencher, station moustérienne. Mém. Soc. Pal. Suisse, vol. LII-LIII Bâle, 1933.
2. Ehrenberg K., in Abel & Kryle: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläologische Monographien, Bd. VII-VIII, Wien 1931.

3. Koby F. Ed.: La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. Rev. Suisse de Zoologie. T. 59 n°. 27, 1952.
4. Kormos Th. und Lambrecht, K.: Die Felsnische Pilisszántó. Mitt. a. d. Jb d. Kgl. ung. geol. Reichsanst. Bd. XXII, H. 6, Budapest 1916.
5. Mottl, M., Ueber Stamm — und Artmerkmale der Bären. Föld Közl., Bd. 64, Budapest. 1934.
6. Mottl, M.: Die Fauna der Suba-Höhle. Geol. Hung. Serie Paleont. Bd. XIV., Budapest, 1940.
7. Nordmann, A. v.: Paleontologie Suedrisslands-Helsingfors 1858 bis 1860.
8. Pohle, H.: Über den Zahnwechsel der Bären. Zool. Anz.
9. Rădulescu, C., Samson, P.: Contribution à la connaissance de la dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. Eiszeit. und Gegenwart. Bd. X., Öhringen/Württ. 1959.
10. Schlosser, M.: Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. Abh. Bayr. Akad. d. Wiss. math. — phys. Kl. 24, 2, München 1909.
11. Terzea E. in Dumitrescu M., Samson P., etc.: Pestera «La Adam» statiune pleistocenă. Lucrările Institutului de Speologie, T. I-II, 1962-63.



Pl. I., fig. 1. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Maxillaire supérieur juv. sin.; 1 x  
fig. 2. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Maxillaire supérieur juv. sin.; 1,5 x  
fig. 3. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Mandibule juvénile dext.! 1 x  
fig. 4. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Mandibule juvénile dext.! 1 x





Pl. II., fig. 1. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Fragment de maxillare supérieur juv. sin.; 1,5 x  
 fig. 2. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Mandibule juvénile dext.; 0,77 x  
 fig. 3. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Mandibule juvénile dext.; 1 x  
 fig. 4. *Ursus spelaeus* Rosenm. & Heinroth — Mandibule juvénile dext.; 1,5 x



## THE PLEISTOCENE BONE CAVES OF THE MENDIP HILLS, SOMERSET, ENGLAND.

E. K. Tratman

Spelaeological Society, University of Bristol

Bristol

### Summary

The Mendips are a range of limestone hills in the southwest of England. A small number of caves contain remains of Pleistocene animals including man. All the bone deposits so far excavated date from the last glaciation and none have been found belonging to the previous inter-glacial. The earliest remains are, in some cases, associated with flint implements of Solutrean facies. The fauna includes mammoth, woolly rhinoceros, bear, cave lion and hyaena. Reindeer, red deer, megaceros and horse also occur. Several hyaena dens are known. The most important site at present under excavation by U. B. S. S. is Picken's Hole. A fine sequence of deposits with varying fauna is being found here. At Gough's Cave and Aveline's Hole abundant late Upper Pleistocene remains have been found including man himself. The associated flint industry has become known as Cheddarian and is contemporary with the later Magdalenian of France.

Fig. 1 gives the location of these mainly limestone hills. They rise to a maximum height of 330 metres. Their intimate relation to the sea is such that the caves in them were formed during the Pleistocene and no caves were available as living sites in the early Pleistocene. The natural pitfall caves of Milton Hill and Uphill (1, 3) did contain some remains of Hippopotamus and E. Antiquus dating from the end of the last interglacial (Alpine Riss-Würm).

At the Hyaena Den at Wookey Hole (4) at the base of the deposit were a few flint implements including small bifaces indicative of a late Mousterian date. The fauna included, *H. crocuta*, *E. primigenius*, *R. tichorhinus*, *Panthera leo*, *R. tarandus*, *C. elaphus* and *Bos sp.* The cave seemed to have been occupied alternately by man and hyaena. An upper level cave here (Badger Hole) yielded a few proto-Solutrean implements near the base of the deposit with much the same fauna. The occupation by man was probably a single short episode during the Solutrean amelioration of the climate.

Banwell Bone Cave (2) was another natural pitfall which contained enormous quantities of bones principally of *Bos sp.* The remains of *R. tarandus* indicated seasonal migrations. The fauna is a rather mixed one but no proper excavations have been made in the cave so that the sequence of faunas cannot be made out. *E. caballus* is conspicuous by its rarity. The main collection would seem to date from some time after the first maximum of the last glaciation.

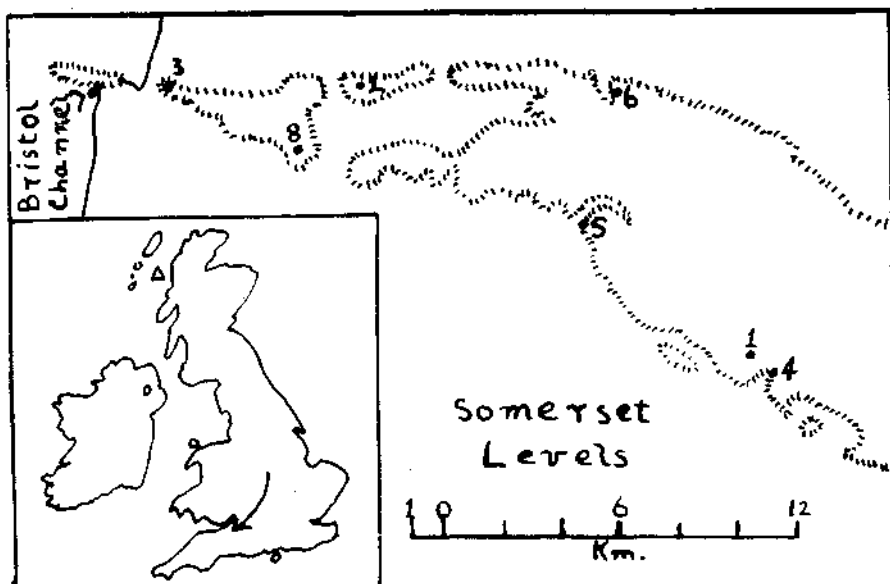


Fig. 1. Sketch map of the west part of the Mendip Hills. 1. Milton, 2. Uphill, 3. Banwell, 4. Wookey Hole, (Hyaena Den and Badger Hole), 5. Cheddar Gorge, (Soldier's Hole and Gough's Cave), 6. Aveline's Hole (Burrington Combe), 7. Brean Down, 8. Picken's Hole, Crook peak.

The presence of man in the caves during the Solutrean amelioration is attested by several other caves in addition to Badger Hole, Wookey. Implements of proto-Solutrean facies also occurred in a small cave at Uphill (3) (Garrod, 1926 and Davies, 1926). The associated fauna was *E. primigenius*, *R. tichorhinus*, *U. arctos*, *Canis lupus*, *R. tarandus*, *B. priscus* and *E. caballus*. Hyaena was rare and *P. leo* absent. In this case too much reliance should not be placed on the implement fauna association as the deposit had been greatly disturbed. Much better evidence comes from one of the small shelters at Cheddar (5). Soldier's Hole had in its basal clayey layers a number of fine flint implements of classical Solutrean style (Parry 1931). No one looking at these (Fig. 2) can doubt that in the west of England as in the east there were once men of the Solutrean culture. These finds carry the Solutrean intrusion further west than is usually admitted. The fauna was the same as at Uphill but, in addition, *P. leo* and a bear larger than *U. arctos* were present.

There now comes a break in the sequence. At some sites the break is marked by barren deposits which have been formed by intense frost action. This material would seem to be the product of the second maximum of the last glaciation (Alpine Würm 2). Man may have totally abandoned the Mendip Hills.

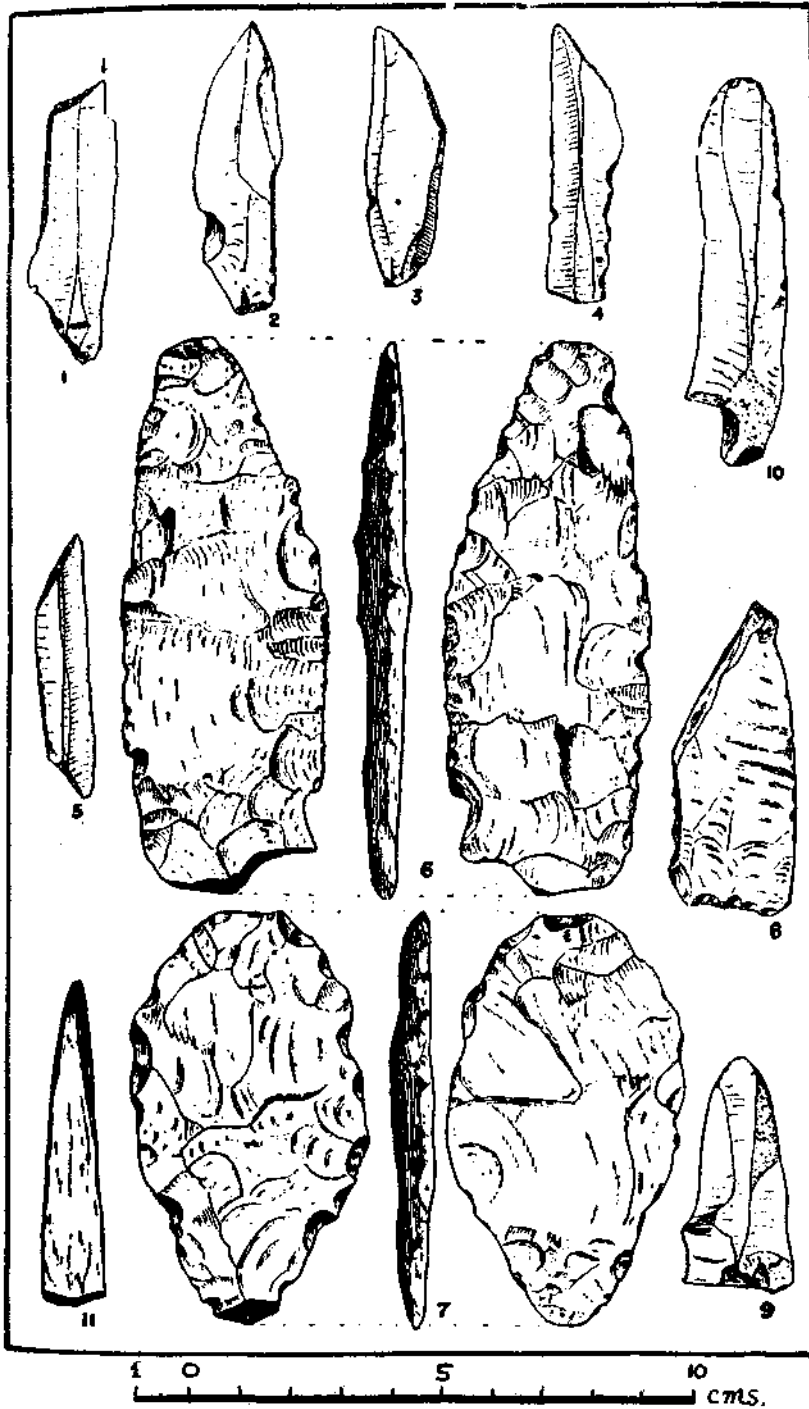


Fig. 2. Flint implements from Soldier's Hole, Pleistocene levels. (Reproduced from Proc. Som. Arch Soc.)

When the next sequence of Pleistocene deposits are recognisable in the caves they are, near the entrances, largely thermoclastic in origin. The fauna has changed. *P. leo* has gone so too has *H. crocuta* *E. primigenius* and *R. tichorhinus*. It looks as if the scavenger predator hyaena went first and that the absence of the other two animals could be due to this. There is some evidence that *E. primigenius* was the last to go. When evidence of man is found it is seen that the flint industry has completely changed. The cultural change is well shown by the difference between the Solutrean implements from the red clay of Soldier's Hole and the "penknife" (*dos rabbattu*) blades from the upper levels in the same cave (Fig. 2:1-5). This industry in Britain was originally termed Creswellian by Garrod (1926) but more recently has been put into a separate sub-category and re-named Cheddarian (Bohmers 1956). By far the best selection of implements comes from Gough's Cave, Cheddar (5) and are shown in Fig. 3. The culture appears to be a regional evolution out of a basic Gravettian and to owe little, if anything to its time equivalent in France, Magdalenian. Fig. 3 illustrates some of the large variety of implements especially those with a dorsal retouch and tending to the penknife and trapezoidal forms.

Gough's Cave is a show cave. The entrance slope, an old high level resurgence, which still occasionally floods up, yielded many remains, including man (Davies, 1904; Seligman & Parsons, 1914; Parry, 1929, 1931; Donovan 1955). The fauna is still a cold one but *P. leo*, *H. Crocuta*, *R. tichorhinus* have gone and *E. primigenius* is very scantily represented at the base of the deposit. A late Pleistocene date is indicated. Two "batons" or arrow straighteners (Fig. 4) were found. Both are worn. The broken one is made from the femur of a young girl aged about 16 and the complete one from reindeer antler. Another interesting find was a tibia of *Lepus anglicus* which had been trimmed to a point and along its edges small notches had been cut, mainly in groups of five or four; there were 70 such notches. Presumably it is some form of tally. There were a number of fine bone points like toothpicks. A unique find for Britain in a palaeolithic context as a piece of amber from the Baltic (Tratman, 1953; Beck 1965). It had been partly shaped by a flaking technique.

In the deposit were a number of human bones. They had all been split up in exactly the same way as the bones of food-animals. Detailed examination shows a child's skull and an adult mandible covered with knife marks. One possible explanation is that cannibalism was, at least occasionally, practised.

Against this must be set the discovery of a burial belonging to the final stages of the Palaeolithic occupation. The skeleton was in a crouching position and sealed under the same stalagmite that covered much of the Palaeolithic/Pleistocene deposits of the entrance passage. Cheddar man (Seligman & Parsons 1914) was a young man aged about 24-22 years. He was of fairly slender build and about 155 cms. tall. He

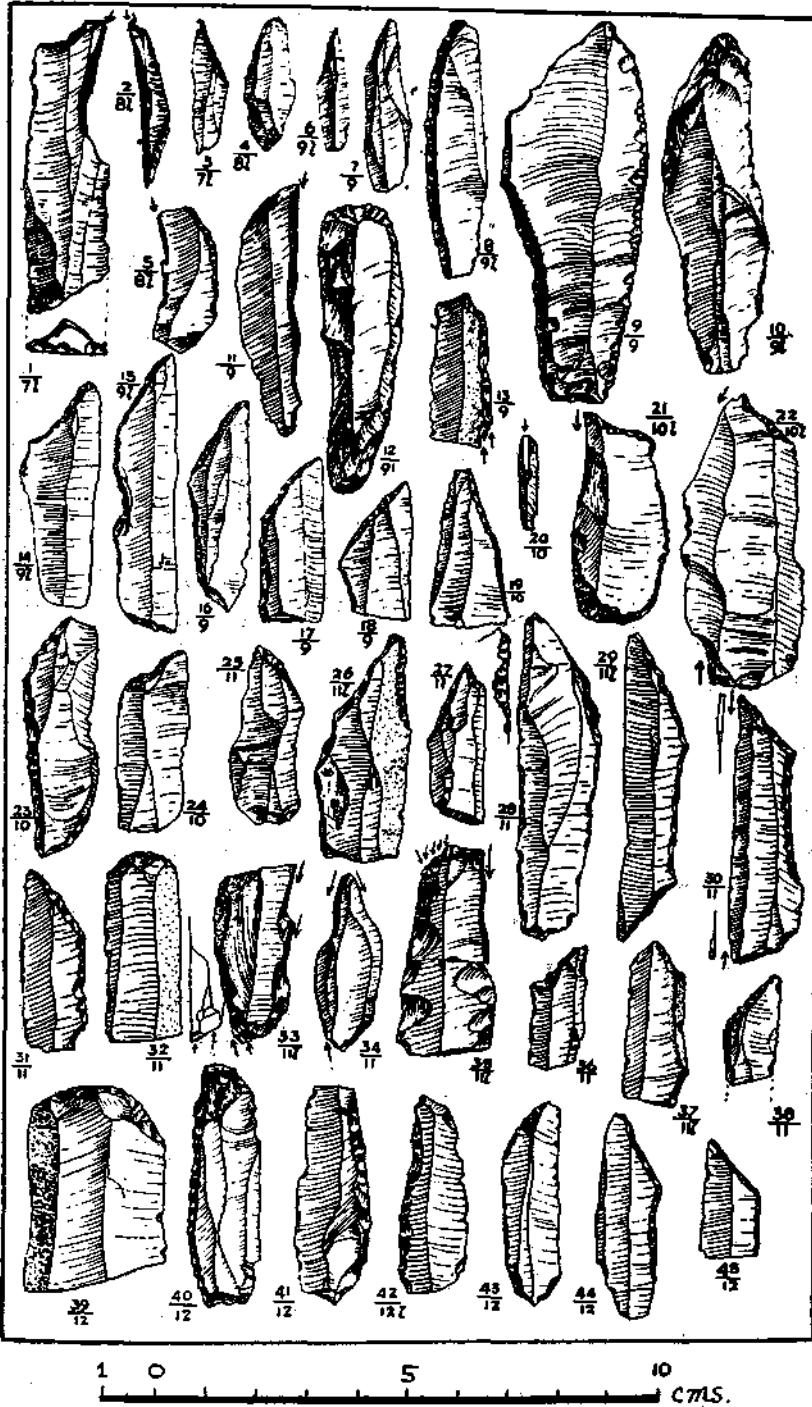


Fig. 3. Gough's Cave. Some flint implements from the Pleistocene levels. (Reproduced from Proc. Som. Arch. Soc.)



Fig. 4. »Batons«, tally bone and amber from Gough's Cave (Photographed from casts).

was dolichocephalic with a cranial index of 70.4 but he had a relatively broad face. This disharmony between a long skull and a broad face suggests a Cromagnon element in his ancestry. The cause of death may have been a severe injury to the face causing a fracture of the upper jaw and some displacement of the parts. The fluorine content of his bones has



been found to be the same as that of the Pleistocene animals in the same levels. The combination of these tests, the fauna and the types of implements allow a date to be given to Cheddar man as around 10,000—12,000 B. C. (14,000 B. P.). But Cheddar man belongs to the end and not the beginning of the occupation.

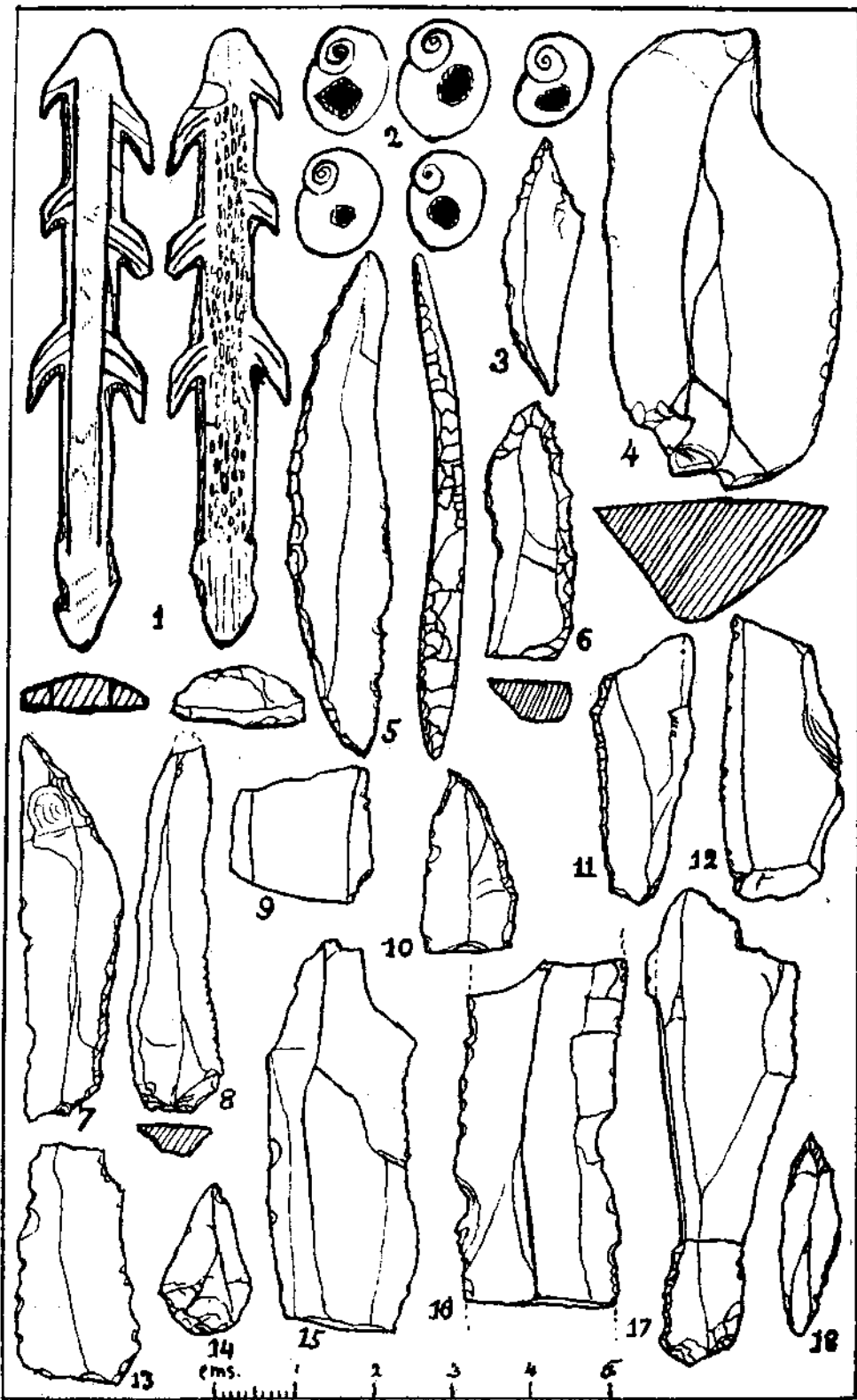
Aveline's Hole (6) is the next site to be described. The cave was found in 1797. Inside, lying on the surface but partly covered by stalagmite were up to 50 skeletons (Buckland, 1823). Various people did spasmodic digging in the cave and caused a lot of disturbance. From 1919—1933 the Spelaeological Society (University of Bristol) dug the site carefully and systematically. Many discoveries were made including the major parts of three skulls, and parts of at least 25 others. Many pieces of limb bones were also found as well as a very extensive fauna, which was exclusively late Pleistocene with no modern admixture. The flint industry was late Palaeolithic. Unfortunately almost the whole of the collection was destroyed in the war. Fortunately there were fairly full reports had been published, (Buxton, Davies, J. A., Fawcett, Keith, Kennard, Hinton and Tratman).

There was about 1 metre of cave earth and angular limestones. This contained the remains. Underneath was a finely laminated yellowish silt lying on bed rock near the entrance but covering boulders further down the entrance slope.

The flint industry was Cheddarian (Fig. 5) but did contain some microliths, nearly all from the uppermost 25—30 cms. This level also contained a bi-serial harpoon made of red deer antler, though reindeer antler was available. This harpoon according to Breuil's classification is Magdalenian 6b (c. 8,000 B. C.). Two ceremonial burials were found, much disturbed and the skulls had been taken away. The burials were accompanied by a number of fossils foreign to the area (ammonite body cases 7 and a single *Pseudomelania heddingtonsensis*). There were perforated and notched teeth of animals and a good many sea shells (*Neitoides obtusatus*) which had been perforated for suspension. There was a tibia of *Lepus anglicus* notched as a tally (c. f. Gough's Cave). There was evidence that some of the people at least habitually used tooth picks.

The fauna was late Pleistocene and comprised a very large variety of forms including many rodent remains such as lemming and cave pika. After the last burials the climate in the cave changed, for the mass of human remains suggests burials. It was only after the last burials that stalagmite flows started to cover the walls and floor of the cave. So the cave may have been deliberately sealed.

Some of the gaps in the sequence of Pleistocene deposits found in the caves can be filled by sub-arial deposits at such sites as Clevedon (Reynolds 1907; Palmer & Hinton 1929) and at Brean Down (7). The latter site has been ably described in detail (ApSimon, Donovan & Taylor, 1961). This site provides a continuous series of deposits dating from the equivalent of the Younger Würm to modern times.



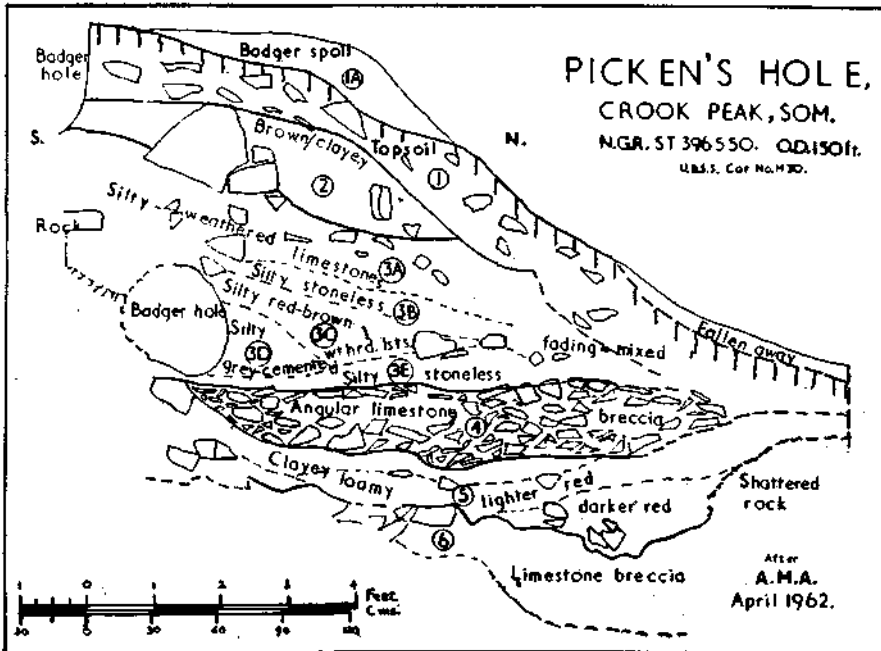


Fig. 6. Picken's Hole. Diagrammatic section (after A. M. ApSimon). (Reproduced from Proc. U.B.S.S.).

The site known as Picken's Hole (8) is now being dug by the Spelaeological Society (University of Bristol). The excavations have not gone very far and only a brief preliminary report on the first two seasons work (T r a t m a n, 1964) has appeared. At this site there has been some truncation of the Pleistocene deposits and the first Pleistocene layer found contains the typical *H. crocuta*, *E. primigenius*, *R. tichorhinus*, *P. leo*, *C. elaphus*, *R. tarandus*, *E. caballus* and *Bos* sp. grouping with other animals as well. Man is represented by two teeth and a number of flint scraps, (there is no local flint); the material is silty with many very weathered limestones. This rests on an unconsolidated deposit of sharply angular limestones and sand. It is a product of frost action. The fauna is scanty but includes *R. tarandus*, *E. caballus*, *Bos* sp. and *Alopex lagopus*. This layer in turn rests on a compact red deposit with a very large clay fraction in it. The contained limestones are much weathered. Whole bones are present. The fauna includes *U. arctos* and another large *Ursus* (? *U. spelaeus*), *Canis lupus*, *Canis* sp., *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *R. tarandus* and *Bos* sp. This layer fills hollows in the top of a massive

Fig. 5. Harpoon, drilled sea shells and flint implements from Aveline's Hole (Reproduced from Proc. Uni. Brist. Spel. Soc.).

frost shattered rock fall, which has been partly recemented with calcite. This has now been bottomed (1965) and unfortunately there are no interglacial deposits below.

Tentative correlations can be made. The massive cemented breccia is likely to be due to frost action during the first maximum of the last glaciation (Alpine Würm 1). If so then the *U. arctos* layer would belong to the Gottweig interstadial (Perigordian) while the frost shattered layer above would mark a recurrence of severe cold (Alpine Würm 2). The silty layer above would be of Younger Würm age.

### References

- (P.U.B.S.S. = Proceedings, University of Bristol, Spelaeological Society. P.S.A.S. = Proceedings, Somerset Archaeological Society).
- ApSimon, A. M., Donovan, D. T., and Taylor, H., 1961: P.U.B.S.S. Vol. 9, 67—136.
- Beck, C. W., 1965: P.U.B.S.S. Vol. 10 (in the press).
- Bohmers, A., 1956: *Palaeohistoria*, 5, 7—26.
- Buckland, W., 1823: »*Reliquiae diluvianae*« London.
- Buxton, L. Dudley, 1925: P.U.B.S.S. Vol. 2, 115—119.
- Davies, H. N., 1904: Q.G.J.S. Vol. 60, 335—48.
- Davies, J. A., 1921: P.U.B.S.S. Vol. 1, 61—72.
- Davies, J. A., 1923: P.U.B.S.S. Vol. 1, 113—118.
- Davies, J. A., 1924: P.U.B.S.S. Vol. 2, 5—15.
- Davies, J. A., 1925: P.U.B.S.S. Vol. 2, 104—14.
- Davies, J. A., 1926: P.U.B.S.S. Vol. 2, 261—73.
- Davies, J. A., 1929: P.S.A.S., Vol. 74, 106—11.
- Donovan, D. T., 1954: P.U.B.S.S. Vol. 7, 23—34.
- Donovan, D. T., 1955: P.U.B.S.S. Vol. 7, 76—104.
- Donovan, D. T., 1964: P.U.B.S.S. Vol. 10, 89—97.
- Garrod, D. A. E., 1926: »*The Upper Palaeolithic Age in Britain*« Oxford.
- Fawcett, E. F., 1920: P.U.B.S.S. Vol. 1, 5—8.
- Hinton, M. A. C., 1921: P.U.B.S.S. Vol. 2, 74—78.
- Hinton, M. A. C., 1924: P.U.B.S.S. Vol. 2, 34—37.
- Keith, A. 1924: P.U.B.S.S. Vol. 2, 16—31.
- Kennard, A. S., 1924: P.U.B.S.S. Vol. 2, 32—3.
- McBurney, C. B. M., 1960: 50th and 51st Ann. Reprts. Mendip Nature Res. Committee of Wells Nat. Hist. and Arch. Soc.
- Newton, E. T., 1921: P.U.B.S.S. Vol. 1, 73.
- Palmer, L. S. and Hinton, M. A. C., 1929: P.U.B.S.S. Vol. 3, 154—61.
- Parry, R. F., 1929: P.S.A.S. Vol. 74, 102—21.
- Parry, R. F., 1931: P.S.A.S. Vol. 76, 46—62.
- Seligman, G., and Parsons, F. G., 1914: J. Roy. Anthro. Inst. Vol. 44, 241—63.
- Tratman, E. K., 1922: P.U.B.S.S. Vol. 1, 122—5.
- Tratman, E. K., 1953: P.U.B.S.S. Vol. 6, 223—7.
- Tratman, E. K., 1964: P.U.B.S.S. Vol. 10, 112—5.
- [Note: Donovan, D. T. 1954 and 1964 gives complete list of references to the Pleistocene Sites of the Mendip, Bath and Bristol Area. 1964 paper is the supplement]

Discussion: F. Hours, V. P. Ljubin, H. Binder, E. K. Tratman.

## ARCHEOLOGICAL INVESTIGATIONS IN SALTS CAVE, MAMMOTH CAVE NATIONAL PARK, KENTUCKY, U. S. A.

Patty Jo Watson  
University City Missouri, U. S. A.

Harvard

### Summary

Reconnaissance, surface collecting, and test excavation were carried on in Salts Cave for two weeks in August, 1963. Various analyses and secondary investigations have continued since then. The main upper passages of the cave were intensively visited during the last millenium, B. C. by a prehistoric people who may be assigned to the late Archaic-Early Woodland culture groupings of eastern North America. They were exploiting the mineral resources of the cave, primarily sulfate crystalline deposits, some of which are cathartic. Some individuals penetrated nearly two miles into the cave using reed torches. Quantities of prehistoric, dried human feces are available and are yielding important dietary information. The people were probably cultivating one or two local species, such as sunflower (*Helianthus annuus*), as well as two imported species, squash and gourd (*Cucurbita pepo* and *Lagenaria siceraria*). However, there is as yet no evidence that they grew or used maize (*Zea mays*).

For more than 100 years prehistoric remains have been known to exist in Salts Cave (Young, 1910: 299). Some archeological work has been done with similar remains in Mammoth Cave (Nelson, 1917: Pond, 1937; Schwartz, 1958a-g), but no systematic studies had been published on Salts Cave, though the Cave Research Foundation obtained a radiocarbon determination from there (Benington *et al*, 1962). In June, 1963, the Illinois State Museum Society made some funds available for a brief period of archeological work in Salts. Permission to undertake this work was granted by the U. S. Department of Interior on July 31, 1963.

The director of the Salts Cave project is Dr. Joseph R. Caldwell, Head Curator of Anthropology at the Illinois State Museum. Field supervisors for the August 17 to August 31, 1963, season at the cave were Dr. Robert Hall of the Illinois State Museum and the present writer. Our work at Salts was undertaken in cooperation with the Cave Research Foundation which furnished copies of their Salts Cave map as well as aid, advice, and use of their camping facilities.

We should like to thank Perry Brown, then Superintendent of Mammoth Cave National Park; the present Superintendent, Paul McG. Miller; George Olin, Chief Naturalist; and John Krisko, then Asst. Naturalist, for their help to us and the interest they devoted to the project.

The entrance to Salts Cave is in the bottom of a sink some three miles east of Mammoth Cave and less than 2 miles south of the Green

River. Many small trickles of water run down the north face of this sink and into the cave mouth. Just inside the entrance is a long, steep and wet rock, mud, and debris covered slope. The cave interior, however, is very dry except for a trickle of water at the far end of Upper Salts. The temperature inside the cave is approximately 59°. Our attention was concentrated on three areas of the cave which we designated "Upper Salts", "Middle Salts", and "Lower Salts". Upper Salts is characterized by large breakdown rooms — some 30 to 40 feet high — and walking passages whose floors are littered with breakdown boulders of every size. Middle Salts is a canyon passage running beneath parts of Upper Salts. Lower Salts, in particular Indian Avenue, is a narrow canyon passage lying at a much lower level than Upper and Middle Salts. At the present time the route to Indian Avenue is not the one the prehistoric people used, which has not yet been found.

The work in these areas included two types of activities: (1) reconnaissance, observation, and collection of some 70 representative items from the surface materials in Upper Salts, Middle Salts, and Lower Salts; (2) excavation of two small test areas in Upper Salts. Persistent attempts were made to find the route the Indians had used to reach Indian Avenue from Upper Salts but in this we were unsuccessful.

Other survey work in Salts included collection of prehistoric, dried human feces from all three areas. These are now being analyzed for food remains by Dr. Richard Yarnell of Emory University and by Dr. Eric Callen of McGill University. Seven of them (together with 6 other Salts Cave samples) have been submitted to the radiocarbon laboratory of the University of Michigan. However, the determinations are not available as yet.

In 1934—35 Salts Cave was bought with the rest of the land now included in the boundaries of Mammoth Cave National Park. Since its purchase by the government Salts Cave has been officially closed to the public. However, all the debris of 125 years or more of recent traffic remains in Upper Salts together with what is left of the prehistoric material. This is much less true for Middle Salts, where traffic was lighter and, if one can judge from the inscribed dates, was completely lacking from the late 1920s until we entered the passage in August, 1963. Indian Avenue in Lower Salts had not been disturbed since prehistoric times and was not explored until its recent discovery by the Cave Research Foundation. Traces of aboriginal activity in Upper Salts are still plentiful and include the following: the walls and ceiling are heavily smoked nearly everywhere (see Benington et al, 1962). Fragments of torches once composed of weed stalks and/or cane (*Arundinaria*), and twigs and branches of all descriptions litter the floor and have fallen down between rocks and into holes in the breakdown. Also among the debris on the cave floor are hickory nut husks or shells; occasional bits of braided twisted cord; fragments of gourd and, much more rarely, squash (these two species were studied by Dr. Hugh Cutler of the

Missouri Botanical Gardens); occasionally in out of the way places fragments of woven moccasins or slippers; many deposits of desiccated human feces full of vegetable material; fragments of charred wood and twigs, sometimes disposed as though the remains of a hearth fire; occasional mussel shells, usually showing signs of use along the edges; frequent evidence of chipping and pounding on the walls, apparently the result of mining for the mirabilite and gypsum ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  and  $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$  respectively) which occur there; occasional unshaped but battered limestone mining tools; occasional poles or large branches with the ends whittled, not sheered off as with a steel saw or axe; areas of polished rock where, all convenient hand holds and slanted block surfaces suitable for sliding down are well smoothed and shiny from human traffic.

The test excavations mentioned above were undertaken in two places, though the second trench (Test B) was not carried below 20 cm. Test A was a  $2 \times 2$  m. trench against the west wall of the main Upper Salts passage at a point where traces of mining were visible. After the excavation of Test A had reached its final depth of about 1.4 m., it could be seen that this wall was blackened for 50 to 60 cm. below the former surface, and was mined as far down as we were able to dig. The pit was dug in 10 cm. levels and all dirt removed was put through a quarter-inch sieve. No architectural remains of any sort were found, but indications of hearth areas were frequent, and charcoal was common in the debris. As elsewhere in the cave, torch remains and fuel for camp fires were the most frequently occurring items. Other finds included most of the same sorts of items listed for Upper Salts. As we approached the one meter depth level more and more rock turned up in the trench, but the cultural debris continued—around and between the rocks—below the maximum depth reached by the trench (1.4 m.).

### Results and Conclusions

There is now available only one radiocarbon determination for Salts Cave: 1125 B. C.  $\pm$  140. There are two determinations for the similar remains in Mammoth Cave: 420 B. C.  $\pm$  60 and 280 B. C.  $\pm$  40 (Benington et al, 1962), and two more for comparable material from Newt Kash Hollow shelter in eastern Kentucky: 690 B. C.  $\pm$  300 and 640 B. C.  $\pm$  300 (Crane, 1956).

The cultural remains found by N. C. Nelson in his 1916 excavation of the Mammoth Cave Historical Entrance are now considered to be of the Archaic period (Schwartz, 1960: 133), though Schwartz thinks that the exploration of the cave interiors was done by a later, Early Woodland group. Pending the results of our 13 radiocarbon samples we cannot decide the question of the exact range for the bulk of the Salts prehistoric materials, but it is surely not later than Early Woodland. The people who used Salts Cave were at least part-time horticultural.

turists who cultivated squash, gourd, sunflower, marshelder, and possibly chenopodium (Watson and Yarnell, 1965). They also ate hickory nuts and acorns, strawberries, fish, grasshoppers, and various other small animals. The use of the cave was probably heaviest in late fall, winter, and spring. Quite possibly at these seasons the people lived in or near the entrance, as suggested by old collections and reports of materials no longer existing (Young, 1910: 316; Schwartz, 1958 b), and moved back into the cave to mine the cathartic (mirabilite) and non-cathartic (gypsum) minerals, and perhaps occasionally to dispose of the dead (Nelson, 1917, summarizes the early literature on cave "mummies" from the Mammoth Cave area; see also Pond, 1937). The people who moved about in the cave interior used torches of dried weeds, roots, grasses, and cane, and lit small camp fires whenever they remained for any period of time in one place. Our experiments with various kinds of torches show dry cane (*Arundinaria macrosperma*, which still grows in small patches near the Green River) to be far superior to the other materials mentioned. Four or five dry canes, each about a meter long, bound or simply held together make an admirable light which, with care, will continue to burn for approximately one hour.

Outside the Mammoth Cave area, the closest relations of the Salts remains are to rock shelters, such as Newt Kash Hollow, in eastern Kentucky (Funkhouser and Webb, 1929, 1936; Schwartz, 1958 a: 17-18).

#### References

- Benington, F., C. Melton, and P. J. Watson, 1962: Carbon Dating Prehistoric Soot from Salts Cave, Kentucky. *American Antiquity* 28: 238-241.
- Black, Meredith, 1963: The Distribution and Archaeological Significance of the Marshelder Ivan annua L. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters* 48: 541-547.
- Bridwell, M. M., 1959: The Story of Mammoth Cave, National Park, Kentucky. National Park Concessions Inc., Mammoth Cave, Kentucky.
- Callen, E. O., 1963: Diet as Revealed by Coprolites. In Don Brothwell and Eric Higgs, eds., *Science in Archaeology*, pp. 186-194. Thames and Hudson.
- Crane, H. R., 1956: University of Michigan Radiocarbon Dates I. *Science* 124: 664-672.
- Davies, W. E. and E. C. T., Chao, 1959: Report on Sediments in Mammoth Cave, Kentucky. U. S. Department of the Interior Geological Survey, Washington, D. C.
- Fowler, M., 1957: The Origin of Plant Cultivation in the Central Mississippi Valley: a Hypothesis. Paper presented at the 56th Annual Meeting of the American Anthropological Association, Chicago.
- Funkhouser, W. D. and W. S., Webb, 1928: Ancient Life in Kentucky. Kentucky Geological Survey Series VI. Frankfort, Kentucky.
- Funkhouser, W. D. and W. S., Webb, 1929: The So-Called »As Caves« in Lee County, Kentucky. University of Kentucky Reports in Archaeology and Anthropology I, no. 2.
- Funkhouser, W. D. and W. S., Webb, 1936: Rock Shelters in Manifee County, Kentucky. *Ibid.*, Vol. III, no. 4.



Gilmore, M. R., 1931: Vegetal Remains of the Ozark Bluff-Dwellers Culture. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters 14: 83-102.

Jones, V., 1936: Vegetal Remains of Newt Kash Hollow Shelter, in Funkhouser and Webb, 1936.

Nelson, N. C., 1817: Contributions to the Archaeology of Mammoth Cave and Vicinity, Kentucky. American Museum of Natural History, Anthropological Papers XXII, part 1.

Orchard, W. C., 1920: Sandals and other Fabrics from Kentucky Caves. Indian Notes and Monographs, Heye Foundation, New York.

Pond, A., 1937: Lost John of Mummy Ledge. Natural History 37: 176 to 184.

Putnam, F. W., 1875: Archaeological Researches in Kentucky. Proceedings of the Boston Society of Natural History 17: 315-332.

Quimby, G., 1946: The Possibility of an Independent Agricultural Complex in the Southeastern United States. Human Origins: An Introductory General Course in Anthropology, Selected Readings Series II: 206-210. Chicago.

Schwartz, D. W., 1958 a: Sandals and Textiles from Mammoth Cave National Park. Ms. on file in the Mammoth Cave National Park Library, Visitor Center, Mammoth Cave, Kentucky.

Schwartz, D. W., 1958 b: Archaeological Report on Materials in the John M. Nelson Collection from Mammoth Cave National Park. Ibid.

Schwartz, D. W., 1958 c: An Archaeological Report on Physical Remains from Mammoth Cave National Park. Ibid.

Schwartz, D. W., 1958 d: Summary and Evaluation of the 1916 American Museum Archaeological Work in Mammoth Cave National Park. Ibid.

Schwartz, D. W., 1958 e: Description and Analysis of Museum Materials from Mammoth Cave National Park. Ibid.

Schwartz, D. W., 1958 f: Archaeological Survey of Mammoth Cave National Park. Ibid.

Schwartz, D. W., 1958 g: Report on Two Radiocarbon Dates from Mammoth Cave, Kentucky. Ms. supplied by author.

Schwartz, D. W., and T. G., Sloan, 1960: Archaeological Base Map and Survey of Mammoth Cave National Park. Ms. on file in the Mammoth Cave National Park Library, Visitor Center, Mammoth Cave, Kentucky.

Struever, S., 1962: Implications of Vegetal Remains from an Illinois Hopewell Site. American Antiquity 27: 584-587.

Watson Patty Jo and Yarnell, A., Richard, 1965: Archaeological and Paleoethnobotanical Investigations in Salts Cave, Mammoth Cave National Park, Kentucky. Paper presented at the Annual Meeting of the Society for American Archaeology, May 8, 1965; Urbana, Illinois.

Yarnell, A. Richard, 1964: Aboriginal Relationships between Culture and Plant Life in the Upper Great Lakes Region. University of Michigan, Museum of Anthropology, Anthropological Papers No. 23.

Young, Col. H. Bennett, 1910: The Prehistoric Men of Kentucky. Filson Club Publication No. 25. Louisville, Kentucky, John P. Morton and Co.

Discussion: R. H. Gurnee, E. K. Tratman, P. J. Watson.





# PUBLICATIONS

DU IV<sup>e</sup> CONGRES INTERNATIONAL DE SPÉLÉOLOGIE  
EN YOUGOSLAVIE 1965  
OF THE 4<sup>th</sup> INTERNATIONAL CONGRESS OF SPELEOLOGY  
IN YUGOSLAVIA 1965

1. GUIDE de l'excursion à travers la Karst Dinarique — GUIDE-BOOK of the Congress Excursion through the Dinaric Karst . . . . . din 30,00 — US \$ 3,00
2. RÉSUMÉS des communications — SUMMARIES of the Lectures . . . . . din 10,00 — US \$ 1,00
3. NAŠE JAME, organ de la Société pour l'exploration des grottes de Slovénie — Bulletin of the Cave Exploration Society of Slovenia, VII, pp. 1-120, Ljubljana 1965; contribution sommaires de géologie, hydrologie et spéléologie du Karst en Yougoslavie en langue anglaise, française et allemande — General Lectures of the Geologie, Hidrologie and Speleology of the Karst of Yugoslavia in the English, French and German Language . . . . . din 10,00 — US \$ 1,00
4. ACTES du IV<sup>e</sup> CIS — PROCEEDINGS of the 4<sup>th</sup> CIS:
  - Manifestations de Congres — Congress Activities, tom. — vol. 1 . . . . . est prêt à la presse — is preparing for print
  - Rapports de la session plénière — Lectures of the Plenary Sessions, tom. — vol. 2 . . . . . est prêt à la presse — is preparing for print
  - Spéléologie physique — Physical Speleology, tom. — vol. 3, 114 rapports — 114 Lectures, pp. 1-654, Ljubljana, 1968 . . . . . din 100,00 — US \$ 8,00
  - Biospéléologie et spéléologie préhistorique — Biospeleology and Prehistorique Speleology, 62 rapports — 62 Lectures, pp. 1-408, tom. — vol. 4-5; Ljubljana, 1969 . . . . . din 70,00 — US \$ 6,00
  - Technique et l'exploration spéléologique, Tourism souterrain — Technics of Cave Research Work, Tourism in Caves, tom. — vol. 6 . . . . . est prêt à la presse — is preparing for print

Publications sont reçus par l'Administration de »NAŠE JAME«, — Publications may be ordered by the Administration of »NAŠE JAME« Postojna, Titov trg 2, Yugoslavia

## CORRIGENDA ET ADDENDA

A cause de raisons techniques l'imprimerie a imprimé ce tome avant que nous avons reçu toutes les corrections des auteurs. Nous prions de vouloir excuser le grand nombre de fautes.

Il faut compter seulement les lignes du texte, non aussi les titres des communications.

On account of technical reasons this volume had been printed before the proof-sheets had been returned by all the authors. We apologize because of great number of faults.

To find the corrected word you have to count only the lines of the text without including the lines of the title.

### SECTION 2

Pag.	Linea		Recte
6	1	<i>Geotrechus</i>	<i>Geotrechus</i>
19	5	15	25
20	23	тип	ГОЛОТИП
21	5	Вершинный	Вершинный
21	30	обычно	обычно
22	5	2,2	2
22	16	железного	железным
22	17	дерева	деревом
22	18	другие ве-	другие — ве-
22	43	здесь	здесь
23	9	Тип	ГОЛОТИП
23	13	29.	29 : 354 — 365.
24	in the 5th line of the title: Institute		Institute, Academy of Sciences of the USSR
24	19	paratyp	paratypi
24	21	paratyp	paratypi
24	29	om	of
24	38	excised	excised
27	25	максимы	МАКСИМАЛЫ
28	16	nikovi	kovi
28	31	видному	ВИДОВОМУ
29	2	<i>Niphargus</i>	<i>Niphargopsis</i>
29	8	взаимоотношения.	взаимоотношения.
29	18	(Sad.)	(Sad.);
29	20	неоднородность, фауны	неоднородность фауны
29	28	обеднённой	обеднённой фауной
30	5	эко-	эко-
30	6	позволяет	ПОЗВОЛЯТ
30	9	Хиссон	Хюссон
31	6	beschreiben	beschrieben
31	14	Predkavkaze	Predkavkazje
31	25	distalter	distaler
31	29	Zakavkaze	Zakavkazje
31	30	Suhumi	Suchumi
32	13	kinas	Chinas
32	28	von Halbinsel	von der Halbinsel

Pag.	Linea		Recte
32	37	Golubovo	Goluboje
32	38	Zakvakaze	Zakavkazje
32	39	<i>Niphargus</i>	<i>Niphargopsis</i>
32	48	Rouffo	Ruffo
32	56	Unterart	Unterarten
33	22	<i>Machinia</i>	<i>Mackinia</i>
33	28	paleographischer	paleogeographischer
36	28	peralcuni	per alcuni
37	2	tri	tra
37	27	scriventi	scrivente
37	40/41	suc-ciatti	suc-citati
40	28	1975	1875
41	20	d	de
46	39	mois	moins
50	4, 5	Schei-der	Schnei-der
51	25	calificatlf	qualificatif
51	41	II.	I.
51	42	Adige-	Adige-Flusses
51	45	vom	von
65	11	secondo	secundo
66	15	petits recoins	portions renfermant
67	28	renouvellement	renouvellement
67	29	pousse	pusse
67	39	précipations	précipitations
69	annotatio	en 1966	à l'avenir
70	5	et, des	et des
70	9	disparaître	disparition
72	1	surprenant	suprenante
73	3	Moiopis	Monopis
75	28	<i>Amblystoma</i>	<i>Ambystoma</i>
77	5	Amblystome	Ambystome
78	24	Amblystome	Ambystome
84	1	cavnicoles	cavernicoles
95		Addenda: Ce texte a été publié dans le Bull. Soc. Zoo. France, 1966.	
100	39/40	mal-dré	mal-gré
103	titre	Marie	Monique
103	6	verlety	variety
103	10	péciser	préciser
104	4	évaleur	évaluer
104	20	se	de
104	27	tableu	tableau
104	27	le slimons	les limons
104	annotatio	l'équivalent	l'équivalent
105	4	effective	effective
105	6	group	groupe
105	15	supper-	super-
105	41	pouvre	pauvre
105	43	sec,	sec,
106	1	ont faibles	ont de faibles
106	2	groepe	groupe
106	4	pouvres	pauvres
106	10	orgile	argile
106	12	mileu	milieu
106	14	de	des
106	15	amminés	aminés
106	19	avaient	ont
106	31	1 g.	par gramme
106	41	mileu	milieu
107	15	Coumartin	Caumartin

Pag.	Linea		Recte
107	18	Environnents	Environments
107	17	et	and
107	30	Faune	Fauna
107	42	et	and
107	45	et	and
107	45	Lochhed	Lochhead
108	5	et	and
108	6	Baradlä	Baradla
115	23	Moore	Moore Tp?
119	46	cavefrequenting	cave-frequenting
135	20	caves temperature	caves, temperature
137	17	mois	months
137	38	sommer	summer
142	9	superficiels	superficials
146	3	Fald	Fald.
150	1	souterrain	souterraine
150	5	deMalacostraca	de Malacostraca
150	9	an	en
151	48	nonus	nous
151	48/49	reconnais-soms	reconnais-sons
152	5	le	les
152	34	rayon	rayons
152	47	sans	sans
152	47	drotte	grotte
161		author: Ann Mason-Williams — Department of Microbiology, now Ann Mason-Edington — Department of Zoology,	
162	3	H <sub>a</sub>	pH
163	28	cerus	cerus
163	29	subtilus	subtilis
163	30	pyocyenea	pyocyanea
167		author: Ann Mason-Williams — Department of Microbiology, now Ann Mason-Edington — Department of Zoology,	
169	34	19??	1959
169	43	fluorescens	fluorescens
170	3	cerus	cerus
172		<i>Addenda ad extremum paginae:</i> Skerman, V. B. D. (1959): »Guide to the Genera of Bacteria.« Williams and Wilkins Co. Ltd., Baltimore.	
173	13	ouf	auf
174	7	Kommensilen	Kommensalen
177	3	sottosuolo	sottosuolo
177	8	biologice	biologiehe
177	15/16	efferma-zioni	afferma-zioni
177	21	conseite	consente
177	35	certuni che	certuni concetti che
185	42	colume	volume
189	28	that have	that there have
190	14	due	due to
203	30	he	the
205	16	troglobities	troglobites
211	2	eisfrein	eisfreien
212	30	Karstforsch.	Karstforsch.,
213		in the 5 <sup>th</sup> line of the title: Institut Gospodarski	Instytut Gospodarki
214		Fig. 1. The black rectangle 5 should be	lined vertical.
216	12	transferred	transferred
216	40	the subfossile	the exemple of subfossile
218	18	Its	It
218	27	a tendency	a great tendency

Pag.	Linea		Recte
225	14	aslo	also
228	14	der	die
249	24	Affinitäten	Affinitäten
249	25	Affinitäten	Affinitäten
249	25	Karpateh	Karpaten
254	26	Westfalia	Westphalia
254	26	Frankischer	Fränkischer
254	26	Belgia	Belgium
255	26	Carst	Karst
257	titre	Souterraine Faculté	Souterraine, Faculté
274	17	galerie aval	galerie en aval
278	6	its	they
279	36	its	their

### SECTION 3

283	9	then	than
284	18	(Озерная — 26, 36 км,	(Оптимистическая —
			> 40 км, Озерная — 26,3 км,
284	22	— Каскадная —	— Ходконем — 213 м,
			Каскадная —
285	11	быт в обусловлено	быть обусловлено
289	7	ostriches,...	ostriches etc.
289	16	into	in to
289	16	Yaer	Year
291	37	глой	слои
293	33	навесях,	навесах,
294	2	Кинк-коба, и	Кинк-коба и
294	29	палеолитических	палеолитических
294	31	Дюсауа де	Дюбуа де
294	34	Козловскими	Козловским
294	41	Замятин	Замятин
295	5	пещеры Цони I и,	пещеры (Цони I) и,
295	7/8	интерес-наишюу	интерес-наишюу
295	10	амельские	ашельские
295	16	отложениями	отложениями
295	42	Зараут-Сое	Зараут-Сое
296	30	ванный	ванный
297	15	отложений	отложений
297	27/28	Мичин-ком	Мичин-ком
297	35	пещер, отметкам	пещер, отметкам
298	12	зависившей	зависившей
298	29	наи	ни
298	38/39	ука-зывающего	ука-зывающе
299	11	мнению	мнению,
299	28	ледниковое	ледниковое
299	39	вероятно	вероятно,
300	43/44	Ин-ститутом	Ин-ститутом
301	9	lá	la
301	13	lá	la
301	30	interessant	interessant ist
307	of the title:	истории, археологии	палеоботаники
		и этнографии	
307	13	Haliaetus	Haliaetus
307	20	most	most
307	22	Kavkaz	Cave Chupinipshahva
307	24	гористый	гористый
307	37	быводы	выводы
308	13	открыва	около
308	28	костей	костей Азш-Тай



Page	Linea		Recte
308	34	КОСТЕН	КОСТЕЙ
309	5	НЕГО	п. МЕДВЕДЯ
309	5	КОТОРОМ ЗАДЕРЖАЛСЯ,	КОТОРОМ ОН ЗАДЕРЖАЛСЯ
309	6	БЫТЬ И ОХОТА	БЫТЬ ОХОТА
309	8	И	НО
309	27	АРЕАЛА.	АРЕАЛА".
310	6	ЗДОРОВЬЯХ ЕЩЕ	ЗДОРОВЬЯ, ЕЩЕ
310	6	ОТ ВЫРОЖДЕНИЯ.	ОТ ПРИЗНАКОВ ВЫРОЖДЕНИЯ.
310	10	НИШЫ	НИШЫ,
310	16	Цветная	Цветная
310	17	рогами	рогами,
310	18	Ширвашидзе)	Ширвашидзе),
311	20	<i>Ursus</i>	<i>Ursus</i>
313	32	Бачинский	Бачинский
316	21	Ministrierat	Ministrierat
323	2	14". Long.	14", long.
324	34/35	<i>Bovi-daum</i> genus forse	<i>Bovi-daum</i> genus, forse
325	4	P i r o z z i.	P i r o z z i (1958).
325	13	intreessati	interessati
325	23	Ansedonia« su	Ansedonia«. Su
327	5	bord la	bord de la
327	23	stade stade	stade
328	2	A. et	A. E. et
328	19	complète	précise
328	38	métériel	matériel
328	38	tuot	tout
329	8	found	fond
329	15	point	pointe
329	28	cellesci	celles ci
330	44	chronologie et	chronologie relative et
332	25	1965:	1969:
332	49	Neumüster.	Neumünster.
333	17	mit. Wehrbauten	mit Wehrbauten
334	34	vorhanden	vorhandene
339	8	researchings	researchings
339	35	отношении	отношении
344	The text of the		
	Fig. 8	амельского	ашельского
347	3	ВВИДУ	В ВИДУ
350	6	СИМВОЛНЧЕСКОМ	СИМБОЛНЧЕСКОМ
352	31	КУЛЬТУРЫ	КУЛЬТУРЫ
355	26/27	ver-ädert.	ver-ändert.
355	28	längliche	längliche
359	3	Strürzen	Stürzen
360	1	häufiger	häufiger
362	8	Verkzeuge	Werkzeuge
363	10	местонахождения	местонахождения
364	1/2	Север-ная,	Север-ная Осетия,
369	17	АН	АН
372	Text der Abb. 1: paläolitischen		paläolithischen
376	30	Rohrnochenkompakte	Rohrknochenkompakte
381	17	<i>elaphus</i>	<i>elaphus</i>
382	7	jungpaläolitischen	jungpaläolithischen
383	26	phlétique	phylétique
385	23	longeur.	longueur.
385	31	et petit	et un petit
385	44	ont orientation	ont une orientation
386	35	d. <sup>25</sup>	d <sup>2</sup> 5.
387	28	longeur	longueur
388	9	souvent une	souvent, une

Pag.	Linea		Recte
389	16	Abh. Bayr.	Abh. d. Kgl. Bayer.
389	16	Wiss, math.	Wiss., math.
399	33	evidenc.	evidence
403		of the title: University City Missouri, Department of Antropology, Washington, University, St. Louis, Missouri.	
403	7	aestern Noth	eastern North
404	17	Solts	Salts
404	18	Solts	Salts
404	19	o fMammoth	of Mammoth
405	5	sings	signs
405	27	dewth	depth
406	29	Ivan	Iva
407	46	Luisville,	Louisville,