

INTERNATIONAL UNION OF SPELEOLOGY

L'UNION INTERNATIONALE DE SPÉLÉOLOGIE

INTERNATIONAL SPELEOLOGY

LA SPÉLÉOLOGIE INTERNATIONALE

1973

Proceedings
of the 6th International
Congress of Speleology

Actes du 6^e Congrès
international de spéléologie

OLOMOUC - ČSSR

V.



Organizing Committee of the 6th International Congress of Speleology
Comitée d'organisation du 6^e Congrès international de spéléologie

ACADEMIA / PRAHA

CZECHOSLOVAK ACADEMY OF SCIENCES

**Proceedings
of the 6th International
Congress of Speleology**

**Actes du 6^e Congrès
international de spéléologie**

OLOMOUC-ČSSR

INTERNATIONAL UNION OF SPELEOLOGY

INTERNATIONAL SPELEOLOGY

1973

Proceedings
of the 6th International
Congress of Speleology

OLOMOUC - CSSR

(V)



Papers of the Section Karst Biology and Palaeontology

Edited by Dr. VLADIMÍR PANOŠ, CSc.

ACADEMIA / PRAHA 1977

L'UNION INTERNATIONALE DE SPÉLÉOLOGIE
LA SPÉLÉOLOGIE INTERNATIONALE
1973

Actes du 6^e Congrès international de spéléologie

OLOMOUC - ČSSR

(V)



Communications de la Section Biologie et Paléontologie karstiques

Édité par Dr. VLADIMÍR PANOŠ, CSc.

ACADEMIA / PRAHA 1977

Scientific Editor
Rédacteur scientifique

Dr. Vojen Ložek, DrSc.

The authors are responsible themselves for the contents as well
as for the language correctness of their contributions.

This text has not been corrected after rewriting

Les auteurs sont eux-même responsable au point de vue du contenu
et pour la justesse de la langue des travaux.

Après la transcription le texte n'était pas corrigé

TABLE DES MATIÈRES

TOME V

Communications de la Section Biologie et Paléontologie karstiques (D)	7
Sous-section Da: Botanique karstique	9
Sous-section Db: Zoologie karstique	31
Sous-section Dc: Paléontologie karstique quaternaire	273
Index des auteurs	303

**COMMUNICATIONS
DE LA SECTION
BIOLOGIE ET PALÉONTOLOGIE
KARSTIQUES**

SECTION D BIOLOGIE ET PALEONTOLOGIE KARSTIQUES

Convocateur: Dr. Jaroslav Rauscher, CSc.
Institut de Géographie, Académie des Sciences Tchécoslovaque, Brno

SOUS-SECTION Da

BOTANIQUE KARSTIQUE

Convocateur: Dr. Bohumil Štála, CSc.,
Institut d'Histoire Naturelle, Olomouc

- Da 001 Драганов С. Й., Димитрова-Бурин Е. А. (Болгария — Bulgarie):
Спелеоальгологические исследования в Болгарии
- Da 002 Erdős L. (CSSR):
Allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume
- Da 003 Hajdu L., Bartha Z. H., + Boros Á. (Hongrie):
Die Beschützung der Rübeler Höhlen vor Überhandnehmen der Lampenflora

Da 001

СПЕЛЕОАЛЬГОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В БОЛГАРИИ

Стефан Й. Драганов

Кафедра ботаники, Биологический факультет, Софийский университет
«Климент Охридски», София, Болгария

Елена А. Димитрова-Бурин

Кафедра генетики, Медицинская академия, София, Болгария

ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные пещеры и пропасти в Болгарии (более 2000) очень слабо исследованы в альгологическом отношении.

В прошлом интерес к их альгофлоре проявлял проф. Ст. Петков, что он и отражает в своих двух публикациях — в первой он описывает Мадарскую пещеру, Шуменского округа (Петков, 1939), а во второй — пещеры карстовых районов около сел Карлуково и Деветаки, Ловешкого округа (Петков, 1943). Как и большинство исследователей того времени, он отрицает возможность существования хлорофиллсодержащих растений вообще и водорослей в частности в неосвещенных глубинах пещер, за исключением некоторых представителей синезеленых водорослей и сообщает незначительное число видов, установленных в привходовых их частях.

В течение последних лет мы предприняли разработку материалов из различных пещер страны с целью установления состава, распространения и экологических особенностей обитающих в них водорослей.

Анализируя по предложенному Tchan' о флуоресцентно-микроскопскому методу свежих проб налетов и глин, собранных в условиях полной темноты в глубинах пяти пещер Старой планины и Предбалкана, мы установили с положительностью наличие активных, хлорофиллсодержащих водорослей, число которых варьирует от 100 до 3100 клеток в одном грамме (Draganov and Dimitrova, 1968).

В настоящей работе излагаются предварительные данные о составе и распространении синезеленых водорослей, подчеркнута доминирующая в исследованных пещерах над остальными отделами водорослей.

С благодарностью мы здесь отмечаем помощь, оказанную нам членами Студенческого пещерного клуба «Академик» в Софии при проникании в пещеры и собирании материалов. Признательны мы и коллеге Н. М. Виходцевскому, старшему биологу при Кафедре ботаники, сделавшему перевод этого текста.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Анализированные пробы собраны в десяти различных по величине пещерах: двух маленьких, трех средних и пяти больших (длиной от 1800 до 3200 м). Восемь из них находятся в Предбалканах и образованы в юрских и меловых известняках, одна — в Старой планине в доломитизированных триасских известняках и одна — в Родопах в докембрийских мраморов. Всем им характерна высокая относительная влажность воздуха. В четырех из них протекают подземные реки и ручьи. Две из пещер электрифицированы и благоустроены для массового посещения туристами.

В привходовых зонах исследованных пещер собраны видимые невооруженным глазом разрастания водорослей, а из внутренних — горное молоко, налеты со стен, потолков и пещерных образований и глины с полов, скальных терасс и ниш. Пробы из привходовых зон пещер анализировались непосредственно под микроскопом, а пробы из глубинных зон (за исключением таковых из пещеры «Магура») — как правило после развития в обогатительных культурах на питательных растворах Bristol по Голлербахом (Голлербах, 1936), Де (Де, 1939), и Венеске (Голлербах и Полянский, 1951). Культуры выращивались при диффузном освещении в оранжерее Университетского ботанического сада.

1. Пещера «Магура» у села Рабиша, Видинского округа: нижнемеловые известняки; высота входа над уровнем моря 413 м; длина 2500 м. Пещера электрифицирована и посещается множеством туристов, но анализированные нами пробы собирались в марте месяце 1969 г., после того как пещера была закрыта для посещений и не освещалась в течении более трех месяцев (с конца ноября 1968 г.).

Пробы: 8 из привходовой зоны и 30 из глубинных зон пещеры.

II. Пропастная пещера «Пеина дупка» у села Върбово, Видинского округа: верхнеюрские известняки; высота входа над уровнем моря 795 м; длина 60 м.

Пробы: Одна из глубины пещеры (горное молоко).

III. Пещера «Тымни печ» у села Върбово, Видинского округа: верхнеюрские известняки; высота входа над уровнем моря 710 м; длина 40 м.

Пробы: Одна со дна пещеры.

IV. Пещера «Темната дупка» у села Беренде извор, Софийского округа: верхнеюрские известняки; высота входа над уровнем моря около 700 м; длина 493 м. Через пещеру протекает подземный поток.

Пробы: 2 из входа и 10 из глубинной зоны.

V. Пещера «Темната дупка» у железнодорожной станции Лакатник, Софийского округа: среднетриасские доломитизированные известняки; высота над уровнем моря 401 м; длина 3200 м. Через пещеру протекает подземная река.

Пробы: 11 из глубины пещеры.

VI. Пещера «Безименна-22» у села Карлуково, Ловешкого округа: мело-

вые известняки; высота входа над уровнем моря 142 м; длина 80 м.

Пробы: Одна из глубины пещеры.

VII. Пещера «Водопада» у села Крушуна, Ловешкого округа: нижнемеловые известняки; высота входа над уровнем моря около 200 м; длина 2000 м. Через пещеру протекает подземная река.

Пробы: две глубинные (горное молоко).

VIII. Пещера «Андыка» («Голямата пештера») у Дряновского монастыря, Габровского округа: нижнемеловые известняки; высота входа над уровнем моря 312 м; длина 1800 м. Через пещеру протекает подземная река.

Пробы: 6 при входе и 4 глубинных.

IX. Пещера «Бачо Киро» у Дряновского монастыря, Габровского округа: нижнемеловые известняки; высота входа над уровнем моря 335 м; длина 2400 м. Пещера электрифицирована и посещается множеством туристов.

Пробы: 1 при входе и 7 глубинных (собраны в боковой неэлектрифицированной галлерее при полной темноте).

X. Пещера «Чифлика» в южных склонах вершины Модыр, Западные Родопы: докембрийские мраморы; высота входа над уровнем моря около 1600 м; длина 270 м.

Пробы: 1 из входа и 2 глубинных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

В исследованных пещерах констатировано более 59 таксонов синезеленых водорослей, относящихся к трем порядкам, семи семействам и 19 родам. Их состав и распределение в отдельных пещерах представлены в нижеследующем систематическом списке (римскими цифрами означена соответствующая пещера, буквой «С» — привходовая, более или менее освещенная зона, буквой «Т» — глубинная совершенно темная зона, а звездочка указывает, что водоросль установлена в культуре):

С Y A N O P H Y T A

Chroococcales Wettst.

Chroococaceae Nägeli

- Aphanocapsa muscicola* (Menegh.) Wille: I-C; VIII-T
- Aphanothese caldariorum* P. Richt.: I-C
- Aphanothese castagnei* (Breb.) Rabenh.: I-C
- Aphanothese nidulans* P. Richt.: I-C; VIII-C
- Aphanothese saxicola* Näg.: I-C; VIII-C; IX-C
- Chroococcus minor* (Kütz.) Näg.: IV-C; IX-T*
- Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg.: I-C; T
- Chroococcus tenax* (Kirchn.) Hieron.: VIII-C
- Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg.: I-C; IV-C; VIII-C
- Gloeocapsa crepidinum* Thuret: IV-C; IX-T*

Gloeocapsa dermochroa Näg.: I-C
Gloeocapsa fusco-lutea (Näg.) Kütz.: I-C
Gloeocapsa kützingiana Näg.: I-C
Gloeocapsa polydermatica Kütz.: I-C
Gloeocapsa punctata Näg.: I-C; VIII-C
Gloeocapsa rupicola Kütz.: I-C
Gloeocapsa sp.: VIII-C, T*
Gloeothece palea (Kütz.) Rabenh.: I-C
Gloeothece rupestris (Lyngb.) Born.: I-C; VIII-C, T*
Gloeothece sp.: VIII-C
Microcystis pulverea (Wood) Forti: I-C; VIII-C

Pleurocapsales Geitler

Scopulonemataceae Geitler

Scopulonema minus (Hansg.) Geitl.: I-C; VIII-C

Hormogonales Atkinson

Scytonemataceae Rabenhorst

Plectonema boryanum Gom.: I-C; IX-T*; X-T*
Plectonema gracillimum (Zopf) Hansg.: I-C; VIII-C
Plectonema notatum Schnidle: II-T
Plectonema spp.: II-T*; IV-C, T*; VIII-T*; IX-T*; X-C*, T*
Scytonema julianum (Kütz.) Menegh.: I-C
Scytonema sp.: VIII-T*; IX-T*
Tolypothrix tenuis Kütz.: V-T*; VIII-T*

Microchaetaceae Lemmermann

Microchaete sp. (cf. M. tenera Thuret): VIII-T*

Rivulariaceae Rabenhorst

Calothrix braunii Born. et Flah.: IX-T*
Calothrix elenkinii Koss.: III-T*

Nostocaceae Kirchner

Anabaena inaequalis (Kütz.) Born. et Flah.: V-T*; VIII-T*
Anabaena oscillariodes Bory: V-T*
Anabaena sphaerica Born. et Flah. f. conoidea Elenk.: IV-T*
Anabaena variabilis (Kütz.) emend. Fjerd.: III-T*; V-T*; VIII-T*; X-C*
Anabaena spp.: I-C, T; V-T*; IX-T*
Cylindrospermum licheniforme Kütz.: I-T; V-T*; VIII-T*; IX-T*

Cylindrospermum licheniforme Kütz. f. *alatosporum* Kondrateva: VIII-T*; IX-T*
Cylindrospermum majus Kütz.: I-T
Cylindrospermum muscicola Kütz.: IV-T*
Cylindrospermum stagnale (Kütz.) Born. et Flah.: V-T*; VIII-T*
Nostoc humifusum Carm. sec. Harv.: I-T; IV-T*
Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah.: II-T*; III-T*; IV-T*; V-T*; VII-T; VIII-T*; IX-T*; X-C*; T*
Nostoc microscopicum Carm. sec. Harv.: I-C; IV-C
Nostoc muscorum Ag.: IV-T*; V-T*; VIII-T*
Nostoc punctiforme (Kütz.) Hariot: II-T*; IV-C, T*; V-T*; VIII-T*; IX-T*; X-C*, T*
Nostoc spp.: I-T; IV-T*; V-T*; IX-T*; X-C*, T*

Oscillatoriaceae Kirchner

Lyngbya sp.: VIII-T*
Oscillatoria brevis (Kütz.) Gom.: V-T*
Oscillatoria limosa Ag.: VI-T
Oscillatoria tenuis Ag.: I-C, T
Oscillatoria spp.: I-T; VIII-C
Phormidium ambiguum Gom.: IV-C; T*; VIII-T*
Phormidium foveolarum Gom.: I-T; IV-T*; V-T*; X-T*
Phormidium molle Gom.: III-T*
Phormidium spp.: II-T; III-T; IV-T*; V-T*
Schizothrix calcicola (Ag.) Gom.: IV-T*
Schizothrix lardacea (Ces.) Gom.: I-C

Как видно, лучше всех представлены порядки *Chroococcales* Wettst. (1 семейство, 6 родов и 21 вид) и *Hormogonales* Atkinson (5 семейств, 12 родов и более 26 видов), а порядок *Pleurocapsales* Geitler представлен только *Scorulonema minus* (Hansg.) Geitl. При этом существует подчеркнутое различие по отношению распределения первых двух порядков в освещенных и неосвещенных зонах пещер. Тогда как представители *Chroococcales* Wettst. встречаются почти только в привходовых зонах, то большинство представителей *Hormogonales* Atkinson установлены в глубинах пещер. Двенадцать из них — *Tolypothrix tenuis* Kütz., *Calothrix elenkinii* Koss., *Cylindrospermum licheniforme* Kütz., *C. majus* Kütz., *C. muscicola* Kütz., *C. stagnale* (Kütz.) Born. et Flah., *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah., *A. oscillarioides* Bory, *A. variabilis* Kütz., *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah., *N. muscorum* Ag., *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot обладают экспериментально доказанной способностью азотфиксации (Stewart, 1966; Laporte et Pourriot, 1967; Голлербах и Штина, 1969).

Различные пещеры имеют неодинаковое альгологическое содержание.

Причина этого кроется с одной стороны в особенностях пещер, а с другой — в неодинаковой степени изучения.

Сравнивая наши данные с результатами, полученными другими исследователями (Claus, 1955, 1962, 1962a, 1964a; Dobat, 1966; Jones, 1965; Suba, 1957), приходится отметить как особенность исследованных пещер разнообразие представителей семейства Nostocaceae Kirchner глубинных неосвещенных зон.

Можно возразить, что большинство водорослей развивались в культурах при освещении. Но факт констатации *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg., *Plectonema notatum* Schmidle, *Anabaena* sp., *Cylindrospermum licheniforme* Kütz., *C. majus* Kütz., *Nostoc humifusum* Carm. sec. Harv., *N. linckia* (Roth) Born. et Flah., *N. sp.*, *Oscillatoria limosa* Ag., *O. tenuis* Ag., *O. sp.*, *Phormidium foveolarum* Gom. Ph. sp. при непосредственном микроскопировании несомненно доказывает способность синезеленых водорослей развиваться в пещерах при полной темноте. Эта их способность подтверждается и проведенным опытом со смешанными культурами водорослей, из пещер «Темната дупка» (Беренде извор), «Темната дупка» (Лакатник) и «Бачо Киро», выращенными при освещении. Внесенные в боковую галлерею пещеры «Темната дупка» (Беренде извор) 26 апреля 1966 г., водоросли этих культур сохранили характерную для них яркую окраску после годового пребывания в полной темноте. Подобные опыты, как известно, проводились Claus (1955, 1964) и Kol (1967).

Несомненный интерес представляет находка гормональных синезеленых водорослей в горном молоке. При непосредственном наблюдении под микроскопом проб горного молока из пропастной пещеры «Пеина дупка» мы установили *Phormidium* sp., а в пещере «Водопада» — *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. При культивировании в пробах из первой пещеры развились *Plectonema notatum* Schmidle, *Plectonema* sp., *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. и *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot, а из второй — *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah.

Синезеленые водоросли, установленные нами в привходовых зонах пещер являются типичными представителями аэрофитона, а таковые из глубинных неосвещенных зон широко распространены в почвах Болгарии (Драганов, неопубликовано). Последнее обстоятельство, как нам кажется, доказывает несостоятельность гипотезы о реликтном характере пещерной альгофлоры (Claus, 1955; Suba, 1957) и указывает на возможные пути разрешения проблемы происхождения пещерных водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- ГОЛЛЕРБАХ М. М., 1936: Тр. Бот. инст. АН СССР, II, 3; 99—302.
ГОЛЛЕРБАХ М. М., В. И. ПОЛЯНСКИЙ, 1951: В: Определитель пресноводных водорослей СССР, 1, Москва, 200.
ГОЛЛЕРБАХ М. М., Э. А. ШТИНА, 1969: Почвенные водоросли. Ленинград, 228.

- ПЕТКОВ Ст., 1939: Тр. Бълг. Природоизп. д-во, 28: 91—103.
— 1943: Списание на БАН, 67: 109—188.
- CLAUS G., 1955: Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 2: 1—26.
— 1962: Hydrobiologia 19: 192—222.
— 1962a): Nova Hedwigia 4: 55—79.
— 1964: Int. J. Speleol. 1: 13—17.
— 1964a): Int. J. Speleol. 1: 541—552.
- DE P. K., 1939: Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 846, 127: 121—139.
- DOBAT K., 1966: Abhandl. Karst- und Höhlenk., E, 3: 1—150.
- DRAGANOV S. J., E. A. DIMITROVA, 1968: Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci. 21: 477—480.
- JONES H. J., 1965: Int. J. Speleol. 1: 491—516.
- KOL E., 1967: Int. J. Speleol. 2: 457—474.
- LAPORTE G. S., R. POURRIOT, 1967: Rev. Ecol. Biol. Sol 4: 81—112.
- STEWART W., 1966: Nitrogen fixation in plants. London, 166.
- SUBA E., 1957: Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, 97: 97—110.

Da 002

ALLGEMEINE KLASSIFIKATION DER FLORA UND FAUNA UNTERIRDISCHER HOHLRÄUME

László Erdős

Lehrstuhl für spezielle Biologie der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der P. J. Šafárik-Universität, Košice, ČSSR

EINLEITUNG

Für biologische Forschungen in unterirdischen Hohlräumen, d. h. Höhlen und künstlich angelegten Hohlräumen technischen Ursprungs, ist eine allgemeine Klassifikation der in diesen Räumen vorkommenden pflanzlichen und tierischen Formen (Arten und Unterarten) nötig. Ohne einer solchen ist eine Inventarisierung der Flora und Fauna der unterirdischen Hohlräume undenkbar. Gleichzeitig dient sie der speläobiologischen Forschung und soll die Beziehungen zwischen den pflanzlichen und tierischen Formen und den unterirdischen Hohlräumen widerspiegeln.

Einige Klassifikationstypen mehr oder weniger allgemeinen speläobiologischen Charakters sind bereits ausgearbeitet worden. Als Beispiele seien folgende Klassifikationen der Höhlenfauna angeführt:

Schiödte (1849): 1. schattenliebende Tiere, 2. Tiere der Dämmerung, 3. Tiere der Dunkelheit, 4. Tiere der Stalagmiten unbeleuchteter Standorte.

Schiner (1854): 1. Tiere, die durch Zufall in die Höhle geraten sind, 2. troglophile Formen, 3. Troglobionten.

Racovita (1907): 1. trogloxene Formen, 2. troglophile Formen, 3. Troglobionten.

Dudich (1932): 1. Eutroglobionten, 2. Hemitroglobionten, 3. Pseudotroglobionten, 4. Tychotroglobionten.

Leruth (1939): I. echte Höhlenbewohner: 1. Troglobionten, 2. Troglophilen, 3. trogloxene Formen; II. unechte Höhlenbewohner.

Bajomi (1969): 1. Troglobionten, 2. Troglophilen, 3. Hemitroglophilen, 4. trogloxene Formen.

Aus den angeführten Klassifikationen der einzelnen Autoren ist ersichtlich, dass ihnen eine bewußte Berücksichtigung der in der Natur bestehenden Hierarchie der Gruppen fehlt, und einige von ihnen gliedern die Fauna nach einem einzigen Moment — dem Höhlenmilieu.

Mit dieser Arbeit möchte ich einen Vorschlag einer allgemeinen Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume unterbreiten. Dieser Vorschlag ist in hierarchischen Stufen aufgebaut und nach Kriterien ausgearbeitet, die die Komplexe biologischer Beziehungen berücksichtigen.

METHODEN

Die Flora und Fauna in Höhlen sowie auch in unterirdischen Hohlräumen künstlichen Ursprungs entwickelt bzw. entwickelte sich nach gleichen Gesetzmäßigkeiten, infolgedessen zwischen denselben keine Grenze gezogen werden kann. Trotzdem benütze ich noch den Termin Speläobiologie, obwohl dieser in der bisher üblichen Anwendungsweise Höhlenbiologie bedeutet. Dieser Ausdruck wird entweder durch einen anderen, geeigneteren ersetzt werden müssen, oder könnte er einfach weiter benützt werden, jedoch mit konventionell abgeänderter Bedeutung im Sinne Biologie der unterirdischen Hohlräume, d. h. der Höhlen und unterirdischen Hohlräume künstlichen (technischen) Ursprungs.

Im Rahmen der allgemeinen Klassifikation schlage ich vor Termine zu gebrauchen, die vom lateinischen Wort „Caverna“ abgeleitet sind, was einerseits Höhle, andererseits jedoch auch einen Hohlraum beliebigen Ursprungs im allgemeinen Sinne bedeutet und somit die soeben angeführte Tatsache besser zum Ausdruck bringt.

Wenn wir die Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume von beliebigen Aspekten aus betrachten, können wir Gruppen unterscheiden, welche reell existieren und durch gesetzmässige Beziehungen abgegrenzt sind, die im Mittelpunkt des gegebenen Aspekts stehen. Diese Gruppen können als Grundlage der Klassifikation dienen. Da jedoch die Anzahl der möglichen Klassifikationen mit der Anzahl der möglichen Aspekte übereinstimmt, leuchtet ein, dass eine allgemeine Klassifikation nicht aufgrund eines einzigen Aspekts geschaffen werden kann.

Eine allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume kann nur anhand solcher Momente aufgestellt werden, welche ganze Komplexe biologischer Beziehungen repräsentieren.

Ein eingehender Vergleich von nach verschiedenen Momenten abgegrenzten Gruppen erbringt, daß zwischen denselben eine Hierarchie besteht. In Bezug zu einer ausgewählten Gruppe kann eine andere Gruppe über- oder untergeordnet sein. Als übergeordnet betrachte ich eine solche Gruppe „A“, die nach dem Kriterium „a“ abgegrenzt ist, und welche in vollem Maße die nach dem Kriterium „b“ abgegrenzten Gruppen „B“ und „C“ in sich enthält.

Die einzelnen Arbeitsschritte sind also folgende:

1. Auswahl der wichtigsten, allgemeinsten Kriterien,
2. Auswertung der nach den gewählten Kriterien erkannten und abgegrenzten Gruppen,
3. Bestimmung der Hierarchie zwischen den Gruppen.

Ein weiterer Umstand, der bei der Aufstellung einer allgemeinen Klassifikation zu berücksichtigen ist, ist die unterschiedliche Bedeutung, die den Kriterien der einzelnen „Zweige“ der hierarchischen Klassifikation zukommt, was für jede Hierarchie selbstverständlich ist. Dieser Umstand fordert unbedingt

einen konsequent stufenartigen Aufbau der Klassifikation, den ich als unumgängliche Bedingung einer solchen betrachte.

Unterschiede in der Bedeutung, mit welcher die einzelnen Kriterien ins Gewicht fallen, sind auch zwischen den „Zweigen“ der hierarchischen Klassifikation zu beobachten. Aus diesem Grunde habe ich bei einigen Stufen keine Gliederung vorgenommen, da die in Frage kommenden Kriterien nicht das gleiche Gewicht haben wie die anderen Kriterien der gegebenen Stufe (z. B. cavernoxene Formen).

Allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume – Stufe

1. Gesamtheit der Formen der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume		
2. cavernoxene Formen		cavernocohaerente Formen
3. cavernoxene Formen	eingeschleppte Formen	cavernicole Formen
4. cavernoxene Formen	activ eingeschleppte Formen	passiv eingeschleppte Formen cavernophile Formen Troglonbionten
5. cavernosene Formen	activ eingeschleppte Formen hemicavernophile Formen	passiv eingeschleppte Formen eucavernophile Formen Troglonbionten

Die beigefügte Tab. 1 bringt eine kurze Übersicht über die allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume. Die Kriterien und Charakteristiken der einzelnen Gruppen sind in der Diskussion angeführt. Die Gültigkeit der einzelnen Kriterien beschränkt sich ausschließlich auf die direkt übergeordnete Gruppe, die in der Tabelle höher, also auf der um eine Nummer kleineren Stufe steht. Die Stufen sind nummeriert. Von links nach rechts wächst die Intensität der Beziehung der Formen der einzelnen Stufen zu den unterirdischen Hohlräumen.

Im Rahmen jeder Gruppe kann eine systematische Gliederung oder Rangierung nach der systematischen Reihenfolge der Formen vorgenommen werden, falls es für die gegebene Arbeit erforderlich ist. Jedoch betrachte ich dies für die allgemeine Klassifikation nicht als unumgänglich notwendig.

DISKUSSION

Die erste Stufe wird durch eine große Gruppe von Organismen dargestellt, die mittels des folgenden Kriteriums abgegrenzt ist: „sie wurden mindestens einmal in einer beliebigen Entwicklungsform oder als lebendes Individuum oder seine Reste, mindestens in einem unterirdischen Hohlraum vorgefunden“. Für diese Hauptgruppe schlage ich folgende Bezeichnung vor: „Gesamtheit der Formen der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume“ oder kurz „Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume“.

Hierher gehört eine enorme Menge von Formen der lebendigen Natur, denn in die Gruppe der zweiten Stufe „cavernoxene Formen“ und in die Gruppe der dritten Stufe „eingeschleppte Formen“ gehört die überwiegende

Mehrzahl der Festlandformen sowie ein Großteil der Meeres- und Süßwasserformen. Eine nähere Charakterisierung dieser Gruppe ist unmöglich, und wegen der großen Formenmannigfaltigkeit auch überflüssig.

Die zweite Stufe umfaßt zwei Gruppen, abgegrenzt durch das Kriterium: „sie sind an unterirdische Hohlräume durch Beziehungen primären bzw. sekundären Charakters gebunden oder nicht“.

Für die Gruppe derjenigen Formen, die nicht durch primäre oder sekundäre Beziehungen an unterirdische Hohlräume gebunden sind, schlage ich die Bezeichnung „cavernoxene Formen“ vor. Es ist die größte Gruppe der zweiten und aller anderen Stufen. Die Formen dieser Gruppe kommen im unterirdischen Hohlraum vermeintlich zufällig vor. Als Ursache ihres Vorkommens in unterirdischen Hohlräumen sind weder primäre noch sekundäre physikalische Eigenschaften der unterirdischen Hohlräume anzusehen, sondern Gesetzmäßigkeiten biogeographischen und geologischen Charakters sowie auch die Fortbewegungsweise der betreffenden Formen.

Diese Gruppe ist praktisch identisch mit der klassischen Gruppe der trogloxenen Formen, bei deren Charakterisierung oft die Zufallsmässigkeit ihres Vorkommens — als Gegensatz zum gesetzmäßigen Vorkommen — hervorgehoben wurde (der Begriff Zufall wird hier nicht im statistischen Sinne des Wortes gebraucht).

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die an unterirdische Hohlräume durch Beziehungen primären oder sekundären Charakters gebunden sind, schlage ich den Termin „cavernocohaerente Formen“ vor. Das Vorkommen der Formen dieser Gruppe weist einen auffällig gesetzmäßigen Charakter auf. Als Ursache ihres Vorkommens sind direkt oder indirekt die physikalischen Eigenschaften der unterirdischen Hohlräume, in denen sich zumindest ein Teil der Population befindet, anzusehen.

In der dritten Stufe gliedert sich die Gruppe der cavernocohaerenten Formen nach dem Kriterium: „sie sind an den unterirdischen Hohlraum durch Beziehungen primären Charakters gebunden oder nicht“.

Als Bezeichnung der Gruppe von Formen, welche an die unterirdischen Hohlräume nicht durch Beziehungen primären Charakters gebunden sind, also ihre Beziehung ist im Sinne des Kriteriums der zweiten Stufe sekundären Charakters, schlage ich den Termin „eingeschleppte Formen“ vor. In die unterirdischen Hohlräume gelangen dieselben mittels cavernicoler Formen.

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die an die unterirdischen Hohlräume durch primäre Beziehungen gebunden sind, schlage ich den Termin „cavernicole Formen“ vor. Ihr Vorkommen in unterirdischen Hohlräumen ist direkt durch die physikalischen Eigenschaften dieser Räume bedingt. Die Hohlräume werden von diesen Formen aktiv aufgesucht u. zw. in der gleichen Fortbewegungsweise, die sie bei ihrer normalen Verbreitung benützen, bzw. sind sie auf diese Weise in der biohistorischen Vergangenheit in die Hohlräume gelangt.

In der vierten Stufe gliedert sich die Gruppe der eingeschleppten Formen

nach dem folgenden Kriterium: „an die cavernicole Form sind sie aktiv, oder inaktiv, also passiv gebunden“. Umgekehrt gesagt: „die cavernicole Form bemächtigt sich ihrer passiv oder nicht passiv, also aktiv“.

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die an die cavernicolen Formen passiv gebunden sind, schlage ich den Termin „aktiv eingeschleppte Formen“ vor. Die cavernicole Form bemächtigt sich ihrer aktiv und schleppt sie auch aktiv in die unterirdischen Hohlräume ein. Hierher gehört die Beute (oder Reste derselben) cavernicoler Formen, bzw. durch dieselben eingeschlepptes Nistmaterial.

Für die Bezeichnung der Gruppe von an die cavernicolen Formen aktiv gebundenen Formen schlage ich den Termin „passiv eingeschleppte Formen“ vor. Die cavernicole Form nimmt sie passiv auf und schleppt sie auch passiv in den unterirdischen Hohlraum ein. Hierher gehören Ekto- und Endoparasiten cavernophiler Formen. Die auf Troglobionten lebenden Schmarotzer sind ebenfalls zu den Troglobionten zu reihen.

Falls es sich um eine beiderseitig passive Beziehung handelt, ist die gegebene eingeschleppte Form zu der Gruppe der cavernoxenen Formen zu reihen.

Die Gruppe der cavernicolen Formen gliedert sich nach dem Kriterium: „kommt regelmäßig auch außerhalb der unterirdischen Hohlräume vor oder nicht“.

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die regelmäßig auch außerhalb der unterirdischen Hohlräume vorkommen, schlage ich den Termin „cavernophile Formen“ vor.

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die niemals außerhalb von Höhlen, und auch nicht in unterirdischen Hohlräumen künstlichen Ursprungs vorkommen, schlage ich den klassischen Termin „Troglobionten“ vor. Diese Formen sind dem Höhlenleben dermaßen eng und morphologisch und physiologisch spezialisiert angepaßt, daß sie außerhalb der Höhlen nicht fortpflanzungs- bzw. lebensfähig sind.

In der fünften Stufe gliedert sich die Gruppe der cavernophilen Formen nach dem Kriterium: „sie bilden in den unterirdischen Hohlräumen Populationen oder nicht.“

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, welche in den unterirdischen Hohlräumen keine Populationen bilden, schlage ich den Termin „hemicavernophile Formen“ vor. Es handelt sich hier um Formen mit einer breiten ökologischen Valenz, denen der unterirdische Hohlraum zumindest einen ausreichenden Lebensraum bietet. Ihre Beziehung zum unterirdischen Hohlraum ist vor allem topischer, und weniger, oder überhaupt nicht trophischer Natur. Es sind meist systematisch höher stehende Formen, oder von den niederen die beweglicheren Formen, bei denen neben der loserer Beziehung zum unterirdischen Hohlraum auch ihre Beweglichkeit als Ursache der uneingeschränkten oder nur wenig eingeschränkten Panmixis anzusehen ist.

Für die Bezeichnung der Gruppe von Formen, die in den unterirdischen Hohlräumen Populationen bilden, schlage ich den Termin „eucavernophile

Formen“ vor. Es sind meist systematisch niedriger stehende Formen, die weniger beweglich sind, und bei denen somit auch die Möglichkeit beschränkt ist, die genetische Information mit Individuen auszutauschen, die außerhalb der unterirdischen Hohlräume leben. Dieser Umstand stellt die Grundlage der Entwicklung unterirdischer Populationen dar, was zur allmählichen Adaptierung an das Milieu des unterirdischen Hohlraumes führen kann.

Theoretisch kann man die Gliederung auf weiteren Stufen fortsetzen und somit die Klassifikation noch erweitern, was aber keine praktische Bedeutung hätte. Eine übermäßige Erweiterung würde zu einer extremen Spezialisierung der einzelnen „Zweige“ der Klassifikation führen, wobei diese an Allgemeingültigkeit einbüßen würde.

Je nach dem Charakter der speläobiologischen Arbeit kann die allgemeine Klassifikation auf verschiedenen Stufen zur Anwendung kommen. Dem Paläontologen genügt z. B. vollauf die Gliederung bis zur vierten Stufe.

Die Existenz der allgemeinen Klassifikation schließt nicht die Möglichkeit aus, nach speziellen Aspekten andere Klassifikationstypen zu bilden, falls es für eine gegebene Forschungsarbeit erforderlich ist. Eine solche Klassifikation kann natürlich nicht anstatt der allgemeinen Klassifikation angewandt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor unterbreitet in dieser Arbeit dem Plenum des 6. Internationalen Kongresses für Speläologie einen Vorschlag einer allgemeinen Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume. Die Klassifikation ist hierarchisch in fünf Stufen aufgebaut, von denen die fünfte in sechs Gruppen gegliedert ist. Der Klassifikation liegen Momente zugrunde, die in komplexer Weise die biologischen Verhältnisse berücksichtigen.

Die Speläobiologie braucht unbedingt eine offiziell anerkannte und konventionell angewandte allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume. Eine solche Klassifikation ist bei der Inventarisierung der unterirdischer Flora und Fauna sowie auch für andere Zwecke von entscheidender Bedeutung. Aus diesem Grunde schlage ich vor, bei der Internationalen Speläologischen Union eine wissenschaftliche Kommission aus Biologen zusammenzustellen, die sich aktiv auf dem Gebiet der Speläobiologie betätigen, und dieser Kommission die Aufgabe zu geben, den endgültigen Wortlaut der allgemeinen Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume zu formulieren. Durch eine Abstimmung der Speläobiologen der Internationalen Speläobiologischen Union, z. B. im Rahmen des 7. Internationalen Kongresses für Speläologie, und durch die Zustimmung der Akademien der Mitgliedstaaten der ISU könnte diese Arbeit ihren Abschluß finden.

LITERATUR

BAJOMI D., 1969: A barlangi fauna osztályozása. (Die Einteilung der Höhlenfauna.) Karszt és Barlang, 1969/I:29–32, Budapest.

- DUDICH E., 1932: Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle „Baradla“, Ungarn. Speleol. Monographien XIII, Wien.
- LERUTH R., 1937: La biologie du domaine souterrain Mémoires du Musée Royal d'histoire Naturelle de Belgique. Nr. 87, p. 57 – 65, Bruxelles.
- RACOVITZA E. G., 1907: Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospeologica, I. Arch. Zool. exper. gen. (4), VI, p. 435 – 438.
- STRINATI P., 1966: Faune cavernicol de la Suisse. Éditions du C.N.R.S., pp. 270.
- VANDEL A., 1964: Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles, p. 23 – 25, Paris.

Da 003

DIE BESCHÜTZUNG DER RÜBELÄNDER HÖHLEN VOR ÜBERHANDNEHMEN DER LAMPENFLORA

Lajos Hajdu, Ádám Boros (gestorben am 2. 1. 1973)

Botanische Abteilung des Naturhistorischen Museums, Budapest, Ungarn

Zsuzsa H. Bartha

Institut für Wasserwirtschaft VITUKI, Budapest, Ungarn

1. Im Juli 1971 haben wir die Lampenflora in zwei Höhlen von Rübeland (Harz) untersucht: in der Baumanns- und Hermannshöhle (im weiteren als BH und HH verkürzt). Folgende Pflanzen wurden determiniert:

B a u m a n n s h ö h l e :

15. Lampe: *Amblystegium Juratzkanum*, *Eucladium verticillatum*, *Brachythecium velutinum*.

28. Lampe: *Amblystegium riparium* f. *tenuis*, *Asplenium trichomanes*.

55. Lampe: *Bryum capillare*.

63. Lampe: *Taxiphyllum depressum*, *Eucladium verticillatum*.

68. Lampe: *Brachythecium velutinum*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*.

69. — 70. Lampen (Fotosaal): *Amblystegium Juratzkanum*, *Eucladium verticillatum*, *Brachythecium rutabulum*.

120. Lampe: *Pleurastrum insigne* (Chlorophyta).

Ausgang: *Homalothecium philippeanum*, *Barbula unguiculata* f. *cuspidata*.

H e r m a n n s h ö h l e :

5. Lampe: *Entophysalis atrovioacea* (Cyanophyta), *Elakatothrix* sp., *Cladophora* sp., *Stichococcus bacillaris* (Chlorophyta).

6. Lampe: *Brachythecium velutinum*, *Pterigynandrum filiforme*.

47. Lampe: *Funaria hygrometrica* c. sporog., *Dryopteris filixmas*, *Asplenium trichomanes*.

Schatzkammer: *Bryum capillare*.

Ausgang: *Achnanthes lanceolata*, *Achnanthes lanceolata* f. *capitata* (Chrysophyta), *Encalypta contorta*, *Barbula fallax*.

Frühere Angaben (Dobat 1969) wurden damit bestätigt bzw. ergänzt. Zwei Moose: *Eucladium verticillatum* und *Taxiphyllum depressum* sind troglophile, die anderen ubiquiste Arten. In der HH haben wir *Funaria hygrometrica* mit Sporogon gefunden, die Art lebte in 10 cm Entfernung von einer 300 W-Glühlampe. Die andere Moose und Farne waren steril.

2. Der heutige Zustand der pflanzlichen Invasion wurde geschätzt. In der BH sind 152, in der HH 140 Glühlampen installiert, um jede findet man durch-

schnittlich 1 m² Bewuchs. Man kann feststellen, daß eine allgemeine Beleuchtung die Entwicklung einer größeren pflanzlichen Biomasse ermöglicht (hauptsächlich Grünalgen), als die punktförmige. In der engen „Schatzkammer“ der HH sind Leuchtstoffröhren angebracht, hier leben überall Algen. Die schönsten Gebilde gehen in den Tropfsteinhöhlen zugrunde, weil sie beleuchtet werden. Pro Jahr braucht man 100 000 kWh zur Beleuchtung beider Höhlen.

3. Nach der Einführung elektrischer Lichtquellen entwickelt sich in den Höhlen eine immer größere Pflanzenmenge. Eine nach menschlichen Gesichtspunkten unangenehme Erhöhung der Primärproduktion in einem Ökosystem bezeichnet man in der Hydrobiologie als Eutrophierung. Ein entsprechender Vorgang spielt sich auch in den Schauhöhlen ab. Am Anfang verursacht die kleine Biomasse noch kein großes Problem, aber im weiteren wachsen die Algen in so ungeheuren Mengen, daß sie die Tropfsteine bedecken. Die große Gefahr bedeuten die Konsumenten, d. h. die pflanzenfressenden kleinen Tiere, welche sich auf Grund der vergrößerten Nahrungsbasis stark vermehren. Ungefähr 90 % der aufgefressenen Pflanzen wird in Form von Exkrementen an die Tropfsteingebilde zurückgelangen, und der bisher noch gefällige hellgrüne Überzug wird schwarz. Darum kann man nicht mit biologischen Methoden (z. B. durch Ansiedlung von Schnecken) die Lampenflora zurückdrängen. Organische und anorganische Gifte und UV-Strahlung, obwohl sie die Pflanzen vernichten könnten, wären ergebnislos, da der Rest verbleibt und durch das Licht autolytisch wird, -wieder wäre der ungewünschte schwarze Bezug das Ergebnis.

Zur Klärung des Problems muss man sich mit der Konzeption des oberflächlichen Umweltschutzes befassen: wir sollen nicht die schon ausgebildete Algenmenge vernichten, sondern deren Zustandekommen verhindern, mit gewisser Einschränkung der limitierenden Faktoren.

Erster begrenzender Faktor der Primärproduktion in der Höhle ist das Licht. Mit periodischer Beleuchtung (vgl. aber Hajdu 1971), mit rationaler Installierung der Scheinwerfer (Dobat 1969) kann man die Bepflanzung nur verlangsamen. Farbige bzw. grünes Licht ist ungeeignet: es wäre ein großer Verlust wenn wir die Tropfsteine nicht in Ihren natürlichen Farben sehen könnten.

Wichtiger limitierender Faktor ist zweitens das Wasser. Die einfach aufgebauten Pflanzen, wie es die Kryptogamen sind, benötigen eine reichliche Wasserversorgung. Ihrer Winzigkeit wegen reicht es schon aus, wenn die Wände von Feuchtigkeit glänzen, d. h. von einer dünnen Wasserhülle bedeckt sind. In der trockenen Eingangsregion leben wenige Algen, in unmittelbarer Nähe der Glühbirnen ist eine trockene Letalzone bemerkbar (Dobat 1966), rund um die Lichtquellen, wo Wandfeuchtigkeit fehlt, lebt nur eine geringe Lampenflora. Auf Grund dessen proponieren wir das Austrocknen der Höhle bzw. der Lampenregion. Praktisch besteht dies aus drei Teilaufgaben:

- a) nach Möglichkeit den oberflächlichen Wassernachschub vermindern;
- b) mit Infrarotlampen einige wohlbehütete Gebilde austrocknen (z. B. die „Kristallkammer“ in der HH);

c) eine allgemeine Austrocknung der belichteten Zone kann man erreichen, wenn mit einem neuen Schaltsystem ein Teil der Lampen in Reihe (fakultativ) eingeschaltet wird; so untergespannt strahlen die Glühbirnen hauptsächlich im infraroten Spektralbereich. Tropfsteine verlieren nichts an ihrem ästhetischen Wert mit der Austrocknung, jedoch werden sie noch mehr schimmernd.

Als wichtigen Einwand kann man erwähnen, daß die ausgetrockneten Tropfensteine nicht mehr wachsen können. Während hundert Jahren werden die Gebilde kaum mit paar Millimeter größer. Unter derselben Zeitabschnitt kann die Eutrophierung die Schönheit der Höhle vollkommen vernichten. Diesen Prozeß kann man am einfachsten und natürlichsten mit strengen Verkürzung der Beleuchtungsdauer verhindern (z. B. eine Stunde pro Tag-pro Woche). Wenn wir aus kulturellen und wirtschaftlichen Standpunkt das nicht tun wollen, so zwischen den noch wählbaren Alternativen der Verhinderung noch immer weniger schadet, und darum besser ist die Austrocknung.

Mit dieser relativ billigen Methode können wir die Letalzone ausdehnen. Dadurch wird die bisherige Zonierung verändert. Diese Zonierung gründet sich auf zwei Kryptogameneigenschaften: Agressivität bzw. Konkurrenzvermögen und Toleranz. In der Lampennähe überwachsen die Farne und Moose die Algen, am meisten entfernt sind die anspruchlosen Blaualgen. Wenn wir die Lampen nicht in hinreichendem Maße im Infrarotbetrieb arbeiten lassen, wird als sicheres Zeichen dafür statt der totalen Vernichtung eine Vermehrung der Blaualgen erfolgen.

Großes Gewicht muß man auf die Beseitigung des schon vorhandenen Überzuges legen. Von einem Abwaschen der Tropfsteine mit Salzsäure (HCl) — die man in den Rübeler Höhlen bisher verwendet hat — ist abzuraten. Die abgestorbene Kryptogamen sind damit noch nicht von den Gebilden entfernt. Unersetzlichen Verlust bedeutet zur selben Zeit eine Auflösung der Tropfsteine. Man muß mit viel Wasser und mit Bürste die Algen abreiben, doch weitere (glücklicherweise kleinere) Probleme bedeuten noch die endolitischen Algen (Palik 1938).

Wir sind in Übereinstimmung mit Herrn Dobat (1969), dass die Lampenflora vom Standpunkt des Speläobotanikers und Ökologen äußerst interessant ist, so daß in jeder Höhle an geeigneter Stelle ein „Refugium“ für die ungestörte Entwicklung der Pflanzen eingerichtet werden sollte.

LITERATURE

- DOBAT K., 1966: Die Kryptogamenvegetation der Höhlen und Halbhöhlen im Bereich der Schwäbischen Alb. Abh. Karst und Höhlenkunde, Reihe E, Heft 3: 1 — 153.
- DOBAT K., 1969: Neue Ergebnisse zur Lampenflora Deutschlands. Abh. V. Int. Kongr. Speläol. 4: B28/1 — 7.
- HAJDU L., 1971: Die heutige Lage der Algenforschung in den Höhlen und deren Probleme in Ungarn. Karszt- és Barlangkutatás 6: 103 — 116.
- PALIK P., 1938: Beiträge zur Kenntnis der litophyten Algenvegetation des Bükk-Gebirges. Index Horti Bot. Univ. Budapest. 3: 143 — 150.

SOUS-SECTION Db

ZOOLOGIE KARSTIQUE

Convocateurs: Dr. Jiří Vašátko,
Institut de Géographie, Académie des Sciences Tchécoslovaque Brno
Dr. Jiří Gaisler, CSc.
Université J. E. Purkyně, Brno

- Db 001 Bernasconi R. (Suisse) :
Les Bythiospeum (Molusques gastéropodes hydrobides) des eaux souterraines du Jura Franco-Suisse
- Db 002 Botosaneanu L. (Roumanie) :
Observations sur la faune aquatique souterraine de Cuba
- Db 003 Bouvet Y. (France) :
Particularités écologiques et physiologiques des Trichoptères cavernicoles
- Db 004 Čurčić B. P. M. (Yougoslavie) :
Les voies de l'évolution morphologique des Pseudoscorpions méditerranéens.
I. Le sous-genre Globochthonius Beier, 1931 (Chthoniidae, Pseudoscorpiones)
- Db 005 Deeleman-Reinhold Ch. L. (Pays-Bas) :
Relations taxonomiques entre les Troglolyphantes (Linyphiidae) cavernicoles et les formes habitant les terriers des petits mammifères
- Db 006 Deeleman-Reinhold Ch. I. (Pays-Bas) :
Notes sur l'évolution régressive dans le genre Troglolyphantes Joseph (Araneae, Linyphiidae) dans les grottes Yougoslaves
- Db 007 Delay B. (France) :
Ecologie et ecophysiologie des animaux peuplant la zone supérieure des massifs karstiques
- Db 008 Deltchev Ch. (Bulgarie) :
Genus Nesticus (Nesticidae, Araneae) from Bulgarian caves
- Db 009 Erdős L. (CSSR) :
Über das Nisten von Vögeln in unterirdischen Hohlräumen Mitteleuropas
- Db 010 Español F., Escolà O. (Espagne) :
La biospeleología en España
- Db 011 Gaisler J. (CSSR) :
Moravian caves as a natural habitat of bats (Chiroptera)
- Db 012 Ginet R., Pellenard F. (France) :
L'alimentation de Niphargus (Crust. Amphip. Troglobie) et la microflore du limon argileux souterrain
- Db 013 Guéorguiev V. B. (Bulgarie) :
L'Egéide et la formation de la faune troglobie terrestre en Europe, Afrique du Nord et en Asie occidentale
- Db 014 Henry J. P. (France) :
Contribution à l'étude du genre Proasellus (Crustacea isopoda asellota), l'espèce Cavaticus
- Db 015 Juberthie-Jupeau L. (France) :
Sur la biologie de la reproduction de Troglolaris anophthalmus
- Db 016 Kermode L. (Nouvelle Zélande) :
Glowworm Arachnocampa luminosa
- Db 017 Magniez G. (France) :
Observations sur la biologie des Stenasellidae (Crustacea isopoda asellota) des eaux souterraines

- Db 018 Mais K. (Autriche) :
Erfassung eines Kleinhöhlenbiotops am Beispiel der Mönchsberg-Tropfsteinhöhle in Salzburg (Österreich)
- Db 019 Massoud Z., Thibaud J. M. (France) :
Essai de classification des Collemboles « cavernicoles » Européens
- Db 020 Megušar F., Sket B. (Yougoslavie) :
On the nature of some organic covers in the cave-walls
- Db 021 Michalon E. (France) :
Description d'une station de *Mesophylax impunctatus* (Insectes Trichoptères, Limnephilidae) du Tassili N'Ajjer (Sahara oriental); redescription de la larve
- Db 022 Mitchell R. W. (USA) :
Introgression between the Mexican eyeless Characin fishes and their epigean ancestor, *Astyanax mexicanus*
- Db 023 Mitchell R. W., Cooke J. W. (USA) :
Preliminary morphometric comparisons of several populations of Mexican eyeless Characin fishes of the genus *Astyanax*
- Db 024 Mitchell R. W., Elliott W. R. (USA) :
The habitats of the eyeless Characin fishes of the genus *Astyanax*
- Db 025 Peck S. B. (Canada) :
Recent studies on the Invertebrate fauna and ecology of sub-tropical and tropical American caves
- Db 026 Peck S. B., Brock Fenton M. (Canada) :
The fauna of Canadian caves
- Db 027 Pérez F. L., Enrech F. (Venezuela) :
Estudio para la implantación en Venezuela de un centro subterráneo de investigaciones científicas
- Db 028 Pljakić M. A. (Yougoslavie) :
Entwicklungsgeschichte einiger Höhlenfaunaelemente im Lichte paläogeographischer Veränderungen auf der Balkanhalbinsel
- Db 029 Pretner E. (Yougoslavie) :
On the ecology of the allegedly cavernicolous beetles, with remarks on the classification of the alleged cave fauna
- Db 030 Racovitá G. (Roumanie) :
Considérations sur l'écologie des Coléoptères cavernicoles
- Db 031 Schaefer H. (RFA) :
Die Fledermäuse der Hohen Tatra — einst und jetzt
- Db 032 Uéno S. I. (Japon) :
The Fauna of the lava caves in the Far East
- Db 033 Skalski A. W. (Pologne) :
A study of the imigration of epigean invertebrates into caves
- Db 034 Sket B. (Yougoslavie) :
Gegenseitige Beeinflussung der Wasserpollution und des Höhlenmilieus
- Db 035 Sket B., Matjašić J. (Yougoslavie) :
Eine interessante unterirdische Hydroiden-Art aus Jugoslawien
- Db 036 Štěrba O. (CSSR) :
Zur Problematik der Erforschung der Fauna phreatischer Gewässer

Db 001

LES BYTHIOSPEUM (Mollusques gastéropodes hydrobides) DES EAUX SOUTERRAINES DU JURA FRANCO-SUISSE

Reno Bernasconi

Société Spéléologique de Suisse, Münchenbuchsee, Suisse

Les eaux souterraines karstiques du Jura franco-suisse et des plateaux annexes sont habitées entre autres par des mollusques prosobranches aveugles troglobies que la systématique actuelle attribue au genre *Bythiospeum*.

Dans le Jura français, *Bythiospeum* a été découvert par Michaud en 1831 et décrit comme *Paludina diaphana*. Entre 1869 et 1883, un grand nombre d'espèces de *Bythiospeum* attribuées aux genres *Hydrobia*, *Vitrella* ou *Lartetia* a été décrit par Paladilhe (*B. charpyi* Palad., *bourgouignati* Palad., *moussonianum* Palad.), par Clessin (*B. drouetianum* Cles.), par Locard (*B. michaudi* Loc., *terveri* Loc., *lacroixi* Loc., *burgundinum* Loc.) et par Bourgouignat (*B. rayi* BGT. in Loc.).

La première révision des *Bythiospeum* du Jura français, due à Locard 1883 citait 10 espèces; le regroupement de Germain 1931 réduisit ce nombre à 5. Après cette pléthore d'espèces, il n'y eut que deux nouvelles descriptions, soit le *Bythiospeum racovitzai* Germain en 1931 et le *Bythiospeum charpyi giganteum* Bernasconi en 1968.

Dans la partie suisse du Jura et ses annexes sur territoire allemand, 4 espèces de *Bythiospeum* attribuées au genre *Vitrella* ont été décrites par Clessin entre 1882 et 1887, soit *V. helvetica*, *häussleri*, *sterkiana* et *turricula*. Par la suite, les *Bythiospeum* de cette région ont fait l'objet de recherches par Bollinger 1909 et par Bornhauser 1913; ce dernier les rattacha aux 3 espèces *Lartetia helvetica*, *häussleri* et *suevica*. Il attira aussi l'attention sur les difficultés de reconnaître avec certitude ces espèces et montra l'existence de formes intermédiaires. De la région qui nous intéresse ont été signalés en 1935 — 1936 les *Bythiospeum rhenanum* et *lauterborni* de la nappe phréatique du Kaiserstuhl, et en 1962 un *Bythiospeum* attribué au *charpyi* dans des eaux karstiques près d'Interlaken.

Une révision de ces *Bythiospeum* est due à Bolling 1966 dans le cadre de sa révision des *Bythiospeum* allemands.

Un abondant matériel collectionné depuis 1964 dans les eaux karstiques du Jura franco-suisse a permis d'entreprendre un essai de révision basé sur l'étude conchyliologique. Vu la rareté d'individus vivants et les difficultés opératoires, l'anatomie des *Bythiospeum* n'a pas encore pu servir de base pour cette révision. La seule étude anatomique des *Bythiospeum* du Jura franco-suisse est due à Boeters 1971. L'analyse conchyliologique est d'ailleurs indispensable et parfaitement valable pour l'étude d'un très grand nombre d'individus.

Pour cette étude ont fait l'objet de caractérisations et de mesures des milliers de coquilles comme représentants de 72 populations.

Les descriptions et les dessins originaux ont été confrontés avec le matériel, y compris les types, déposé aux Musées de Genève, de Bâle et de Francfort et le matériel récent de mes collections. Cela a permis d'établir que nombre d'espèces n'avait été créé que sur des formes isolées d'alluvions ou sur des formes de réaction ou encore sur des formes juvéniles. On a pu aussi se rendre compte de l'extrême variabilité au sein des populations étudiées.

Le rang taxonomique des nombreuses espèces a été ainsi reconsidéré dans un vaste contexte et avec des possibilités de confrontation nouvelles ; cela a permis d'alléger considérablement la systématique des *Bythiospeum* du Jura franco-suisse et ses régions limitrophes.

Toutes les populations des bassins du Doubs et de l'Ain (départements du Doubs, de l'Ain et de la Haute Saône) appartiennent à la seule espèce *Bythiospeum diaphanum*. Les variations du galbe sont analogues aux triades reconnues pour les *Bythiospeum* de l'Allemagne méridionale par Bolling 1966.

La triade typique avec ses formes *bourgouignati* et *rayiformis* est localisée surtout dans le bassin de l'Ain. Une deuxième triade, le plus souvent mélangée avec la typique, représente la race *charpyi* avec ses formes *michaudi* et *drouetianum*, localisée surtout dans le bassin du Doubs.

La population de la rivière souterraine d'Azé en Saône-et-Loire a été considérée comme une nouvelle variété du *Bythiospeum diaphanum* (var. *azeanum*).

Les populations des plateaux français annexes à l'Ouest, situés dans les départements Côte-d'Or, Nièbres, Saône-et-Loire, constituent une sous-espèce bien différenciée. Ce *Bythiospeum diaphanum* subsp. *moussonianum* avec ses formes *burgundinum*, *rayi* et *lacroixi* s'étend du bassin du Solnan, affluent de la Seille-Saône, jusqu'au plateau de Langres.

Le Jura suisse occidental, cantons de Berne (Ajoie) et de Neuchâtel, représente une région de transition touchée à l'ouest par les formes du *Bythiospeum diaphanum* et à l'est par les formes du *Bythiospeum acicula*. Il est nullement étonnant que les chercheurs dans cette région aient attribué leurs trouvailles soit à *Bythiospeum helveticum* et *häussleri* soit à *Bythiospeum diaphanum* et *charpyi*. En réalité, il s'agit d'un groupe de populations assez homogène et caractéristique se rattachant au *Bythiospeum diaphanum* dont il représente une nouvelle sous-espèce : *Bythiospeum diaphanum* ssp. *francomontanum*, au sein de laquelle on distingue à nouveau une triade de formes, soit la *lacertosa*, la *charpyiformis* et la forme typique.

Dans le Jura central et oriental comprenant la Lützel, les cantons de Bâle, Soleure et Argovie, le Dinkelberg, le Randen et la plaine du Rhin au Kaiserstuhl, la situation est également complexe.

Dans sa révision de 1966, Bolling a rattaché les espèces *helvetica* et *häussleri* à *Bythiospeum acicula* ssp. *clessini* et les espèces *sterkiana*, *turricula*, *rhenana* et *lauterborni* à *Bythiospeum acicula* ssp. *sterkianum*, en se basant cependant uniquement sur des anciennes pièces de collection de musée. L'étude de l'abon-

dant et récent matériel de cette région a montré que toutes les populations constituent un même Formenkreis que je considère comme une sous-espèce bien caractérisée, définie et délimitée, soit le *Bythiospeum acicula* ssp. *helveticum*.

La réunion, proposée par Bolling, des populations du Jura suisse central et régions limitrophes au *Bythiospeum acicula clessini*, qui habite les bassins du Kocher, Jagst, Tauber et Nekar supérieur n'est pas justifiable. Les populations du groupe *sterkianum* au Randen et celles du groupe *rhenanum* au Kaiserstuhl sont considérées comme deux variétés de cette ssp. *helveticum*. A part ces variétés, il y a lieu de distinguer comme race distincte le *B. häussleri*, le plus souvent mélangé avec le *B. helveticum* typique.

Ce premier essai de révision a permis, je crois, de se rendre compte de la variabilité du *Bythiospeum*, des relations, affinités et différences entre les *Bythiospeum* du Jura français, du Jura allemand et du Jura suisse où deux grands Formenkreise se touchent. Cette révision constituera la base pour les recherches ultérieures dans ce domaine de malacologie souterraine.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNASCONI R., 1973 : Les Hydrobiidae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. III : Essai de révision des *Bythiospeum*. Ann. spéléol. (Paris), T. 28 (à paraître).

Db 002

OBSERVATIONS SUR LA FAUNE AQUATIQUE SOUTERRAINE DE CUBA

L. Botosaneanu

Institut de Spéléologie, Bucarest, Roumanie

Ayant fait des récoltes de faune souterraine aquatique pendant les expéditions biospéologiques cubano-roumaines de 1969 et 1973 à Cuba, je vais essayer de dégager ici quelques renseignements que nous apporte l'observation de cette faune, remarquable à plus d'un égard, ainsi que celle de ses habitats.

D'assez nombreuses grottes de toutes les provinces de Cuba ont permis des récoltes de faune aquatique. Une particularité des grottes de Cuba (du karstostygal plus exactement) qui frappe l'esprit du chercheur, c'est — dans la zone vadeuse ou de percolation temporaire — le grand nombre de gours remplis par une pâte noirâtre constituée surtout de guano de chauves-souris; pendant la saison sèche ce dépôt pâteux est surmonté par une couche d'eau douce de percolation ou de condensation (à 20,3—27 °C), dont l'épaisseur varie généralement de quelques mm à quelques cm seulement, bien que des quantités d'eaux plus importantes aient pu être observées dans certains cas. C'est l'habitat d'une faunule extrêmement dense, constituée essentiellement d'oligochètes, d'ostracodes, de larves de diptères (psychodides etc.) auxquels s'ajoutent des nématodes, des rabdocèles etc. Cette association peut ne pas être très intéressante du point de vue strictement faunistique, mais on doit souligner l'intérêt que présente l'existence, sous les tropiques, de cette « association de hydro-guanobies » qui n'a pas son équivalent dans les zones tempérées. Ainsi, la présence d'énormes colonies de chauves-souris et de dépôts fort importants de guano, caractéristiques des zones tropicales, peut mettre son empreinte sur les habitats aquatiques aussi.

Par contre, les gours sans dépôts de guano n'hébergent aucun des éléments de grande taille que nous venons de mentionner : leur faune est microscopique. Ajoutons que des animaux vivent, à Cuba comme en Europe, même dans les plus infimes remplis d'eau de percolation : dans les « microgours » dans les alvéoles des « têtes » des stalagmites, nous avons pu constater par exemple — tout comme dans les grands gours tapissés de calcite cristallisée — la présence de nombreux harpacticoïdes appartenant à des genres divers : Nitocrella, Canthosella, Elaphoidella, Parastenocaris (assez grande nombre d'espèces décrites par T. Petkovski).

Les cours d'eau souterrains permanents sont relativement rares à Cuba, ceux intermittents sont plus nombreux. Quelques éléments du plus haut intérêt ont pu être capturés dans des ruisseaux souterrains et surtout dans les accumulations d'eau laissées par ceux-ci sur le plancher des grottes actives, en période de sécheresse ; mentionnons : le cambarine *Procambarus niveus* Hobbs et Villa-

lobos retrouvé dans la localité d'où il avait été décrit (les grandes cuvettes remplies d'eau remanente dans le lit du ruisseau souterrain de la Gran Caverna de Santo Tomás); un très remarquable triclade dépigmenté et snophthalme, probablement d'origine marine, pris en grand nombre dans les laisses d'eau à fond tapisée d'argile, de la Cueva El Rabon (Charco Redondo); des coléoptères qui peuplent le ruisseau parcourant la plus profonde des grottes de Cuba (Cueva Jibara) et dont on a toutes les raisons de croire qu'ils sont pour le moins troglodites.

C'est toujours dans Cueva Jibara que j'ai pu mettre en évidence (probablement pour la première fois dans un pays tropical) l'existence d'une faune interstitielle dans les alluvions d'un ruisseau souterrain (troglorhythrostygal) faune comprenant des Ostracodes, Copépodes, Halacarides etc.

Mais l'habitat aquatique le plus passionnant qui s'offre aux yeux du biopéologue dans une grotte de Cuba, est celui représenté par les nombreux lacs d'eau douce en surface, mais présentant sans doute une stratification chimique enregistrant des variations et dont l'étude réserve des surprises (températures de l'eau enregistrées par nous en hiver-printemps : 22—22,2°C). Décrits sous le nom de « lagos freaticos », ces lacs que l'on trouve parfois en profondeur des grottes, mais parfois en proximité des entrées ou même sous de simples voûtes, à la lumière du jour (dans ces derniers cas il s'agit de cenotes plus ou moins typiques) sont de nombreux cas des parties constitutives d'énormes mappes de conduits et de fissures (zone noyée du karst) et leurs miroirs correspondent vraiment à la « water table ». Grâce aux efforts des chercheurs cubains et autres, de nombreux éléments troglobies (karstostygobies) de grande taille furent décrits ou simplement signalés des lacs des grottes de Cuba. Il s'agit : d'une éponge d'eau douce, unique représentant stygobie de ce groupe, découvert par Nuñez-Jiménez mais malheureusement resté non décrit; des isopodes cirolanides *Troglocirolans cubensis* (Hay) et *Haptolana trochostoma* Bowman ainsi que l'anthuride *Cyathura specus* Bowman; des amphipodes *Weckelia caeca* (Weckel) et *Paraweckelia silvai* Shoemaker; des décapodes *Typhlatya garciaci* Chace qui est un atyide, *Troglocubanus calcis* (Rathbun), *T. eigenmanni* (Hay), *T. gibarensis* (Chace) et *T. inermis* (Chace) — tous de palaemonides; des poissons *Lucifuga subterraeus* Poey et *L. dentatus* (Poey). Lors de nos recherches nous avons pu retrouver la plupart de ces stygobies de grande taille, dans leurs stations d'origine ou bien dans de nouvelles stations. Mes échantillons contenaient des nouvelles espèces de mysides, d'amphipodes et de décapodes. Les mysides sont *Antromysis subanica* Bacescu et Orghidan et *Spelaeomysis nuniezi* Bacescu et Orghidan; la première de ces espèces, correspondant très probablement à ce que Bolivar avait déjà signalé de la Cueva del Quintanal comme « *Antromysis* sp. », est maintenant connue d'une grotte de la zone de Aston, à la limite des Provinces Pinar del Rio et Habana, et d'une autre de la Péninsule de Guana-hacabibes; la seconde fut trouvée dans la même grotte de la zone de Aston mais aussi dans une grotte de l'îlot Caguanes, au N. de la Province Las Villas. Un amphipode nouveau, *Weckelia cubanica* Dancau, fut découvert dans deux

grottes de la zone de Aston. Une nouvelle espèce de décapode du genre *Typhlata* (*T. consobrina* Botosaneanu et Holthuis) est actuellement connue d'une grotte de Sierra de Cubitas et d'une autre de la Peninsula de Guanahacabibes. D'origine marine indiscutable dans la plupart des cas, montrant des degrés différents d'adaptation morphologique au milieu souterrain, à distribution généralement limitée et présentant dans de nombreux cas des affinités évidentes avec des troglobies dulcicoles des autres îles des Grandes et des Petites Antilles, des Bahamas, du Mexique, de Floride, des Galapagos, les remarquables crustacés et poissons des grottes cubaines sont appelés à jouer un rôle important dans l'éclucidation des problèmes paléobiogéographiques de la zone antillaise, des problèmes de l'origine des peuplements souterrains de cette zone.

La faune microscopique des lacs des grottes cubaines n'était pas du tout connue. Nos prélèvements montrent que cette fraction de la faune est particulièrement riche, deux des groupes les mieux représentés étant les ostracodes et les copépodes (cyclopoïdes et harpacticoïdes); signalons la présence des calanoïdes et celle des cladocères (des éléments épigés sont périodiquement introduits dans ces lacs, et en masse, à la suite des orages).

La vraie nature hydrologique des lacs des grottes de Cuba n'est pas toujours élucidée. Dans le cas des « grottes du type Aston » — qui sont à vrai dire des cenotes plus ou moins typiques — les lacs sont effectivement les parties accessibles à l'homme de la zone noyée, leurs miroirs correspondent à la « water table », ils méritent pleinement l'appellation de « lagos freaticos ». Mais j'ai vu aussi des « lacs » qui ne sont que des laisses de cours d'eau temporaires, d'autres qui sont plutôt des accumulations d'eau de percolation, et dans d'autres cas enfin on ne sait trop que dire. Nous allons évoquer ici brièvement le Lago Marti de Cueva Grande de Caguanes. Cette grotte d'un îlot au N. de la Province Las Villas possède un lac qui représente sans doute, par le pullulement de sa faune, une des stations aquatiques souterraines les plus extraordinaires du globe; spongiaires (apparemment disparus à présent), cladocères, ostracodes, copépodes cyclopoïdes et calanoïdes, amphipodes comme *Paraweckelia silvai* et *Hyalala azteca* (le premier, unique représentant des amphipodes en 1958, avait été apparemment éliminé par le second en 1969), mysidacés (*Spelaeomysis nuniezi*), isopodes anthurides (*Cyathura specus*), décapodes (*Troglocubanus gibarensis*), font de ce lac une des stations aquatiques souterraines les plus extraordinaires du monde, véritable laboratoire souterrain naturel où des recherches écologiques approfondies donneraient de remarquables résultats.

Il n'y a pas que les grottes qui permettent de jeter des regards vers les eaux circulant dans le karst à Cuba. La faune de quelques puits artificiels a pu être collectée soit à l'aide de l'engin de Cvetkov, soit par filtrage de l'eau extraite à l'aide de pompes. Les puits dont j'ai pu collecter la faune sont surtout des cylindres creusés dans la masse des calcaires ou des serpentinites, et qui aboutissent à une nappe d'eau douce ou légèrement saumâtre; à juger d'après le résultat des l'examination d'échantillons peu nombreux, la faune des puits de Cuba est assez riche et variée : polychètes, ostracodes, copépodes, isopodes

microparasellides, halacarides, hydracariens etc., tous ces groupes donnent leur contingent de formes à décrire, tandis que les éléments de taille considérable (cirolanides, décapodes, poissons) sont rarement présents dans les nappes accessibles par ces puits à l'encontre de ce que l'on sait des puits du Texas ou de ceux du Mexique.

Une carte du karst de Cuba montre l'énorme extension du karst sous-marin tout autour de l'île. Ce karst submergé est inaccessible ou biospéologue ignorant des méthodes de la plongée sous-marine, mais on peut se faire une idée du peuplement de cette extraordinaire « zone tampon » entre le domaine marin et celui des eaux douces du karst, en explorant les « grietas », fentes verticales peu profondes dans les calcaires des terrasses marines au voisinage du littoral, ou les « casimbas », sorte de puits naturels peu profonds creusés dans ces mêmes calcaires; plus ou moins éclairées, ces grietas et casimbas donnent accès à une eau fortement saumâtre en saison sèche mais dont la teneur en sels est sûrement fort amoindrie après les pluies d'orage; c'est l'habitat typique du décapode hyppolitide *Barbouria cubensis* (von Martens) connu seulement de Cuba et de l'île Gran Gayman, animal oculé d'une belle couleur rouge, qui est sans doute en voie de coloniser le domaine souterrain justement par l'intermédiaire de l'immense réseau de fentes dont les « grietas » et « casimbas » sont seules abordables pour l'explorateur. *Barbouria* est accompagné dans les grietas par des crustacés microscopiques absolument remarquables, tels l'ostracode *Thaumato-cypris orghidani* Danielopol (seconde espèce d'un genre qui n'était auparavant connu que par une espèce marine abyssale).

Je n'ai jamais eu l'occasion de faire des observations sur la faune des puits creusés dans les alluvions des grandes vallées, puits permettant donc de jeter un regard sur les vraies nappes phréatiques (eustygal). C'est une lacune à combler. En effet, il serait fort instructif de pouvoir comparer à Cuba les peuplements de la zone noyée des karsts et ceux des nappes phréatiques proprement dites.

Les milieux interstitiels de Cuba — et des Antilles en général — restaient vierges de toute recherche. J'ai pu faire d'assez nombreux sondages dans les plages marines (thalassostygal), aussi bien dans celles de la mer des Caraïbes que dans celles de l'océan Atlantique; les résultats ont été parfois excellents, parfois décevants; ce fut l'occasion de faire des observations sur l'extrême importance du facteur granulométrique dans la répartition de la faune dans le milieu interstitiel littoral (faune plus riche et variée dans les sables détritiques et meubles que dans les sables siliceux tassés ou à interstices remplis par du détritrus végétal). L'étude de plusieurs groupes a déjà fourni les premiers documents sur la faune mésopsammale des Grandes Antilles, tandis que d'autres groupes (nématodes, harpacticoïdes, tanaïdacs) sont à l'étude. Les polychètes interstitiels marins de nos récoltes, étudiés par Mme Hartmann Schröder, appartiennent aux genres *Hesionides*, *Eusyllis*, *Sphaerosyllis*, *Typosyllis* (avec la nouvelle espèce *T. botosaneanui* Hartmann Schröder) et *Namanereis*; un seul cyclopoïde (genre *Neocyclops*) a été décrit jusqu'à présent; l'ostracode *Pusella botosaneanui* Danielopol est l'unique représentant connu de la nouvelle famille des *Pusellidae*; ce sont les

isopodes microparasellides et microcerberides qui ont fourni le continent le plus important de nouveautés (une espèce de *Microcharon*, genre signalé pour la première fois des Amériques; une espèce de *Augeliera*, même situation; trois espèces de *Microcerberus*; un genre nouveau, *Yvesia* Coineau et *Botosaneanu*, qui est apparenté à *Microcerberus*; enfin, une espèce fort petite de *Cyathura*); parmi les acariens, les halacarides sont représentés par le bizarre *Halacarus anomalus* et les rhodacarides ont permis la description par Beron et Petrova de deux nouvelles espèces de *Rhodacarus*.

Avec ses eaux courantes soit intermittentes, traversant des zones calcaires, soit charriant beaucoup de limon qui vient colmater les interstices des graviers roulés, Cuba n'est un pays très propice pour des recherches sur la faune des sous-écoulements fluviatiles (rhytrostygal, milieu hyporhéique). Cependant, des endroits favorables peuvent être trouvés dans les montagnes cristallines, et les sondages Karaman-Chappuis que j'ai pu faire surtout dans les Mts Sagua-Baracoa ou au pied de la Sierra Cristal (Prov. Oriente) ont démontré sans conteste l'existence sous les tropiques d'une faune interstitielle dulcaquicole parfois riche et variée, dont il faut citer les nombreux ostracodes et amphipodes, les isopodes microscopiques (*Microcharon phreaticus* Coineau & Botosaneanu, *Cyathura* sp.), les thermosbaenacés, les hydracariens représentés par des éléments assez variés, les polychètes, les turbellariés etc. Mentionnons, comme élément négatif non dépourvu d'importance, l'absence des syncarides, jamais découverts en Amérique du N. et Centrale mais fort bien représentés en Amérique du S.

Des recherches biospéologiques sont actuellement en cours un peu partout en Amérique Centrale, qui non seulement font ressortir l'importance exceptionnelle de la région pour notre domaine, mais qui permettront sous peu de la considérer comme une des mieux connues. Le Mexique est systématiquement fouillé depuis des années par les chercheurs de U.S.A., auxquels viennent s'ajouter des missions italiennes et allemandes; une assez vive activité due à des chercheurs de plusieurs nationalités se déroule à Guatemala, à Panama, dans la plupart des Grandes et des Petites Antilles, ainsi qu'aux Bahamas (et aux Galapagos). Les expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba ont pour objectif de combler les lacunes les plus importantes qui subsistent dans la connaissance de la faune souterraine de la plus grande des îles antillaises. Parmi les résultats obtenus ou à entrevoir, mentionnons ceux concernant la biogéographie. En étudiant un important groupe de la faune hypogée terrestre de Cuba, les isopodes oniscoïdes, Vandel (1972) arrive à la conclusion que « la totalité des espèces . . . représentent des rélictés d'origine sud-américaine » et que « nous sommes conduits à interpréter l'île de Cuba — et probablement les autres constituants des Grandes Antilles — comme une terre qui s'est détachée de l'Amérique du Sud . . . »; la comparaison des faunes aquatiques souterraines de Cuba avec celles des terres voisines, conduit parfois à une conclusion qui corrobore celle de Vandel mais parfois (par exemple dans le cas de certains éléments d'origine marine) à une conclusion radicalement différente : nette.

parenté avec la faune du Mexique par exemple; il faudra élucider les causes de cette apparente contradiction.

Mais les résultats écologiques promettent, eux aussi, d'être intéressants. Nos recherches apporteront une contribution au problème des sous-division du domaine aquatique souterrain dans les conditions d'un climat chaud et humide, de la manière dont s'articulent entre elles ces sous-divisions. Ensuite ces recherches permettront de compléter la réponse récemment donné par R. Mitchell à un des problèmes majeurs de la biospéologie : celui des différences entre les communautés cavernicoles des zones tempérées et tropicales, et des causes de ces différences. Enfin — last but not least — c'est sous ses aspects les plus typiques et en même temps les plus variés que pourra être surpris ici, dans son déroulement même, le passionnant processus de la colonisation du domaine aquatique souterrain par les éléments originaires de la mer et ayant utilisé comme voie de pénétration soit le domaine interstitiel, soit celui des fentes et fissures des calcaires littoraux.

L. Botosaneanu

REMARKS ON THE SUBTERRANEAN AQUATIC FAUNA OF CUBA

SUMMARY

Short account on some achievements of the cubano-romanian biospeleological expeditions to Cuba in the study of the aquatic subterranean faunas. The following divisions of the aquatic subterranean realm are reviewed together with their most characteristic faunal elements: "guano pools" and rimstone pools in the vadose zone of the caves; underground streams; water tabel (and other) lakes in the caves; "pozzos" carved in the limestone, and "grietas" which are vertical clefts in the limestone of marine terrasses, giving access to fresh — or to brackish water; the interstitial of the marine beaches; the underflow of running waters.

At present, thorough biospeleological research is carried out almost everywhere in Central America; Cuba, which remained until recently rather poorly investigated, proves to be one of the most remarkable areas from this points of view. A few of the most interesting problems raised in the course of the study of the underground aquatic fauna of Cuba are listed. An interesting biogeographical problem is the following: some of the subterranean aquatic elements prove to be nearly related to elements belonging to the fauna of the other Antilles and of Mexico, but not to the South-American fauna (as is the case for some terrestrial groups). The research carried will bring a contribution to the problem of the divisions of the aquatic subterranean realm and of their reciprocal relations, under a warm and humid climate; it will also contribute to give an answer to the problem of the differences between temperate and tropical cave communities; finally, it allows to perceive in its very progress the process of colonization of the subterranean freshwaters by elements of marine origin, either through the interstitial realm or through the fissures of the littoral limestones.

Db 003

PARTICULARITÉS ÉCOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DES TRICHOPTÈRES CAVERNICOLES

Yvette Bouvet

Biologie Souterraine, Université Claude-Bernard, Lyon, France

Les inventaires de la faune des grottes portent souvent mention d'Arthropodes troglaxènes, subtroglophiles ou troglophiles, qui appartiennent à l'association pariétale (Motas and Coll., 1967). Les Trichoptères constituent l'un des ordres d'Insectes les mieux représentés au sein de cette association pariétale. Sur le plan systématique, les Trichoptères cavernicoles sont classés, parmi les Limnephilidae Stenophylacini, dans le groupe de Stenophylax. Les espèces de ce groupe restreint « constituent la presque totalité des Trichoptères cavernicoles » (Schmid, 1957). Il faut cependant remarquer, dans les récoltes sérieuses de Trichoptères cavernicoles (Moretti et Gianotti, 1961; Botosaneanu, 1966) la présence de représentants d'autres familles; mais de telles récoltes demeurent exceptionnelles, car les individus ainsi capturés ne peuvent être considérés que comme des troglaxènes accidentels. Seul le groupe de Stenophylax peut être qualifié de subtroglophile.

CYCLE BIOLOGIQUE

Le cycle biologique des Trichoptères cavernicoles se déroule sur une année et comporte une seule génération. Sa chronologie a été déterminée par des observations dans le domaine naturel et par des élevages au laboratoire (Bournaud, 1971; Bouvet, 1971); les pontes, émises dans les ruisseaux épigés à l'automne (octobre—novembre), donnent naissance en novembre à des larvules de premier stade; les cinq stades larvaires se succèdent de novembre à mars—avril; la nymphose intervient alors et l'émergence des imagos se produit d'avril à juin. Les adultes prennent leur vol vers les grottes, où ils estivent de juin à septembre.

Ce cycle présente plusieurs aspects originaux.

Tout d'abord, les adultes accomplissent deux migrations au cours de leur vie :

- la première les conduit du ruisseau épigé à la grotte où ils estivent;
- la seconde les mène de la grotte au ruisseau épigé, lors de la période de ponte (Bouvet, 1972).

L'estivation des imagos correspond à une diapause ovarienne; en effet, à l'émergence, les femelles possèdent des ovaires dont les ovocytes n'ont pas subis la vitellogenèse; il faut attendre le mois de septembre pour assister à une reprise du développement ovarien; celui-ci aboutira à la formation des ovules,

au moment de la migration grotte—ruisseau (Bouvet, 1972). Cette diapause entraîne un allongement important de la durée de la vie imaginale des Trichoptères cavernicoles par rapport à celle des Trichoptères strictement épigés sans diapause, puisque les femelles de *Micropterna testacea* par exemple, pondent après 190 à 200 jours de vie imaginale (Bournaud, 1971).

Enfin, les femelles des espèces cavernicoles pondent le plus souvent dans de petits cours d'eau dont la particularité est de s'assécher en été. Les pontes sont d'ailleurs fréquemment déposées à sec, l'éclosion des larvules de premier stade commence alors dans la masse mucilagineuse qui enrobe les œufs. La diapause serait, dans ces conditions, le moyen d'atteindre la saison automnale de remise en eau des ruisseaux où se développent les larves (Decamps, 1968).

BIOGÉOGRAPHIE ET TROGLOPHILIE

Le groupe de *Stenophylax troglophile* colonise de très nombreuses grottes en Europe et même en Afrique. La répartition géographique des différentes espèces, assez homogène, a été étudiée entre autres par Botosaneanu (1966, 1967), Bouvet et Ginet (1969), Moretti et Gianotti (1961, 1964), Schmid (1957).

Du nord au sud, nous observons un degré de troglophilie croissant (Motas and Coll., 1967) chez ces espèces qui semblent exiger des conditions de milieu rigoureuses à l'état adulte : température basse (0 à 14° C), humidité atmosphérique proche de la saturation (95 à 100 %), obscurité ou lumière très atténuée.

Au nord de leur aire de répartition, les espèces du groupe de *Stenophylax* se trouvent dans des régions dépourvues de grottes, alors qu'au sud, les adultes sont strictement inféodés au domaine souterrain en période d'estivation. Il semble donc que les Trichoptères partent à la conquête du milieu cavernicole lorsque les conditions de milieu l'exigent.

Cependant, Jeannel (1950) pensait que le groupe n'évoluait pas vers un état troglobie.

Il serait intéressant d'étudier la physiologie des Trichoptères qui ont été découverts récemment au Tassili n'Ajjer (Sahara oriental) (Michalon, 1973); dans cette région au climat désertique rigoureux, le seul moyen de survivre pour l'espèce consiste à accomplir la totalité de son cycle biologique dans les grottes et les fissures qui sillonnent ce massif gréseux. Il est donc très remarquable de constater qu'une même espèce, subtroglophile sous des latitudes tempérées, devient pratiquement troglophile ou subtroglobie en Afrique.

Il reste à préciser si une telle évolution de comportement correspond à une adaptation physiologique de l'espèce à la vie cavernicole ainsi qu'à définir si le groupe de *Stenophylax* évolue actuellement vers l'état troglobie.

BIBLIOGRAPHIE

- BOTOSANEANU L., 1966 : Genurile *Stenophylax* Kol. și *Micropterna* Stein (Trichoptera) în România. Prezentare cu caracter statistic. Lucr. Inst. speol. « Emil Racovita », V. 99 — 114.

- 1967 : Limnofauna Europaea : Trichoptera. In : Illies, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 285—309.
- BOUVET Y., 1971 : Écologie et biologie des Trichoptères cavernicoles. Thèse 3^e cycle, minuskp., Lyon, 57 p., 11 pl., 17 fig.
- 1972a : La migration des Trichoptères cavernicoles. Mise en évidence par piégeage lumineux. Int. J. Spéléol., IV, 67—75.
- 1972b : La diapause des Trichoptères cavernicoles. Bull. Soc. zool. Fr. 96(4), 375—384.
- GINET R., 1969 : Données biologiques et biogéographiques sur le groupe de *Stenophylax* cavernicole en France (Insectes Trichoptères). Bull. Soc. linnéen., Lyon, 10, 334—349.
- BOURNAUD M., 1971 : Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles. Bull. Soc. linnéen., Lyon, 7, 196—211.
- DECAMPS H., 1968 : Vicariances écologiques chez les Trichoptères des Pyrénées. Ann. Limnol. IV(1), 1—50.
- JEANNEL R., 1950 : Quarante années d'explorations souterraines. Not. biospéol. VI, 93 p.
- MICHALON E., 1973 : Description d'une station de *Mesophylax impunctatus* (Trichoptères Limnephilidae) du Tassili n'Ajjer (Sahara oriental) et redescription de la larve. 6^e Congr. Int. Spéléol., Olomouc, Tchécoslovaquie, 1—18 septembre 1973.
- MORETTI G. P., GIANOTTI F. S., 1961 : Aggiornamento e ragguagli sui tricoteri cavernicoli italiani. Atti Accad. naz. ital. Entomol. VIII, 284—306.
- GIANOTTI F. S., 1964 : Nuove informazioni sui tricoteri cavernicoli italiani. Atti Accad. naz. ital. Entomol. XII, 190—198.
- SCHMID F., 1957 : Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* McL. Museo Zool. II(2), Barcelona, 51 p.

Db 004

**LES VOIES DE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE
DES PSEUDOSCORPIONS MÉDITERRANÉENS.
I. LE SOUS-GENRE GLOBOCHTHONIUS BEIER, 1931
(CHTHONIIDAE, PSEUDOSCORPIONES)**

Božidar P. M. Ćurčić

Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Beograd, Yougoslavie

Les spécificités de la dentition de la pince des représentants du sous-genre *Globochthonius* Beier 1931 donnent, d'après nous, la possibilité d'établir une série des espèces, dont les membres successifs diffèrent entre eux par le nombre, par la forme et par la disposition des dents aux doigts de la pince (Ćurčić, sous presse). Les caractères principaux de la dentition dans cette série consistent dans une réduction progressive du nombre des dents et, du même coup, dans leur éloignement croissant et dans leur redressement graduel. Conformément à cela, les membres initiaux de la série présentent aux doigts de la pince des dents serrées les unes contre les autres et dirigées en arrière, tandis que les membres terminaux de cette série possèdent des dents espacées et droites.

D'après les opinions de certains auteurs, ainsi que par l'étude de la dentition, on peut faire des conclusions sur la primitivité et sur l'âge relatif de chaque groupe des espèces dans le cadre du sous-genre *Globochthonius*. En relation avec cela, von Helversen (1968), en étudiant d'autres genres des Chthoniidés, entre autres choses au point de vue de la dentition aussi, a constaté que les formes à dents espacées et droites (comme c'est le cas, par exemple, avec le genre *Troglochthonius* Beier 1939), proviennent d'éléments archaïques (le genre *Paraliochthonius* Beier 1956), dont la pince est caractérisée par des dents serrées les unes contre les autres et dirigées en arrière. De même, par l'analyse de la dentition, mais cette fois-ci dans le cadre du sous-genre *Globochthonius*, Dumitresco & Orghidan (1964) ont constaté que les espèces à dents serrées et dirigées en arrière représentent les formes les plus primitives du sous-genre *Globochthonius*. Dans notre cas, dans la série des *Globochthonius*, le groupe des espèces que forment les membres initiaux de la série (comme par ex. : *abnormis* Beier 1939, *simplex* Beier 1939, *vandeli* Dumitresco & Orghidan, et *globifer* Simon 1879) est plus primitif que le groupe auquel appartiennent les membres terminaux de la série (c'est-à-dire les espèces : *cerberus* Beier 1939, et *polychaetus* Hadži 1937). Quant à leur origine, il est tout-à-fait probable que les membres terminaux de la série (avec des dents espacées et droites) proviennent des formes présentant le type primitif de la dentition (c'est-à-dire avec des dents serrées les unes contre les autres et dirigées en arrière).

A juger d'après la répartition des espèces, le *Globochthonius* est un élément

caractéristique de la région nord-méditerranéenne. Le centre de son répartition est situé dans la péninsule des Balkans, à savoir : dans la partie occidentale de la Yougoslavie. La diversité de ces formes dans les Dinarides indique que la radiation la plus intense de ce sous-genre s'est faite dans des stations souterraines, la karstification ayant été très favorable à la formation des éléments endémiques.

Du point de vue paléogéographique, le sous-genre *Globochthonius* est un habitant archaïque de la péninsule des Balkans et, d'après la distribution actuelle de ses espèces, on peut le considérer comme un reliquant de l'ancienne faune tertiaire dans la région des anciennes terres émergées balkaniques. La disjonction entre les aires de certaines de ses espèces balkaniques nous force à supposer que ce sous-genre est d'âge paléogène, lorsque les anciennes terres balkaniques étaient représentées par un massif continental continu. La grande ancienneté des *Globochthonius* est confirmée par la trouvaille de l'espèce *globifer* dans les Alpes franco-italiennes. En rapport avec cela, il est intéressant de faire remarquer que la partie occidentale des terres émergées méditerranéennes était en liaison directe avec les terres balkaniques encore au cours du Paléocène (Furon 1950, 1959; Aubouin et al. 1967).

Les bords occidental et oriental de l'aire de répartition des *Globochthonius* peuplent les espèces lesquelles, d'ailleurs, appartiennent aux membres les plus primitifs de la série analysée. Ce fait nous autorise à admettre que le sous-genre *Globochthonius* avait jadis, dans la région septentrionale de la Méditerranée, une répartition plus large, surtout quant à ses formes d'organisation primitive. Dans la région des Alpes dinariques, cependant, il se manifeste une hétérogénéité des éléments de ce sous-genre, à partir des plus primitifs et moins primitifs (qui proviennent d'Herzégovine et de la région adriatique au sens plus large) jusqu'aux formes dont la dentition ne présente pas de traits primitifs (et lesquelles, d'ailleurs, peuplent la région continentale plus intérieure). Ce spectre des espèces dinariques montre d'une manière claire que, dans le cadre d'un sous-genre relativement très ancien, comme c'est le cas avec le *Globochthonius*, une radiation très intense et une expansion des espèces et des sous-espèces se sont faites dans les conditions des changements lesquelles ont eu lieu, au cours du Néogène, dans la région citée ci-dessus.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBOUIN J., BROUSSE R., LEHMAN J.-P., 1967 : Précis de géologie. II. Dunod (Paris).
- BEIER M., 1931 : Zur Kenntnis der Chthoniiden. Zool. Anz. 93, 49–56.
- 1932 : Pseudoscorpionidea. I. Subordn. Chthoniinea et Neobisiinea. In: Das Tierreich, 57, 1–258.
- 1939 : Die Höhlenpseudoscorpione der Balkanhalbinsel. Stud. allg. Karstforsch. Brünn, Biol. Ser., 4, 1–83.
- 1956 : Ein neuer *Blothrus* aus Sardinien, und über zwei Pseudoscorpione des westmediterranen Litorals. Fragm. Entom., 2, 55–63.
- 1963 : Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterscorpione). Akademie-Verlag (Berlin).
- ĆURČIĆ B. P. M., 1972 : Nouveaux Pseudoscorpions cavernicoles de la Serbie et de la Macédoine. Acta Mus. Mac. Sci. Nat. 12, 141–161.

- (sous presse) : Le sous-genre *Globochthonius* Beier 1931 (Chthoniidae, Pseudoscorpiones, Arachnida) dans la Méditerranée nord-occidentale : *Chthonius* (G.) *globifer* Simon, 1897. *Wiss. Mitt. Landesmus. Bosn. Herzeg.*, 4C.
 - (sous presse) : Le sous-genre *Globochthonius* Beier 1931 (Chthoniidae, Pseudoscorpiones) : considérations taxonomiques et implications biogéographiques. *Bull. Int. Acad., Serbe, Beograd*.
 - (sous presse) : Pseudoscorpiones. In : *Catalogus faunae Jugoslaviae. Dissert. Acad. Slovène, Ljubljana*.
- DUMITRESCO M., ORGHIDAN T., 1964 : Contribution à la connaissance des Pseudoscorpions de la Dobroudja. *Ann. Spéléol.* 19, 599—630.
- FURON R., 1950 : Les grandes lignes de la paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). *Vie et Milieu* 1, 131—162.
- 1959 : *La Paléogéographie*. Payot (Paris).
- HADŽI J., 1930 : Contribution à la connaissance des Pseudoscorpions cavernicoles. *Glas Acad. Roy. Serbe*, 140, 1—36.
- 1937 : Pseudoskorpioniden aus Südserbien. *Bull. Soc. Sci, Skoplje*, 5/6, 13—38, 151—187.
- HELVERSEN O. von, 1968 : *Troglochthonius doratodactylus* n. sp., ein troglobionter Chthoniide. *Senckenbergiana biol.* 49, 59—65.
- LASKAREV V., 1924 : Sur les équivalents du Sarmatien supérieur en Serbie. *Rec. Trav. offerts à M. J. Cvijić, Belgrade*, 73—85.
- SIMON E., 1879 : Chernetes. In : *Les Arachnides de France, T. VII contenant les Ordres des Chernetes, Scorpiones et Opiliones*, 7, 1—78.
- 1898 : *Studio sui Chernetes italiani conservati nel Museo Civico di Genova. Ann. Mus. Stor. Nat. Genova* 19, 20—24.

Db 005

RELATIONS TAXONOMIQUES ENTRE LES TROGLOHYPHANTES (LINYPHIIDAE) CAVERNICOLES ET LES FORMES HABITANT LES TERRIERS DES PETITS MAMMIFÈRES

Christa L. Deeleman-Reinhold
Sparrenlaan, Ossendrecht, Pays Bas

Depuis plus de cinq années mes études se portent sur la systématique et la zoogéographie des araignées cavernicoles du genre Troglodyphantes en Yougoslavie. Les Troglodyphantes sont des petits araignées rougeâtres, plus ou moins pigmentées, à abdomen unicolore, blanchâtre ou grisâtre et à longues pattes, qui tissent des toiles horizontales très fines dans les crevices et anfractuosités des parois des grottes, ou par terre entre les gros blocs et éboulis. Leurs organes copulateurs sont hautement spécialisés et se composent de plusieurs éléments offrant d'amples points de départ pour établir leurs liens phylogénétiques.

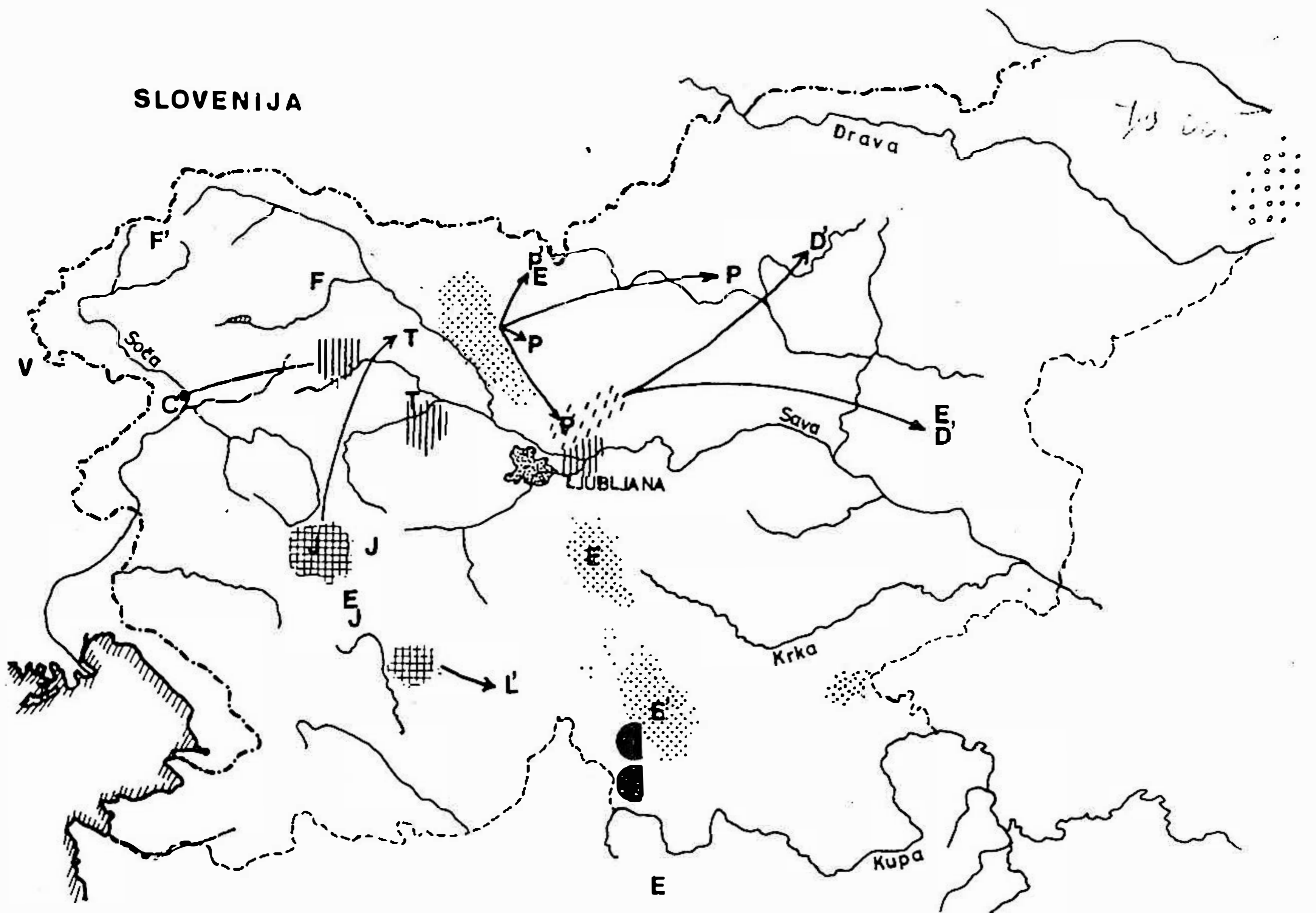
La plupart des environ 70 espèces connues actuellement en Europe — dont la moitié vit en Yougoslavie — n'est connue que des grottes; cependant, quelques espèces ont été prises non seulement dans les grottes mais aussi dans diverses situations humides épigées, par exemple dans des forêts ombrageuses, des marécages et dans des crevices à d'altitudes élevées dans les Alpes. Les Troglodyphantes évitent la plaine et les altitudes au - dessous de 400 m.

Les prospections de la faune terricole des forêts en Slovénie, réalisées par l'arachnologue Slowène A. Polnec (1969) ont établi la présence de quelques espèces nouvelles du genre Troglodyphantes peuplant les terriers de petits mammifères (*Sorex*, *Apodemus*, *Clethrionomys*), creusés dans la couche humide formée par les feuilles caduques des arbres feuillus. Cette découverte m'a incitée à étendre mes explorations à ce biotope. (Cartes I, II.)

Bien que les résultats soient encore fragmentaires, la prospection de ce biotope¹⁾ a permis de mettre en évidence la présence d'abondantes populations d'espèces diverses, parentées aux espèces cavernicoles, non seulement en Slovénie, mais dans toutes les Dinarides. Il s'est avéré que ce biotope héberge une biomasse probablement plus importante que celle des cavernes. L'ensemble de petits tunnels, galeries d'un diamètre d'environ 3—6 cm est en continuité avec de petites cavités comprises entre les blocs et éboulis couverts de humus dans les fonds des forêts et offre un abri à toute une faune microcavernicole exigeante

¹⁾ Grâce à une subvention de l'Organisation Néerlandaise pour le Développement de la Recherche Scientifique (Z. W. O.), j'ai pu entreprendre deux voyages spéciaux en 1971 et 1972 pour inventorier la faune cavernicole et sylvicole de Slovénie et Croatie du Nord.

Carte I : Répartition des Troglolyphantes cavernicoles et humicoles en Slovénie



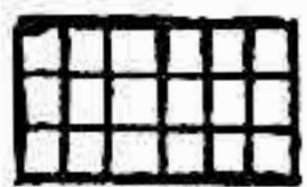
Lettres : espèces cavernicoles.

Hachures : espèces humicoles. Les flèches relient d'espèces parentées.

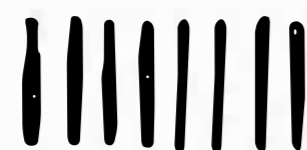
Espèces humicoles

F : *T. fagei* Roewer; F : *T. spec. prope fagei* Roewer; T : *T. typhlonetiformis* Kratochvil;
 J : *T. jamatus* Roewer; E : *T. excavatus* Fage; P : *T. polyophthalmus* Joseph; P : *spec. prope*
T. polyophthalmus; D' : *spec. prope T. diurnus* Kratochvil ; V : *T. spec. nova*; L' : *spec.*
prope T. likanus; C : *T. cruentus* Brignoli.

Espèces humicoles.



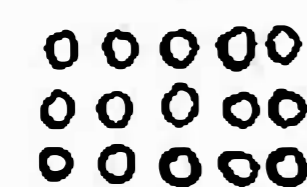
Troglolyphantes confusus Kratochvil



Troglolyphantes poleneci Wiehle



Troglolyphantes prope polyophthalmus Joseph



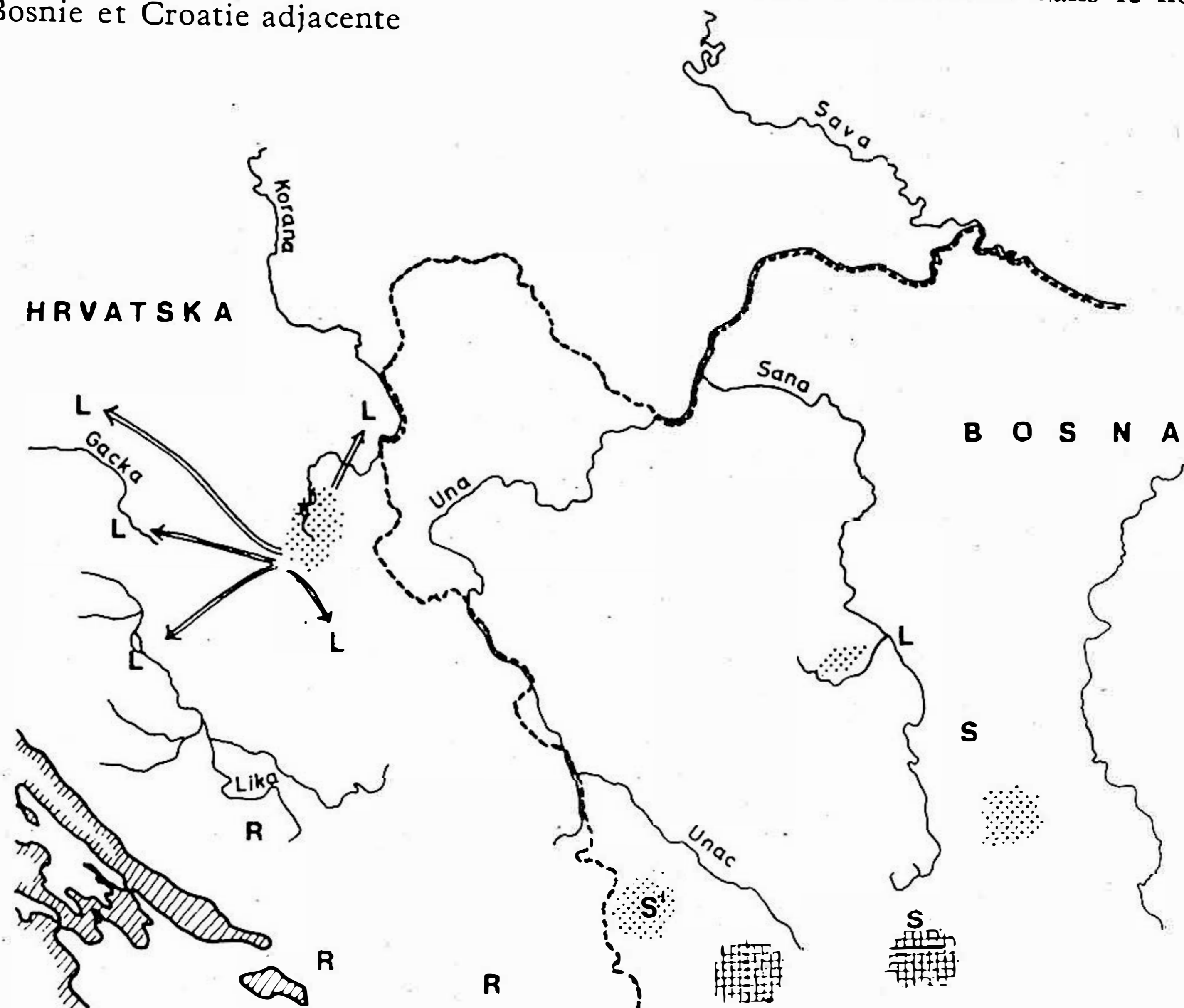
Troglolyphantes spec.



Troglolyphantes prope diurnus Kratochvil

en ce qui concerne l'humidité et la stabilité de température. Ces espaces souterrains sont effectivement protégés contre les vicissitudes de l'extérieur par une couche de feuilles caduques en décomposition de 5–15 cm d'épaisseur. Le

Carte II : Répartition des Troglolyphantes cavernicoles et humicoles dans le nord-ouest, de Bosnie et Croatie adjacente



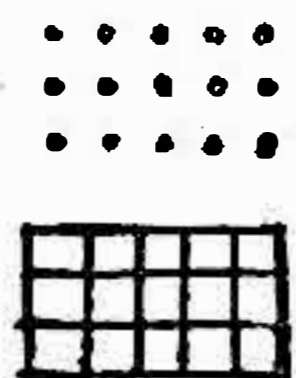
Lettres : espèces cavernicoles.

Hachures : espèces humicoles.

La flèche double relie des populations d'une même espèce.

Espèces cavernicoles : L : *T. likanus*; R : *T. spec.*; S : *Stygohyphantes Kratochvil*

Espèces humicoles :



Troglolyphantes likanus

Lepthyphantes centromeroides Kulczyński

microclimat est en effet semblable à celui des grottes : humidité voisine à la saturation, température à fluctuations largement réprimées. Je me référerai à ce biotope comme « humicole ». Les forêts du hêtre (*Fagus*), et de la châtaigne (*Castaneus*) sont particulièrement propices, certaines espèces du chêne (*Quercus*) également, mais celles du charme (*Carpinus*) ne s'y prêtent pas. La couverture des feuilles en décomposition ont une action fort isolatrice : dans une hêtraie, j'ai mesuré à la surface une température de l'air de 15,2 °C et dans un terrier à 20 cm de profondeur une température de 5,5 °C. Un autre jour en avril la température à la surface fût de 1,9 °C, dans un terrier de 12 cm de profondeur 4,4 °C.

Le microclimat présentant de fortes similitudes avec celui des grottes, l'espace dans les terriers est par contre beaucoup plus serré. Il existent par conséquent de grands écarts dans les étendues des toiles : 6 cm au maximum de diamètre dans un terrier, jusqu'à 25 cm de diamètre dans les grottes.

Les caractères communs à toutes les espèces de *Troglolyphantes* humicoles

sont les pattes relativement courtes, le pigment réduit et les yeux non régressés.

Le domaine microcavernicole décrit ci-dessus est comparable au domaine interstitiel des cavernicoles aquatiques. Il faut rappeler le travail de Magniez (1971) sur les milieux de vie du crustacé troglobie aquatique *Stenasellus virei* en France. Cet auteur a démontré que cet espèce, connue depuis plus de 50 ans des eaux de grottes, colonise également les interstices des graviers et sables des eaux phréatiques et des sous-écoulements des rivières, de façon que son aire de répartition s'étend bien au-delà des limites des terrains karstiques. Chacune des cinq sous-espèces reconnues est limitée à une ou plusieurs biotopes, tandis que leurs aires de répartition sont partiellement imbriquées.

Étudions maintenant la dispersion des Troglohyphantes. La figure 1 montre la répartition des espèces cavernicoles et humicoles en Slovénie. Les hachures et pointillés indiquent les forêts dans lesquelles nous avons mis au jour la présence d'espèces humicoles de Troglohyphantes, tandis que chaque lettre représente une espèce cavernicole. Les flèches relient des formes proches parentes. Une issue surprenante c'est que l'espèce dynamique : *T. excavatus* qui est largement répandue dans des biotopes épigés et hypogés, fait défaut dans les terriers des mammifères. En général, les espèces humicoles ont de proches parentes dans les cavernes d'autres régions, exception faite d'une espèce vivant dans l'extrême orient de la Slovénie. Jusqu'ici nous ne sommes pas réussis à mettre au jour la présence d'une même espèce à la fois dans une caverne et dans le fond des forêts de la même région. Il faut tout de même admettre que les aires indiquées des espèces humicoles reflètent les activités des prospecteurs plutôt que la répartition actuelle des espèces humicoles; la faune de la Slovénie orientale par exemple est pratiquement inexplorée à ce point de vue.

Dans la Slovénie centrale, nous avons pu mettre au jour la présence de trois espèces étroitement parentées (la série « polyophthalmus »), présentant trois stades consécutives d'évolution régressive.¹⁾ Quelles sont leurs relations mutuelles en ce qui concerne écologie et dispersion? La forme ayant la taille la plus grande (*T. polyophthalmus* s. s. Joseph), une vraie troglobie à yeux fortement régressés a été établie dans les grottes de trois régions. Dans chacune de ces stations, l'entrée des grottes est entourée par des forêts de hêtre. Les fouilles des fonds de forêts entourant les grottes de la station la plus méridionale (Domžale) ont résulté en la découverte d'un Troglohyphantes humicole dans la proximité immédiate de l'entrée d'une grotte; il s'agit d'une espèce appartenant à un autre groupe, celui de *T. diurnus*, ayant des représentants cavernicoles dans la Styrie méridionale. (Carte I.) Nos explorations entreprises dans les forêts entourant les grottes près de Cerklje n'ont pas encore permis la mise en évidence de la présence de Troglohyphantes humicoles, tandis que la station la plus orientale (Doblovlje) n'a pas encore été visitée.

La deuxième forme dans la série polyophthalmus, oculée, est cantonnée

¹⁾ Voir aussi mon « Notes sur l'évolution régressive dans le genre Troglohyphantes Joseph dans les grottes yougoslaves » dans ce volume.

dans une grotte près de la frontière autrichienne. La grotte se trouve à une altitude de 1100 mètres, elle est entourée de forêts de sapins et il est fort peu probable que celles-ci abritent des Troglodyphantes humicoles.

La troisième forme enfin, humicole, est répandue sur une vaste étendue immédiatement à l'ouest et au sud de l'aire des deux espèces précédentes.

Nous avons établis d'autres incidents de cohabitation d'espèces de Troglodyphantes non parentées dans les deux niches écologiques d'une même région :

Les forêts entourant les grottes abritant le petit Troglodyphantes typhlo-netiformis Kratochvil aveugle, ont été colonisées par le *T. poleneci* Wiehle, espèce dérivant d'une souche différente. De même, dans les grottes de la région de Postojna (Carbiole intérieure) se sont installés les *T. jamatus* Roewer, à yeux réduits, tandis que les forêts de la même région hébergent le *T. confusus* Kratochvil, espèce fort affine à *T. likanus*, qui est répandue en Slovénie méridionale et en Croatie.

La carte II montre la répartition des Troglodyphantes dans la partie nord-ouest de la Bosnie et la Croatie adjacente. La flèche double relie de formes identiques. Ici, la faune des Troglodyphantes est beaucoup plus pauvre en espèces qu'en Slovénie. De vastes étendues ont été colonisées par une seule espèce, *T. likanus*, qui vit dans les grottes aussi bien que dans le domaine des petits souris sylvicoles. Il faut remarquer que presque toute la surface de la région Lika a été déboisée et que dans le nord de la Bosnie c'est le charme (*Carpinus*) qui est prédominant. Vers le sud, l'aire du *T. likanus* s'étend sur la chaîne Dinara. Les grottes de la Dinara cependant hébergent des espèces appartenant au genre Stygothyphantes, très proche au Troglodyphantes. Ces espèces sont troglaphiles en apparence, mais n'ont jamais été trouvés dehors. Les forêts de hêtre qui entourent les entrées des grottes à Stygothyphantes abritent des *T. likanus*.

Plus vers le sud, les Troglodyphantes humicoles font probablement défaut. C'est le *Lepthyphantes centromeroides* Kulczyński, espèce humicole et cavernicole en plein épanouissement, qui a envahi ces biotopes au-dessus de 800 mètres. Jusqu'à présent, sa présence a été mise au jour, que je sache, dans les grottes en Bosnie, Serbie, Bulgarie et Roumanie et dans le biotope humicole en Bosnie, Montenegro et Macédoine.

Bien que l'inventaire faunistique des Troglodyphantes des milieux micro-cavernicoles soit loin d'être clos, on peut à présent en déduire quelques hypothèses préliminaires :

— l'immigration des Troglodyphantes dans le milieu des cavernes se serait réalisé par deux voies différentes; de chaque mode nous connaissons des exemples qui se déroulent devant nos yeux : 1° à partir d'une faune épigée (en Yougoslavie *T. excavatus* Fage, *T. fagei* Roewer), 2° à partir de colonies humicoles (en Yougoslavie série *T. polyophthalmus*, *T. likanus* n. sp.)

— on peut faire une reconstruction tentative de l'histoire de *T. polyophthalmus*; la forme souche, humicole, a été scindée assez récemment (fin de Pleistocène?) en trois formes séparées spatialement. Le domaine d'une d'elles a été envadé

par une espèce compétitrice, arrivant de l'est (*T. diurnus*). Le *T. polyophthalmus*, préadapté à la vie cavernicole, lui a cédé sa place et s'est réfugié dans les grottes; ensuite il a accompli son évolution régressive.

BIBLIOGRAPHIE

- MAGNIEZ G., 1971 : Les milieux de vie de *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 (Crustacé Asellote troglobie) : données préliminaires. *Int. J. Spéléol.* III, 3+4 : 397—421.
- POLENEC A., 1969 : Zur Kenntnis der mikrokavernikolen Spinnen-Arten Sloweniens. *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur*, 2^e série, 41 (Suppl. 1) : 201—204.

Db 006

NOTES SUR L'ÉVOLUTION RÉGRESSIVE DANS LE GENRE TROGLOHYPHANTES JOSEPH (ARANEAE, LINYPHIIDAE) DANS LES GROTTES YOUGOSLAVES

Christa L. Deeleman-Reinhold
Sparrenlaan, Ossendrecht, Pays Bas

Le genre *Troglohyphantes*, tel qu'il soit conçu à présent, se compose de plusieurs lignées, représentant des rameaux qui se sont dissociés de la souche ancestrale à d'époques différentes. (Deeleman-Reinhold, in litteris). Plusieurs de ces lignées étalent une séquence complète d'espèces en différents stades de régression oculaire, d'un développement normale jusqu'à la cécité totale.

La pigmentation d'un individu est parfois corrélée au degré d'illumination de la localité, mais dans le développement oculaire une telle relation n'existe pas.

Les organes copulateurs mâles des *Troglohyphantes* se composent de plusieurs éléments hautement différenciés, très caractéristiques pour l'espèce, ce qui aide beaucoup à éclaircir les relations phylogénétiques des espèces.

La dispersion est essentiellement sud-européenne, elle s'étend des Pyrénées jusqu'au Caucase, avec une espèce probable en Asie Mineure (Brignoli, 1971). Le genre fait défaut aux îles Méditerranéennes et aux péninsules Ibérique et Italienne. Nous en connaissons quelques espèces épigées et humicoles — celles-ci sont limitées à la partie septentrionale de l'aire de répartition du genre. — Annotons cependant que la faune terricole et endogée de l'Europe du Sud, particulièrement aux Balkans, est très mal connue. La plupart des espèces du genre est troglophile et il y a un bon nombre d'espèces aveugles, qui sont toutes de troglobies.

La station la plus septentrionale d'un *Troglohyphantes* est une grotte près de Salzburg; dans les Alpes autrichiennes, une espèce épigée-cavernicole monte jusqu'à une altitude de 2 550 mètres (Thaler, 1967, p. 170). Mais la répartition générale du genre m'amène à croire que la cryophilie soit une adaptation récente, acquise probablement pendant une des époques Glacières du Pleistocène.

Pour la Yougoslavie, je distingue à présent sept groupement taxonomiques au sein du genre s. l., dont seulement les plus évolués ont donné naissance à d'espèces aveugles (Deeleman-Reinhold, 1971). Un de ces groupes, désigné comme groupe IV par Fage (1919) est le plus riche en espèces, peuplant les Alpes et les régions alentours vers le sud. Ce groupe est composé de nombreuses formes affines à aires allopatriques réstreintes, mais contigues. Dans ce groupe, tous les stades de régression oculaire sont représentés chez les différentes espèces.

L'autre groupe qui a produit des troglobies en Yougoslavie, c'est le groupe V

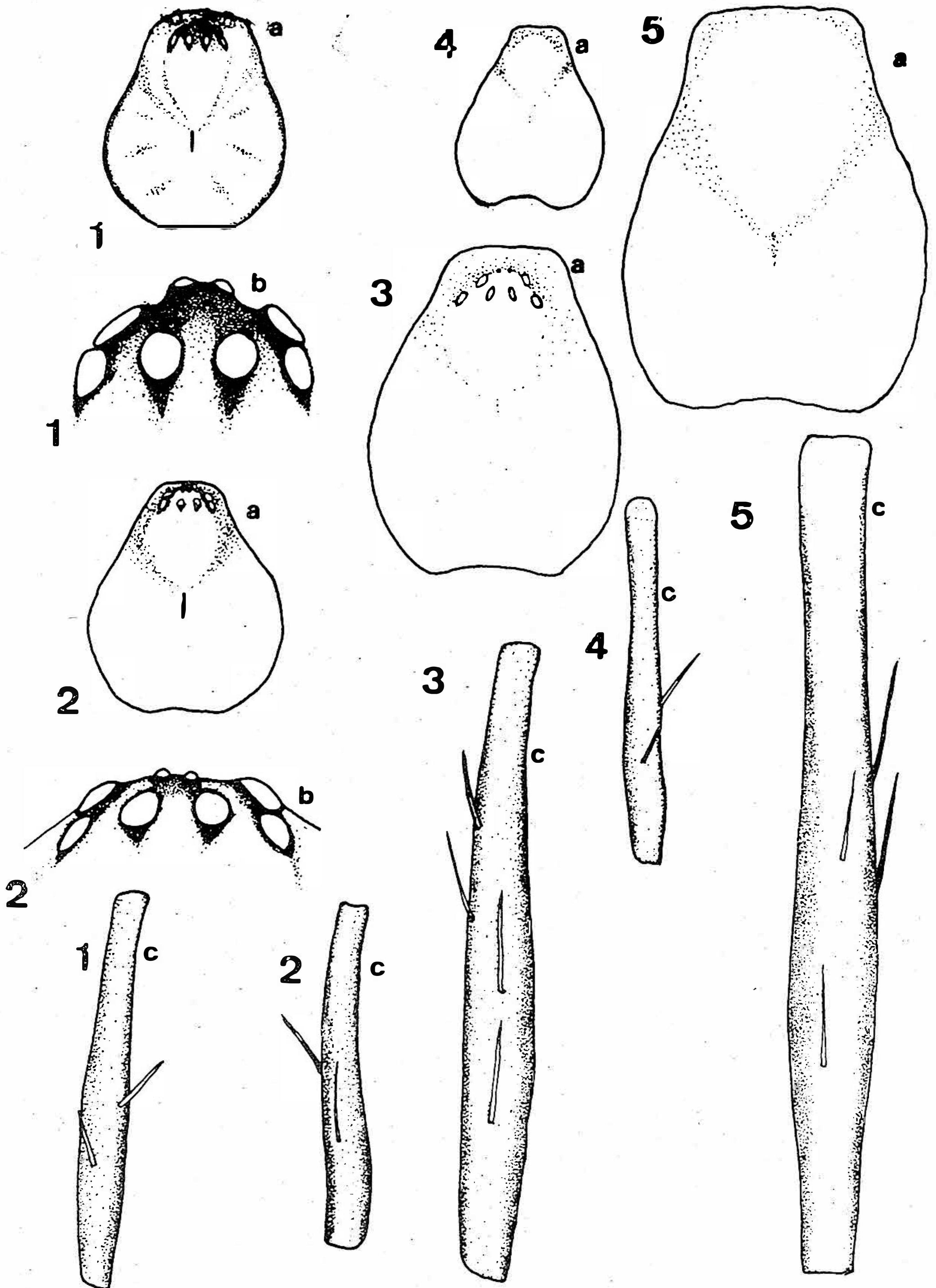


Fig. 1. Corrélation entre régression oculaire, longueur du cephalothorax et appendices dans cinq espèces de Troglolyphantes du groupe IV. a : Cephalothorax; b : région oculaire; c : femur I. 1. Troglolyphantes prope fagei Roewer, tunnel artificiel, Alpes Juliennes. 2. T. spec. prope likanus, grotte près de Lož, Slovénie. 3. T. spec., grotte dans les Alpes Juliennes. 4. T. typhlonetiformis Kratochvil, grotte près de Kranj. 5. T. liburnicus Dicap., grotte près de Rijeka.

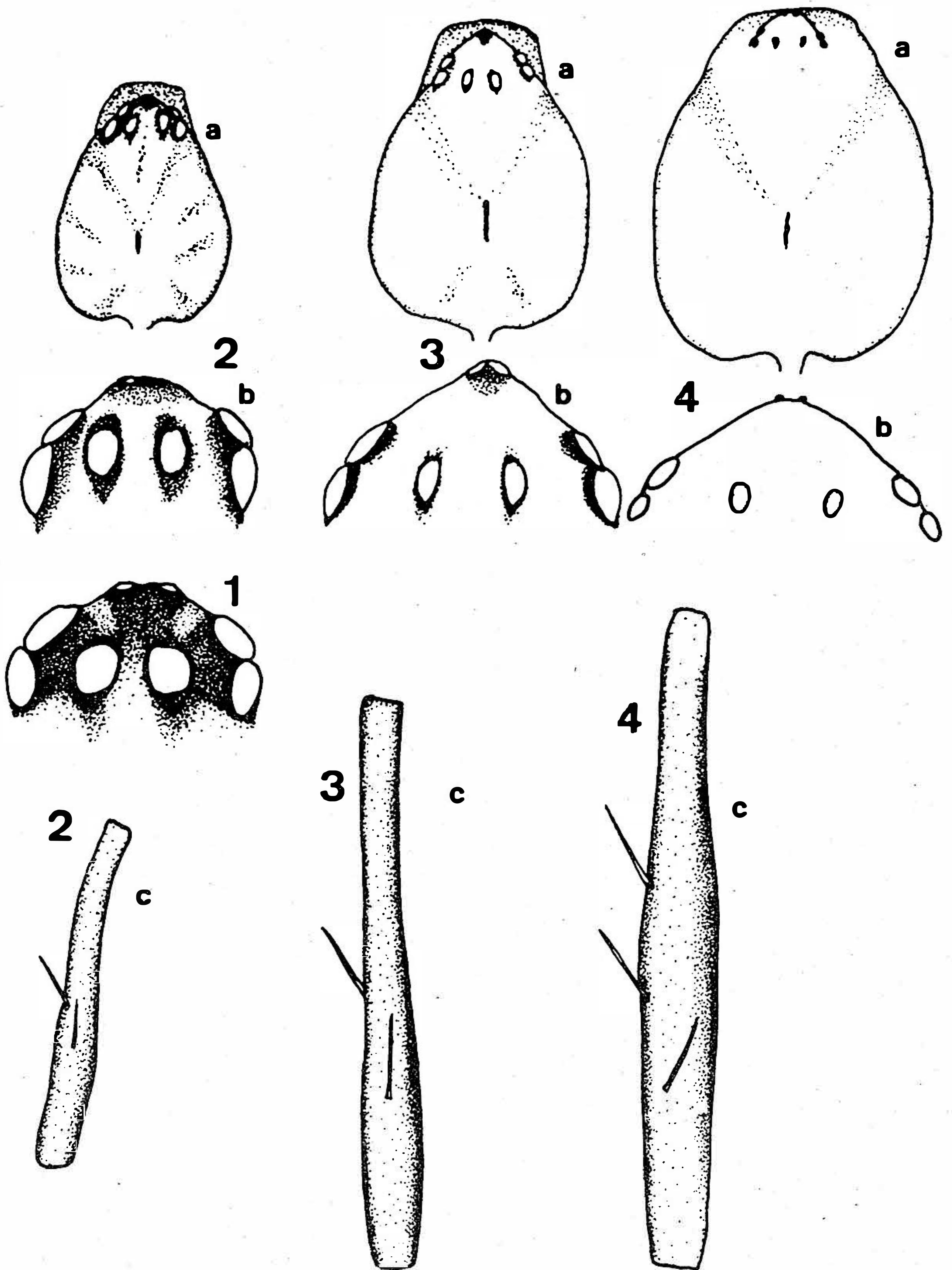


Fig. 2. Corrélation entre régression oculaire, longueur du cephalothorax et appendices dans la série *T. polyophthalmus* Joseph, groupe IV. a, b, c comme fig. 1. 1. Région oculaire d'un *T. excavatus* Fage épigé, forêt de hêtre près de Kamnik. 2. Espèce humicole, hêtraie près de Kranj. 3. Espèce cavernicole, grotte près de Jezersko. 4. Espèce cavernicole, grotte près de Dobrovlje, Mozirje.

de Fage. Ce groupe présente une répartition assez intéressante, scindée en deux : dans les Alpes et ses alentours se sont produites des formes épigées et troglophiles sans adaptations souterraines apparentes (sauf une espèce Italienne : *T. pedemontanus* Gozo); dans les Dinarides septentrionales ce groupe fait défaut, tandis que dans les régions karstiques des Dinarides méridionales (vers le nord jusqu'à Sarajewo), il est représenté par un nombre (huit à présent) d'espèces qui sont toutes aveugles ou demi-aveugles.

En étudiant les variations biométriques de ces araignées, certains points jaillissent :

— Dans le groupe IV, la régression du pigment et de l'appareil oculaire est accompagnée d'une augmentation de taille et d'un allongement des pattes. Dans les tab. I et II les espèces sont rangées de haut en bas par taille croissante. Les espèces appartenant à un des groupes Yougoslaves qui n'ont pas produit de phénomènes de régression sont toutes de petite taille, la longueur du cephalothorax ne dépassant pas 1,2 mm. Par contre, dans le groupe IV de Fage on rencontre tous les stades d'une augmentation progressive de taille, corrélés à une réduction oculaire (fig. 1). Plus convainquant encore est la comparaison des formes de la série du *T. polyophthalmus*, espèce troglobie du IV^e groupe. Nous avons découvert l'existence de deux espèces nouvelles, étroitement affines au *polyophthalmus*, dont l'une est macrophthalme et cantonnée dans une grotte dans une région avoisinante, au nord de l'aire de *polyophthalmus*. L'autre, à yeux normalement développés, s'est installée dans les tunnels et galeries, creusées par des souris et des musaraignes (*Apodemus*, *Sorex* etc.) dans le humus au fond des forêts à arbres feuillus. La troisième espèce, le *T. polyophthalmus* enfin, est aveugle dans une grotte, microphthalme dans d'autres (fig. 2). Dans ces trois espèces étroitement affines, on trouve une corrélation linéaire des phénomènes d'évolution régressive. Chacune des formes est cantonnée dans une aire distincte, nettement différente, mais contigue. (Voir : « un nouvel biotope pour les araignées cavernicoles du genre *Troglohyphantes* », dans ce volume). A présent, ces aires ne sont pas séparées par des barrières géographiques. Voilà un bel exemple d'une évolution régressive récente, où une espèce proche à la forme souche vit à côté de la forme régressée, mais séparée d'elle géographiquement et écologiquement. Un élément dans cette situation nous étonne cependant; pourquoi la forme souche manque-t-elle dans son biotope humicole autour des grottes habitées par la forme régressée, bien que ce biotope s'y présente en *optima forma*? Or, nous avons pu mettre en évidence que ce biotope soit colonisé par des représentants d'une autre lignée de *Troglohyphantes* : celle du *T. diurnus*. L'important dans ce cas, c'est qu'il n'y a pas question d'une modification, i.e. dessiccation du milieu épigé, qui est souvent invoqué comme facteur qui aurait déclenché l'évolution souterraine par éradication des colonies épigées ou endogées (e.a. Barr, 1968, p. 79). Dans le cas présent, on pourrait assigner comme cause du retrait souterrain de la forme préadaptée, l'arrivée d'une espèce agressive, mieux adaptée aux circonstances locales, qui aurait refoulé notre espèce dans les cavernes.

En étudiant les tables I et II, nous constatons que les espèces aveugles ne sont pas toujours les plus grandes. L'espèce aveugle *T. typhlonetiformis*, cantonnée en quelques grottes de Carniole supérieure, fait exception : elle est très petite. Dans le groupe V de Fage le *T. affinis* présente une exception semblable. Apparemment, les espèces qui étaient petites d'origine sont restées petites, par contre les espèces un peu plus grandes sont devenues de plus en plus grandes au cours des processus de l'évolution souterraine, au moins dans le groupe IV, pour des raisons qui sont encore obscures pour le moment. Nous en trouvons

Tab. I.

Troglophiles	Longueur cephalothorax	Longueur femur I	Longueur cymbium	Longueur embolus
<i>Prope diurnus</i> (humicole)	1,03	1,66	0,48	0,38 mm
<i>Prope diurnus</i> (cavernicole)	1,20	2,28	0,52	0,40 mm
Groupe IV				
<i>Typhlonetiformis</i> (cavernicole)	1,05	2,00	0,43	0,35 mm
<i>Prope fagei</i> (tunnel art.)	1,06	2,11	0,55	0,43 mm
Spec. Macédoine (cavernicole)	1,06	2,38	0,50	0,34 mm
<i>Poleneci</i> (humicole)	1,21	1,84	0,44	0,41 mm
<i>Likanus</i> (cavernicole)	1,30	1,70	0,55	0,52 mm
Spec. Italie (cavernicole)	1,44	3,07	0,62	0,58 mm
.....				
<i>Jamatus</i> (cavernicole)	1,66	2,98	0,78	0,69 mm
.....				
<i>Polyophthalmus</i> (cavernicole)	1,68	2,88	0,72	0,62 mm
.....				
Spec. Lika (cavernicole)	2,06	4,56	0,96	0,73 mm
.....				
<i>Liburnicus</i> (cavernicole)	2,20	4,80	0,77	0,74 mm

Tab. II.

Groupes troglophiles	Longueur cephalothorax	Longueur femur I	Longueur cymbium	Longueur embolus
<i>Troglodytes</i>	1,15	2,88	0,45	0,28 mm
<i>Excavatus</i>	1,06	2,02	0,55	0,34 mm
Groupe V				
<i>Subalpinus</i>	1,58	3,36	0,68	0,55 mm
Espèces troglobies:				
<i>Affinis</i>	1,10	2,10	0,40	0,31 mm
Spec. (Bosnie)	1,20	1,58	0,63	0,58 mm
.....				
<i>Lesserti</i>	1,20	2,40	0,64	0,55 mm
Spec. (Hercegovine)	1,30	2,78	0,77	0,62 mm
.....				
<i>Strandi</i>	1,56	3,26	0,59	0,63 mm
.....				
<i>Kratochvilli</i>	1,60	2,30	0,70	0,55 mm
.....				
Spec. (Hercegovine)	1,60	3,55	0,82	0,66 mm

encore un exemple dans les araignées cavernicoles du genre *Nesticus* peuplant le Herzégovine et Montenegro : à côté de deux espèces troglaphiles *N. cellulanus* et *N. eremita* de taille intermédiaire, nous connaissons une espèce troglobie qui est toute petite : le *N. parvus*. L'autre espèce aveugle, habitant les mêmes contrées, *N. absoloni*, a une taille bien supérieure à celle des espèces troglaphiles et les pattes très allongées.

— Un autre phénomène qui se rencontre chez certaines araignées régressées c'est une hypertrophie plus ou moins accusée des organes copulateurs mâles et femelles. On sait que chez les araignées les palpes des mâles sont transformés en appareil copulateur. Une hypertrophie de cet organe est particulièrement apparente chez les espèces aveugles ou demi-aveugles du groupe V du genre *Troglohyphantes*. Un ratio cephalothorax-embolus de 3 : 1 semble être normal pour les *Troglohyphantes* troglaphiles (Tab. I, II). Dans certaines espèces régressées ce ratio est modifié jusqu'au 2 : 1, surtout chez des espèces relativement petites comme par exemple le *T. salax* et *lesserti* du groupe V. Le même phénomène se rencontre encore chez les *Nesticus* : le mâle de *N. absoloni* présente des palpes démesurément grands (Deeleman-Reinhold, sous presse). Peut-être devrait-on ranger ces symptômes dans la catégorie des caractères effectués indirectement par pleiotropie. Probablement, la tendance vers une surcroissance des organes copulateurs est inféodée dans le genre entier. La possession d'un grand palpe entraînera probablement une durée prolongée de la copulation. Mais le milieu épigé peu tranquille fournirait une contra-sélection et la surcroissance de l'organe est freinée. La presque-absence de perturbances dans les grottes ne s'opposerait cependant pas à un tel développement.

En récapitulant, on peut dire que chez les *Troglohyphantes* les stades de l'évolution régressive sont différents dans les différentes lignées.

Au point de vue de la morphologie, le groupe IV, occupant le nord de la Yougoslavie, est plus homogène, plus uniforme que le groupe V et présente plus de caractères évolués dans les organes copulateurs. En plus, sa dispersion est généralement contigue.

Le groupe V d'autre part, qui en Yougoslavie est limité aux régions karstiques des Dinarides méridionales, ne comprend que des espèces troglobies. Ces espèces présentent plus de caractères primitives et leur morphologie est plus hétérogène que dans le groupe IV; sa répartition est plus ou moins fragmentée.

Ces constatations et les observations exposées ci-dessus portent à croire que l'évolution souterraine dans le nord de la Yougoslavie s'ait amorcée assez récemment et continue encore à présent sous un climat subalpine. Les mêmes arguments incitent à penser que dans le sud l'enfermement et l'isolation consécutive des formes du groupe V soient d'une époque plus ancienne. L'absence totale de formes parentées épigées ou humicoles dans ces régions fait soupçonner l'occurrence d'un changement fondamental du milieu de la surface dans un passé assez lointain. En ce lieu il serait opportun de s'imaginer une connexion avec la grande dessiccation de la mer Méditerranée au début du Pliocène il y a six millions d'années (Hsü, 1972), qui aurait entraîné la survenance d'un

climat aride dans les contrées peuplées par les Troglolyphantes du groupe V.

Seulement une telle transformation profonde du climat pourrait expliquer l'éradication totale de toutes les colonies épigées du Troglolyphantes groupe V dans les Dinarides méridionales.

Données biométriques dans quelques espèces de Troglolyphantes, rangées de haut en bas par tailles croissantes. Espèces soulignées : aveugles, espèces à ligne interrompue : demi-aveugles.

BIBLIOGRAPHIE

- BARR Th. C. Jr., 1968 : Cave ecology and the evolution of troglobites. In : Evolutionary biology, vol. II, Amsterdam.
- BRIGNOLI P. M., 1971 : Un nuovo Troglolyphantes cavernicolo ed anoftalmo dell'Asia Minore (Aran., Linyphiidae). *Fragm. Entomol.* 7 (2) : 73–77.
- DEELEMANN-REINHOLD C. L., 1971 : Geographic distribution and subterranean evolution in the Linyphiid genus Troglolyphantes Joseph, with special reference to the Yugoslav species. *C. R. 5^e Congr. Int. Arachn. Brno (Tchécoslovaquie)*.
- (sous presse) : The cave spider fauna of Montenegro. *Glasnik, Titograd*, 6.
- FAGE L., 1919 : Etudes sur les araignées cavernicoles III. Le genre Troglolyphantes. *Arch. Zool. exp. et gén.* 58 : 55–148.
- HSÜ K. J., 1972 : When the Mediterranean dried up. *Sci. Am.* December.
- THALER K., 1967 : Zum Vorkommen von Troglolyphantes-Arten in Tirol und dem Trentino. *Ber. Nat. Med. Ver., Innsbruck*, 55 : 155–173.

Db 007

ÉCOLOGIE ET ÉCOPHYSIOLOGIE DES ANIMAUX PEUPLANT LA ZONE SUPÉRIEURE DES MASSIFS KARSTIQUES

B. Delay

Laboratoire souterrain du C.N.R.S. Moulis, France

L'habitat potentiel des Invertébrés troglobies étendu à l'ensemble des cavités des massifs karstiques et influencé par le monde épigé sont deux notions que l'on retrouve, de façon plus ou moins nette, dans bon nombre de travaux sur l'écologie du monde souterrain. La prise en considération d'un habitat, dont la plus grande partie n'est pas directement observable, requiert l'emploi de méthodes d'approche indirectes, et pose le problème de leur limite d'exactitude. Après la mise en évidence de populations relativement abondantes d'Invertébrés troglobies dans la zone supérieure des massifs karstiques par R. Rouch (1968), B. Delay (1968 et 1969) et F. Lescher-Moutoué (1973) nous avons abordé l'étude des influences épigées sur le monde hypogé et de leur conséquences sur l'écophysiologie des animaux troglobies.

LES MÉTHODES D'ÉTUDE DES POPULATIONS DE LA ZONE SUPÉRIEURE DES MASSIFS KARSTIQUES

a) Milieux terrestres

La grotte reste le lieu d'observation privilégié pour la faune terrestre; il faut cependant souligner qu'elle doit être considérée comme un regard dans l'habitat général dont elle ne représente qu'une petite partie. Parmi les recherches actuellement cours dans les grottes, on peut citer :

— les captures et recaptures après marquages des animaux qui permettent d'évaluer l'importance de la population en relation avec la grotte, l'importance des migrations et des facteurs qui les motivent.

— les études du microclimat régnant près des parois concrétionnées qui conduisent à aborder l'écophysiologie liée aux facteurs température, humidité et microventilation (Juberthie, 1969). Les études dans les grottes permettent de définir les mécanismes biologiques, éthologiques et physiologiques propres à chaque espèce, mécanismes qui restent vrais dans les zones inaccessibles à l'homme, les variables étant les conditions du milieu.

Des forages pratiqués dans la roche de la paroi des grottes ou à partir de l'extérieur permettent d'introduire des capteurs thermiques à une profondeur connue; la température de la roche, ainsi mesurée, permet d'évaluer les conditions thermiques dans les fentes, l'étude de la thermobiologie du développement des animaux qui s'y reproduisent étant alors possible.

b) Les milieux aquatiques

L'étude des animaux aquatiques de la zone supérieure peut se faire à partir de deux types d'exutoires : les exurgences drainant un ensemble de milieux saturés relativement superficiels représentant plusieurs milliers de mètres cubes d'eau (« système épikarstique » in Lescher-Moutoué 1973, p. 258), et les arrivées d'eau dans les grottes qui mettent en jeu quelques mètres cubes d'eau (Delay, 1968), l'exurgence et l'arrivée d'eau dans la grotte permettant d'explorer ces milieux à des échelles différentes. L'étude de ces deux types « d'exutoires » fournit des résultats complémentaires : l'étude au niveau de l'exurgence permet des recherches faunistiques fructueuses et des évaluations globales de la population rejetée hors du karst; l'étude au niveau des arrivées d'eau permet en particulier, grâce à un découpage du milieu, d'évaluer le degré d'hétérogénéité de la répartition des populations dans le massif tout en définissant les conditions écologiques ponctuelles, leurs sens et leurs limites de variation. Il faut noter que pour ces deux méthodes se pose toujours le problème de la valeur des résultats obtenus compte-tenu de l'éthologie et de la physiologie des animaux étudiés, il est alors nécessaire de combiner les échantillonnages écologiques avec des études biologiques en laboratoire souterrain.

La seule prise en considération du nombre d'animaux récoltés par filtrage de l'eau d'infiltration au niveau des exurgences ou dans les grottes entraîne des conclusions erronées sur le rapport existant entre l'échantillon recueilli et la densité de la population entraînée. Ceci peut être illustré par la comparaison des résultats numériques obtenus à la fontaine de la Bièle (Lescher-Moutoué, 1973) et dans la grotte de Liqué (Delay, 1968). Le filtrage de la fontaine de la Bièle fournit, compte-tenu du coefficient de filtrage, environ 50 000 Harpacticides par an; au niveau de la grotte de Liqué le filtrage d'arrivées d'eau sur 5 m² de plafond a fourni 671 Harpacticides en 1968. F. Lescher-Moutoué (1973) écrit au sujet des résultats obtenus à la fontaine de la Bièle (p. 237) « Il convient néanmoins de mentionner la richesse des récoltes prises dans leur ensemble, richesse inhabituelle si l'on se réfère aux publications antérieures de Rouch (1968 a) et de Delay (1968 et 1969) ». La comparaison des résultats bruts, conduit donc à penser que le transit des animaux mis en évidence au niveau des grottes est négligeable par rapport à celui observé au niveau des exurgences. Pour dépasser cette conclusion, il convient de rendre plus comparables les résultats obtenus à la fontaine de la Bièle et dans la grotte de Liqué, en les ramenant à la densité d'animaux entraînés par mètre cube d'eau filtrée; on constate que l'entraînement est de 79 harpacticides par mètre cube dans la grotte de Liqué et 0,05 harpacticides par mètre cube à la fontaine de la Bièle, la densité est donc 1 500 fois plus élevée au niveau de la grotte qu'à l'exurgence.

Ce résultat conduit à 2 conclusions :

- le transit des invertébrés aquatiques étudiés au niveau des grottes n'est pas un phénomène négligeable dans l'économie du monde souterrain,
- cette forte différence de densité peut être due à la présence de masses

d'eau importantes circulant sans entraîner d'animaux, certaines populations se trouvant à l'écart des drains à fort débit. L'absence d'animaux dans le filtrat de certaines arrivées d'eau dans les grottes est un argument en faveur de cette hypothèse.

Ces quelques exemples sur les méthodes d'étude montrent qu'il est possible d'étudier les populations inaccessibles de la zone supérieure des karsts, l'interprétation des données expérimentales devant tenir compte de la distorsion que peut entraîner le caractère indirect des méthodes. Si le filtrage des animaux aquatiques entraînés au niveau des exurgences ou dans les grottes apporte des résultats faunistiques qualitatifs satisfaisants, il semble que les interprétations quantitatives soient des plus délicates. Les études quantitatives des populations sont possibles pour les animaux terrestres, mais comme il s'agit d'animaux en relation avec un certain nombre de points précis du massif, la place de cette population par rapport à la population globale du système karstique reste inconnue. Au-delà de ce problème de biomasse, il est possible d'aborder, chez les animaux terrestres, l'étude du phénomène de migration ce qui débouche sur des problèmes éthologiques et écophysologiques.

Les méthodes indirectes peuvent apporter des indications sur les cycles biologiques endogènes ou induits. Chez les animaux aquatiques, un ou plusieurs maximums annuels de certains stades dans les échantillonnages aux exutoires peut être l'indice d'un cycle de reproduction chez l'espèce considérée. Ces résultats « sur le terrain » conduisent à des études expérimentales en élevage portant sur la physiologie de la femelle, de l'embryon ou de la larve.

L'INDUCTION DE CYCLES SAISONNIERS DANS LA ZONE D'HÉTÉROTHERMIE ANNUELLE

Schoeller a défini en 1962 deux zones à comportement thermique différent la zone d'hétérothermie et la zone d'homothermie. Dans la zone d'hétérothermie l'influence des variations du flux solaire est prépondérante et induit des variations thermiques journalières ou saisonnières; les variations journalières s'observent dans la zone d'hétérothermie journalière qui intéresse les 3 ou 4 premiers mètres de roches, les variations saisonnières s'observent dans la zone d'hétérothermie annuelle qui intéresse les 25 premiers mètres environ. Dans la zone d'homothermie, située au-dessous, le flux géothermique agit seul et la température, constante dans le temps, augmente avec la profondeur. Les conséquences biologiques de l'hétérothermie annexe ont été abordées à partir d'observations dans les grottes, d'élevages et de calculs théoriques. C. Juberthie (1969) a étudié l'écologie des larves du Coléoptère troglobie *Speonomus infernus* dans la grotte de Sainte-Catherine et a constaté que « les conditions requises pour l'apparition d'un cycle écologique dans la reproduction sont, ainsi, réalisées » (p. 576); pour *Speonomus longicornis* l'unique stade larvaire étant inconnu dans les grottes, des études théoriques et expérimentales en élevages ont été abordées et seront développées plus loin.

a) Les variations de température dans zone d'hétérothermie annuelle

Cette étude a été menée à partir de mesures de température pratiquées dans la roche encaissante de la grotte du Pigailh (Ariège). Cette cavité subhorizontale se développe à une profondeur variant entre 2 et 17 mètres, dans un karst découvert de la chaîne du Plantaurel; elle est parallèle à une petite falaise orientée vers le sud-ouest. Les sondes thermiques, qui sont de petites résistances en platine, sont placées dans des forages pratiqués dans une zone où l'épaisseur de la roche entre la falaise et la grotte est de 4 mètres; les mesures sont effectuées à l'aide d'un pont de Wheatstone tous les 10 jours environ.

Tous les points étudiés présentent des variations saisonnières de la température, les amplitudes absolues observées étant de 15,9 °C à 1 mètre de profondeur, 10,5 °C à 2,80 m de profondeur et 6 °C à 3,40 m de profondeur soit à 13 cm de la grotte. Les températures les plus élevées du cycle annuel s'observent de fin Août à fin Septembre en fonction de la profondeur, les minima s'observant durant le mois de Février. Il faut noter que, dans la roche, l'amplitude absolue des températures à chaque station est supérieure d'au moins 2,5 °C à l'amplitude des températures mesurées dans l'air de la grotte (3,5 °C) (Mesures C. Andrieux).

Le gradient des températures de la falaise vers la grotte varie au cours de l'année. Il est positif en saison froide (+ 1,4° C par mètre), la température s'élève au fur et à mesure que la profondeur augmente; en saison chaude le gradient est négatif (— 3,6 °C par mètre), il tend vers 0 aux intersaisons. L'aspect des profils thermiques montre que le gradient des températures n'est pas constant dans l'espace.

L'étude du karst couvert renfermant la grotte de Liqué (commune de Moulis, Ariège) confirme les résultats obtenus au niveau de la grotte du Pigailh. Le climat extérieur à amplitude moins forte et l'influence de la couverture (sol avec une prairie) font que les phénomènes observés au Pigailh sont atténués à Liqué mais toujours présents avec les mêmes caractères.

L'hétérogénéité est l'un des caractères remarquables de cette zone d'hétérothermie; elle est due au fait que les températures dans la roche sont liées à de multiples facteurs variables dans l'espace et dans le temps comme le climat local, l'exposition de la partie du massif considérée, la nature du karst et la position dans le massif de chaque point étudié. L'habitat des invertébrés peuplant cette zone est donc caractérisé par une hétérothermie saisonnière et spatiale soumise à l'influence du climat extérieur.

b) Implication biologique de l'hétérothermie annuelle

La vitesse de développement de tout hétérotherme est fonction de la température ambiante. La constante thermique de développement permet de calculer la durée de chaque stade, connaissant les variations de température au cours de l'année. Nous avons appliqué cette méthode afin d'étudier l'influence théorique de l'hétérothermie annuelle sur le cycle de reproduction du Coléoptère *Speonomus longicornis*, le karst du Pigailh étant pris comme exemple (tab. 1).

Je rappellerais que le développement de cette espèce est caractérisé par un seul stade larvaire, la larve qui ne se nourrit pas, s'enfermant dans la logette de nymphose qu'elle construit dans les jours qui suivent l'éclosion (Deleurance-Glacon 1958).

La constante thermique de développement de cette espèce a été calculée à partir des résultats d'élevages de C. Juberthie et B. Delay (non publié) pour le développement embryonnaire, de S. Deleurance-Glacon (1954) et C. Juberthie pour le développement post-embryonnaire. La valeur moyenne de cette constante est : $s = 750$ jours. degrés pour le développement embryonnaire, $s = 2\ 350$ jours. degrés pour le développement larvaire, soit $s = 3\ 100$ jours. degrés pour le développement de l'œuf à la mue imaginale.

Il faut souligner que l'étude qui va suivre, purement théorique, est fondée sur des données expérimentales (mesures de température et élevages), le raisonnement portant sur des valeurs moyennes. Une telle approche du problème est nécessaire car l'observation in situ est impossible et les variations de la population observable peuvent avoir des causes autres qu'un cycle de reproduction.

Considérons la durée totale du développement à 3,20 mètres de profondeur; la température, toujours compatible avec le développement, a une amplitude annuelle de 6,9 °C; le tableau 1 montre que la durée du développement varie en fonction du mois de ponte, la variation maximum étant de 42 jours. Ces variations de la durée du développement sont fonction de l'amplitude thermique annuelle, en effet à 2,80 m de profondeur ou l'amplitude annuelle est de 10,5 °C la variation maximum de la durée du développement est 59 jours; cette variation n'est que de 15 jours pour une amplitude annuelle de 3,5 °C qui correspond à celle de l'air dans la grotte.

Tab. 1

Durée moyenne du développement de *Speonomus longicornis*, calculée en fonction de la date de ponte, à 3,20 mètres de profondeur dans le karst du Pigailh

Date de ponte (1er jour du mois)	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Durée moyenne du développe- ment (J)	298	275	265	257	256	267	269	275	275	303	304	297

Si l'on admet que la ponte est continue et homogène tout au long de l'année, comme cela apparaît en élevage, des variations dans la durée du développement vont induire un cycle annuel du taux d'éclosion des larves et du taux de mues imaginale.

Les différences spatiales au niveau de bilan thermique annuel vont induire des différences spatiales dans les caractéristiques des cycles de développement.

Il faut souligner que ces cycles peuvent être modifiés par des facteurs physiologiques propres à l'espèce comme un cycle de ponte induit, une sensi-

bilité plus grande de certains stades ou une régulation interne au niveau de l'embryon et de la larve.

L'étude de la température dans la zone d'hétérothermie permet d'aborder le problème des limites d'installation de populations stables de *Speonomus longicornis* en fonction de ce facteur.

Les élevages conduits par C. Juberthie ont montré que l'œuf de *Speonomus longicornis* était tué par une température supérieure à 16 °C. Ce résultat permet de définir une limite externe et une limite interne de la zone favorable à l'installation d'une population au sein d'un massif. La limite externe, variable dans l'espace et dans le temps, est l'isotherme 16 °C situé dans la zone d'hétérothermie, la limite interne est l'isotherme 16 °C situé dans la zone d'homothermie, cet isotherme étant déformé par les conditions structurales du massif.

La présente étude montre donc que l'hétérothermie annuelle peut induire des cycles saisonniers dans la reproduction de *Speonomus longicornis*. Il s'agit là d'un cycle de développement lié à la physiologie de l'embryon et de la larve non à la physiologie de la femelle, comme cela est le cas pour les cycles de ponte. Les caractéristiques du cycle de développement sont liées à la variabilité spatiale des facteurs jouant sur l'hétérothermie annuelle, de ce fait les populations d'une même espèce peuvent avoir des cycles différents dans un même massif en fonction de leur localisation.

Il faut enfin souligner que ces résultats théoriques peuvent être étendus à tous les invertébrés peuplant la zone d'hétérothermie annuelle dont la constante thermique de développement sera suffisamment élevée.

RÔLE DES APPORTS EXOGÈNES DANS LES CHAÎNES TROPHIQUES HYPOGÉES

En 1907, Racovitza émettait l'hypothèse d'une introduction de matière organique épigée dans le milieu souterrain. Cette idée a été reprise depuis par de nombreux auteurs parmi lesquels je citerai Hawes qui parle de « flood-factor » en 1939 et Ginet qui en 1960 parle de « tripton végétal et animal ». La notion de « flood-factor » a été étendue aux eaux de la zone supérieure des karsts par C. Juberthie (1973) en se basant sur les travaux de B. Delay (1968 et 1969).

L'économie souterraine apparaît donc comme organisée autour d'un transfert d'énergie au sein des massifs à partir de la production primaire chlorophyllienne, ce transfert devant être envisagé sous le double aspect quantitatif et qualitatif. Dans un premier temps nous avons abordé l'étude du transfert des molécules organiques parmi les plus simples : les acides aminés.

L'aspect qualitatif a été abordé en collaboration avec A. Aminot (Ingénieur chimiste au Laboratoire souterrain du C.N.R.S. à Moulis) par l'étude des acides aminés libres présents dans l'eau d'infiltration prélevée à 5 mètres de profondeur au niveau de la grotte de Liqué (Delay et Aminot 1973). Le protocole expérimental que nous avons mis au point permet l'étude de 14 acides aminés neutres et acides. Sur ces 14 acides aminés, 8 ont été mis en évidence dans l'eau d'infiltra-

tion, ce sont : la glycine, l'alanine, la valine, la leucine, la sérine, l'acide aspartique, l'acide glutamique et la phénylalanine.

Ces mêmes acides aminés excepté l'acide aspartique et la phénylalanine sont présents dans le sol de la prairie au-dessus de la grotte, ce dernier contenant par contre de la proline.

La présence d'acides aminés libres dans l'eau d'infiltration appelle quelques remarques quant à leur origine et leur intégration dans la chaîne trophique souterraine.

Leur origine peut être le résultat de deux processus ayant vraisemblablement des interactions : un lessivage des horizons pédologiques de la couverture superficielle et une libération par les microorganismes présents dans l'eau d'infiltration dont le nombre peut atteindre 14 000 par millilitres.

L'ingestion de ces acides aminés par les formes souterraines peut se faire sous forme dissoute ou sous forme adsorbée sur des éléments particuliers comme les minéraux argileux du limon souterrain. La littérature montre que l'intégration dans la chaîne trophique de la forme dissoute de ces acides aminés peut avoir lieu au niveau des protozoaires ou des anélides; l'intégration de la forme adsorbée est à rechercher au niveau des limivores stricts ou occasionnels.

La mise en évidence d'acides aminés libres dans l'eau d'infiltration est un fait nouveau dans le phénomène de transfert d'énergie trophique au sein du monde souterrain; elle souligne le rôle de la production primaire épigée dans les chaînes trophiques hypogées, que l'origine de ces acides aminés soit édaphique, bactérienne ou mixte.

On voit donc que les économies du monde épigé et du monde hypogé ont un point commun fondamental : l'utilisation de la production primaire chlorophyllienne. Le fonctionnement de la chaîne trophique hypogée présente une originalité capitale qui réside dans la nécessité absolue d'un transfert de matière organique, toute l'écologie du monde souterrain étant conditionnée par ces transferts.

CONCLUSIONS

L'étude des milieux aquatiques et terrestres de la zone supérieure des karsts met en évidence des relations avec les milieux épigés qui induisent des variations non négligeables des facteurs écologiques.

Mis à part les chocs thermiques à effet physiologique possible, les variations de la température sont à considérer en fonction de leur période. Les variations à période courte, de l'ordre de la minute, traduisent les variations de divers facteurs microclimatiques (microventilation, évapocondensation) qui conditionnent le comportement et jouent sur le phénomène de « présence ou absence » des individus en un point donné. Les variations thermiques à période longue, saisonnière, ont un effet sur la physiologie de l'adulte et de la larve. Ces variations de température peuvent déclencher des migrations et induire des cycles dans la vitesse de développement embryonnaire ou post-embryonnaire.

L'étude de l'écophysiologie de la nutrition des invertébrés souterrains conduit à aborder les conditions de transfert de la matière organique épigée du point de vue quantitatif et qualitatif de même que l'assimilation de diverses substances essentielles par les groupes principaux de la chaîne trophique.

BIBLIOGRAPHIE

- DELAY B., 1968 : Données sur le peuplement de la zone de percolation temporaire. *Ann. Spéléol.* 23, 4, p. 705—716.
- 1969 : Recherches sur le peuplement de la zone de percolation temporaire des massifs karstiques. Thèse 3^o Cycle, Toulouse, pp. 71.
- AMINOT A., 1973 : Présence d'acides aminés libres dans les eaux d'infiltration qui circulent dans la zone supérieure des massifs karstiques. *C. R. Acad. Sci., Paris.*
- DELEURANCE-GLACON S., 1954 : Sur le cycle évolutif de quelques Speonomus (Coléoptères Bathyscinae) cavernicoles *C. R. Acad. Sci., Paris*, p. 398—400.
- 1958 : La contraction du cycle évolutif des Coléoptères Bathyscinae et Trechinae en milieu souterrain. *C. R. Acad. Sci., Paris*, p. 752—753.
- GINET R., 1960 : Ecologie, éthologie et biologie de Niphargus (Amphipodes Gammaridae hypogés). *Ann. Spéléol.* 15, p. 1—254.
- HAWES R. S., 1939 : The flood factor in the ecology of caves. *J. Animal. Ecol.* 8, p. 1—5.
- JUBERTHIE C., 1969 : Relations entre le climat, le microclimat et les Aphaenops cerberus dans la grotte de Sainte-Catherine (Ariège). *Ann. Spéléol.* 24, 1, p. 75—104.
- 1969 : Etude écologique des larves de Speonomus infernus subsp. infernus dans la grotte de Sainte-Catherine. *Ann. Spéléol.* 24, 3, p. 563—577.
- 1973 : Spéléologie. *Encyclopédie internationale des sciences et des techniques.* Paris
- LESCHER-MOUTOUE F., 1973 : Sur la biologie et l'écologie des Copépodes cyclopidés hypogés (Crustacés). Thèse, Toulouse, pp. 341.
- RACOVITZA E. G., 1907 : Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch. Zool. exper. gén.* 36, p. 371—488.
- ROUCH R., 1968 : Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Ann. Spéléol.* 23, 1, p. 5—167.
- SCHOELLER H., 1962 : Les eaux souterraines. Masson, Paris, pp. 642.

Db 008

GENUS *NESTICUS* (NESTICIDAE, ARANEAE) FROM BULGARIAN CAVES

Christo Deltshev

Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Zoology and Museum, Sofia, Bulgaria

Bulgaria is a country where the karst phenomena are widespread. They are united in 9 karst regions. The caves are most developed in the Balkan and Rhodope mountains. From the supposed 2000 caves, 1000 are classified, well studied morphologically and to nearly 500 the fauna is known.

The fauna investigations, made so far, show that the Bulgarian cave fauna is varied and very interesting. Besides the Coleoptera of the insects, spiders are most frequent in the Bulgarian caves. One of the most widespread genus of cave spiders in Bulgaria is genus *Nesticus* and particularly *Nesticus cellulanus* reported by Drensky (1931). Deltshev (1971) also published the species *Nesticus eremita* and in the present paper he describes the new species *Nesticus beroni*, called in honour of the well-known Bulgarian speleologist P. Beron.

I would like to acknowledge my gratitude to Prof. Miller from Brno for sending comparative material.

Thus the species of genus *Nesticus* inhabiting the caves in Bulgaria come to 3 in number.

Nesticus cellulanus (Clerck) is the most frequent and inhabits nearly always wet caves, settling itself primarily the semilighted parts of the caves but goes deeper inside up to 50 metres. It has been spotted in drier caves as well but always in humid places. In adequate conditions the species often settles in vast spaces. An exploration of the cave "Diavolsko garlo" (Rhodope mts), where humidity reaches up to 100 %, we found 30 exemplars of *N. cellulanus* on one square metre.

Its widespread puts it in frequent contact with other spiders inhabiting the caves. The caves are biotops limited in space and the spiders usually settle in their arches and floors and having similar requirements to their living room they interconnect and form well developed communities of two, three, four and more species. Due to the equal requirements to the biotope, *N. cellulanus* is very often coexisting with *Meta menardi*, *M. merianae*, *M. bourneti*, *Lepthyphantes leprosus*, and *Hoplopholcus forscali*, and rarely found in coexistence with *Tegegnaria silvestris* and *T. domestica*. An interesting fact is that no antagonistic actions have been observed amongst them.

Drensky (1931) reported the species from 11 caves in North Bulgaria, one in South-East Bulgaria and 3 in South Bulgaria. In the addition to the catalogue of cave fauna of Bulgaria Beron (1972) reported 48 more caves and now with some supplementary localities, the number totals to 78, whereas 62 in North

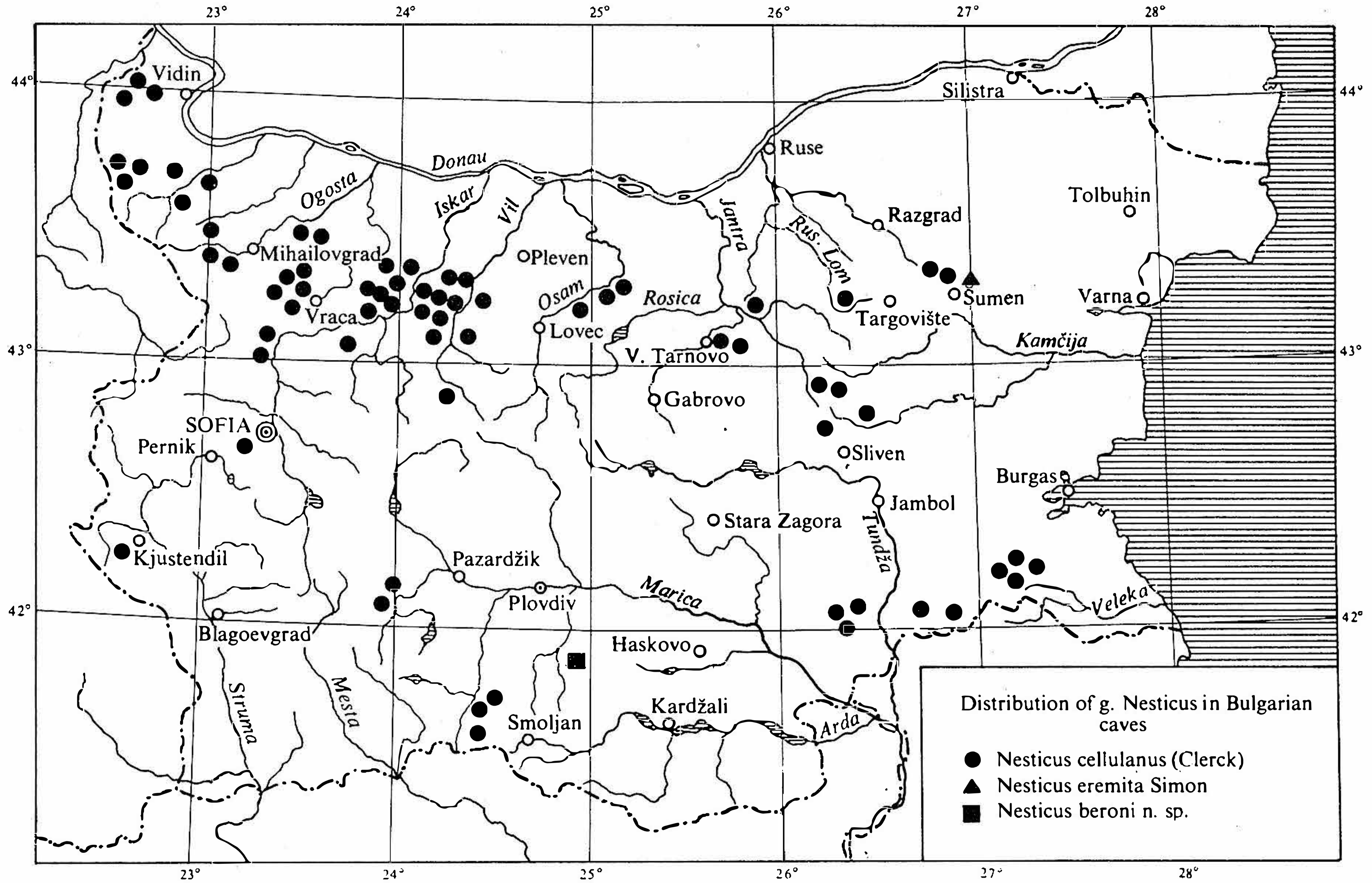


Fig. 1. Distribution of genus *Nesticus* in Bulgarian caves.

Bulgaria and 15 in South Bulgaria, presented on fig. 1. The species is more widespread in North Bulgaria, but it should be known that the caves in North Bulgaria are better explored.

Nesticus eremita Simon is very rare in Bulgarian caves. Builds small and irregular web in the semilighted zone of the cave. It is established only from the cave "Arkovna" by town of Šumen.

Its distribution covers the southern coast of France, Italy, Yugoslavia, Greece and North Bulgaria. Its finding North of the Balkan mountain is the northernmost locality of the species.

Nesticus beroni n. sp.

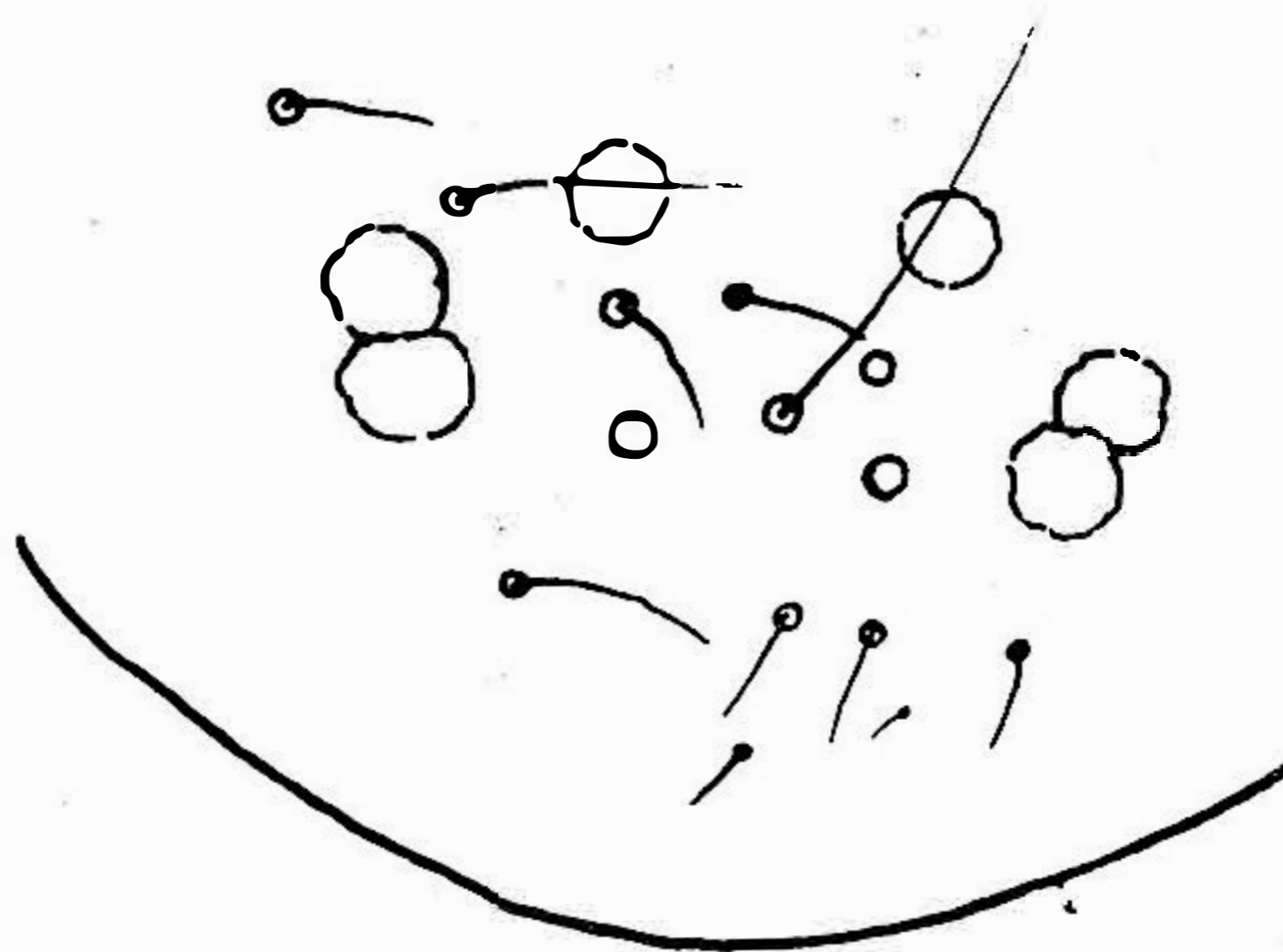


Fig. 2. Eyes (o from in front).

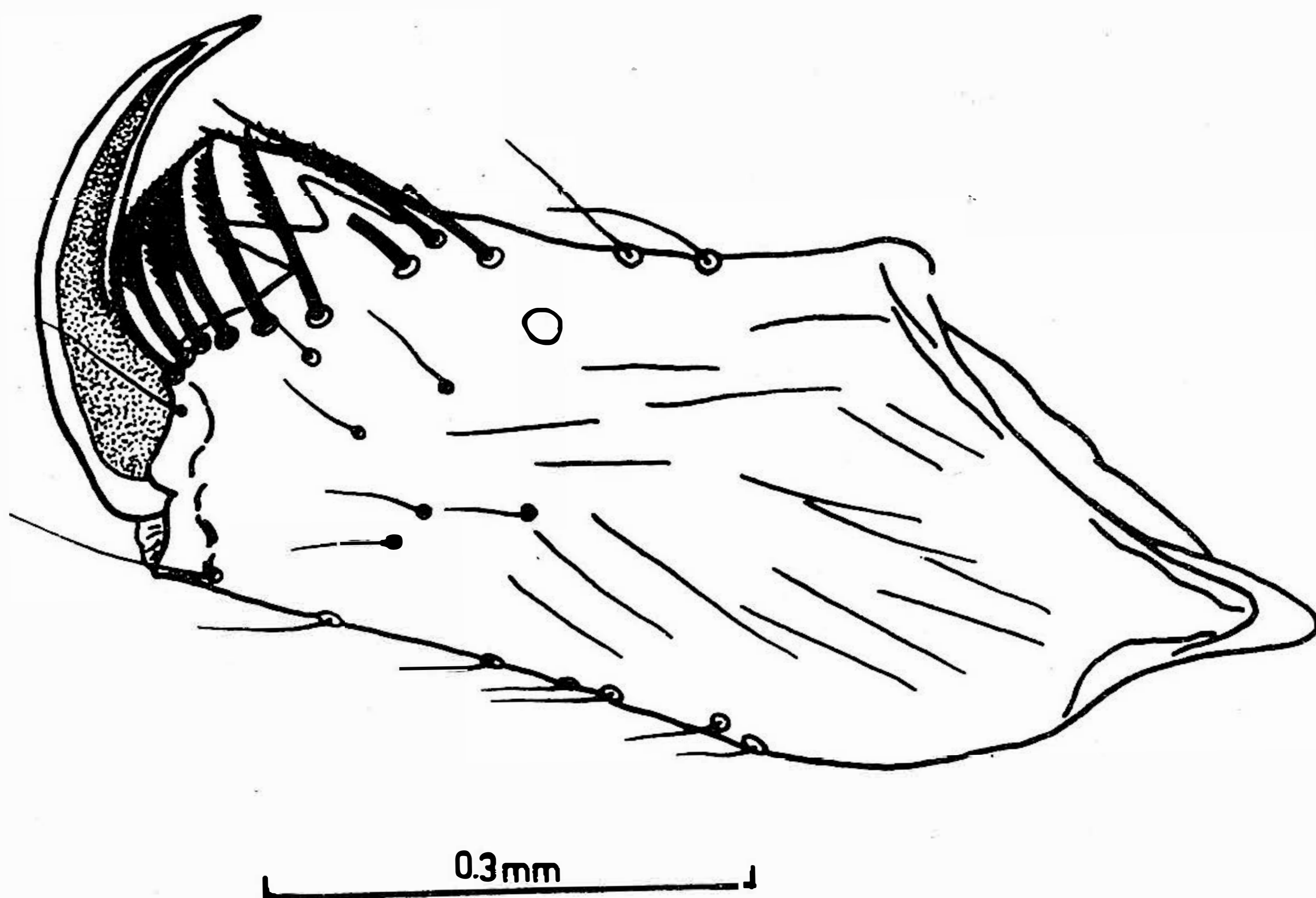


Fig. 3. Left o chelicera, anterior view.

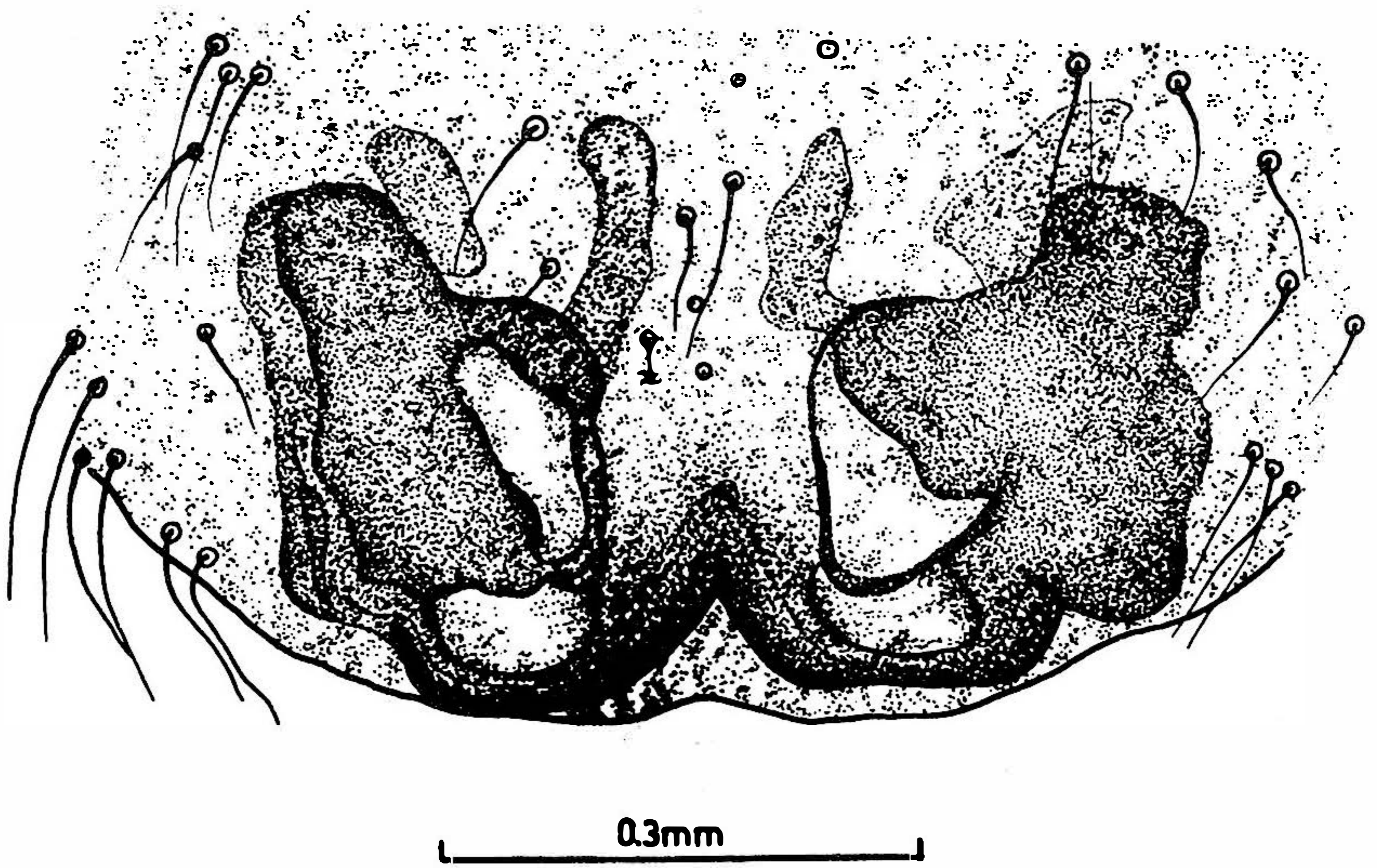


Fig. 4. Epigyne.

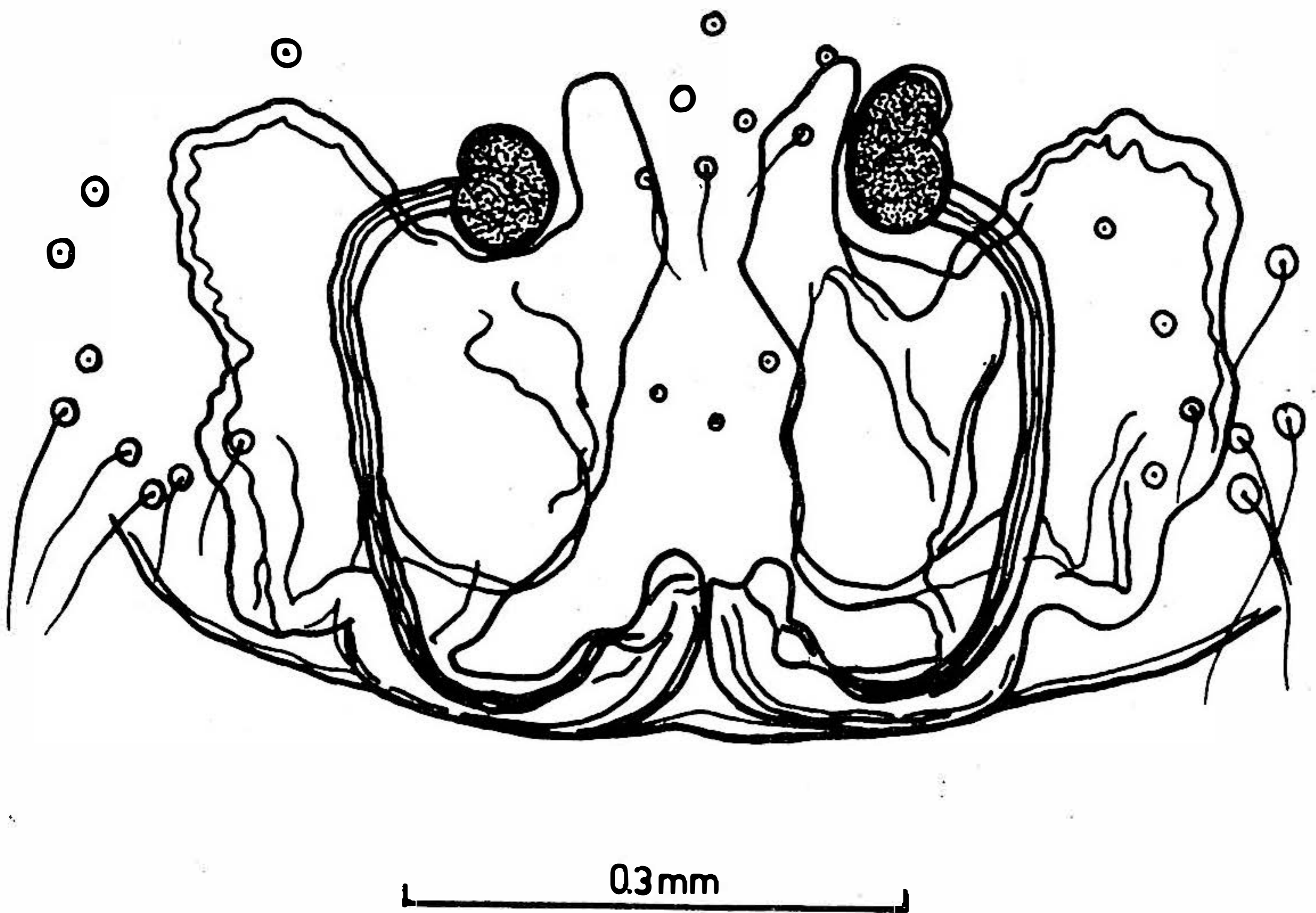


Fig. 5. Vulva.

Description of female:

Total length — 3,75 mm. Cephalotorax, length — 1,73 mm, wide — 1,44 mm, pale yellow, convexed.

Eyes (fig. 2) poorly developed, without black strip around it. Anterior medians very minute.

Chelicerae (fig. 3), length — 0,72 mm, wide — 0,28 mm, armed with 3 teeth on anterior row and with 5 serrated spines.

Sternum, length — 0,86 mm, wide — 0,86 mm.

Abdomen, length — 2,31 mm.

Legs, yellowish regular provided with long hairs.

Measurements (in mm) of legs:

Leg	Fe	Pt	Ti	Mt	Ta	Total
I	3,46	0,72	3,46	3,17	1,29	12,10
II	2,88	0,72	2,52	2,26	1,01	9,39
III	2,26	0,63	1,57	1,58	0,86	6,91
IV	3,36	0,72	2,47	2,26	1,01	9,82

Epigyne and vulva presented on fig. 4 and 5.

Discussion:

Nesticus berohi n. sp. is related to *N. arenstorffi* but both species are readily separated because:

1. *N. berohi* n. sp. is smaller than *N. arenstorffi*.
2. Chelicerae of *N. berohi* n. sp. have a serrated spine less.
3. The epigyne of *N. berohi* n. sp. show differences. Lamina basalis is more square and less curved out.

Material and locality:

“Dupkata” pot near vill. of Mostovo (district of Plovdiv), 1 female holotype and 1 female paratype, 27. VIII. 1970. The species is living in semilighted parts of the cave.

The male is unknown.

Reporting on the Bulgarian species of genus *Nesticus* we have to emphasise that they are all troglophiles and inhabit the zone of semidarkness, entering up to 100 metres. *N. cellulanus* is the most widespread in Bulgaria and Balkan peninsula. *N. eremita* is spread in Yugoslavia, Greece and Bulgaria, while *N. berohi* n. sp. is known in Bulgaria only and represents an endemic of the Balkans. Its resemblance with *N. arenstorffi* from Yugoslavia shows the common origin of the cave spider fauna of the Balkan peninsula.

SUMMARY

The spiders inhabiting Bulgarian caves are not yet investigated enough.

The present investigation contains a review on all Bulgarian representatives of genus *Nesticus* inhabiting the caves. New data are given in connection with their ecology and biology, and also some observations on the coexistence among species from *Nesticus* and species from other genera inhabiting the parts of caves near the entrance. The new species *Nesticus berohi* is described too.

LITERATURE

- BERON P., 1972: Essai sur la faune cavernicole de Bulgarie III. Resultats des recherches biospeologiques de 1966 à 1970. *Int. J. Speleol.* 4.
- DELTSHEV CH., 1972: A contribution to the study of spiders (Araneae) from the caves in Bulgaria. *Bull. Inst. Zool. Mus.* XXXIV.
- DRENSKY P., 1931: Höhlen-Spinnen aus Bulgarien. *Rev. Acad. Bulg. Sci.* XLIX.

Db 009

ÜBER DAS NISTEN VON VÖGELN IN UNTERIRDISCHEN HOHLRÄUMEN MITTELEUROPAS

László Erdős

Lehrstuhl für Spezielle Biologie der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der P. J. Šafárik-Universität, Košice, CSSR

EINLEITUNG

In Mitteleuropa sind keine Vogelarten beheimatet, die in ihrer Nistbiologie dermaßen eng an unterirdische Hohlräume gebunden sind, wie z. B. die süd-amerikanische Art *Steatornis caripensis*, oder die Arten der Gattung *Collocalia* im Süden Asiens, die fast ausschließlich in unterirdischen Hohlräumen nisten um daselbst vielzählige Populationen zu bilden.

In der mir zugänglichen Literatur konnte ich keinerlei Nachweise über das Nisten von irgendwelchen Vögeln in den unterirdischen Hohlräumen Mitteleuropas finden. Die folgenden Beobachtungen habe ich im Slowakischen Karst bei ornithologischen und nidobiologischen Forschungen im Rahmen gelegentlicher Exkursionen in zugängliche Höhlen und Schluchten des genannten Gebietes und im Slowakischen Erzgebirge in der Umgebung von Rožňava gemacht, wo ich einige durch Erzabbau entstandene Schluchten besichtigt habe.

Es soll nicht das Ziel dieses Referates sein, alle Probleme des angesprochenen Themas zu erschöpfen. In der vorliegenden Arbeit möchte ich lediglich auf die Existenz der übergeschriebenen Erscheinung hinweisen, sie grob umreißen, die Ursachen derselben kurz skizzieren und die untersuchten Arten in die allgemeine Klassifikation der Flora und Fauna der unterirdischen Hohlräume einreihen. Schließlich möchte ich den Höhlenforschern eine Anleitung zur Untersuchung von in unterirdischen Hohlräumen gefundenen Nestern geben.

METHODEN

Vor allem muß man sich die Frage stellen, ob gelegentliche Angaben, die bei Exkursionen in die unterirdischen Hohlräume gewonnen werden, und die relativ kleine Anzahl von Nachweisen nicht die Aussagekraft der Angaben negativ beeinflussen. Da meine Aufgabe lediglich in der groben Umreißung des Problems besteht, erübrigte es sich zunächst, eine biometrisch fundierte Durchforschung der unterirdischen Hohlräume vorzunehmen, um eine möglichst große Anzahl von Nachweisen zu sammeln. Um Schlußfolgerungen für unseren Zweck machen zu können, genügt vollkommen die einfache Feststellung, daß gewisse Befunde gegenüber anderen in der Mehrheit sind. Der Umstand, daß die Angaben gelegentlich gewonnen werden, sichert dabei eine stichprobenartige

Auswahl derselben, was wiederum eine unumgängliche Bedingung der biologischen Forschung ist.

Der Charakter dieser Arbeit macht auch keine ausführliche Aufzählung der negativen Befunde und anderer Zahlenangaben erforderlich.

Um das besprochene Phänomen charakterisieren, sowie die Frage nach den Ursachen desselben beantworten zu können, war es zunächst notwendig, die beobachteten Fälle nach bestimmten Eigenschaften, bzw. nach der Intensität der gewählten Eigenschaft in eine Reihenfolge zu ordnen.

Obwohl die Angaben nur von kleinen Teil Mitteleuropas stammen, sind sie auf das gesamte Gebiet zu beziehen, da hier überall die gleichen, allgemein verbreiteten Arten vorkommen, und wesentliche Unterschiede in der Ethologie, Zoopsychologie sowie in anderen Eigenschaften der untersuchten Arten nicht vorauszusetzen sind. Aus diesem Grunde habe ich in den Bestimmungsschlüssel am Ende des Referats auch zwei solche Arten einbezogen, die weder im Slowakischen Karst noch im Slowakischen Erzgebirge vorkommen.

VERWENDETE ANGABEN

Waldkauz — *Strix aluco*: Höhle Maštalná jaskyňa (Köistálló) — am 6. IV. 1958 ein Gelege mit vier Eiern gefunden. Vorkommen bei jeder Exkursion festgestellt; über das Nisten kann jedoch wegen der Unzugänglichkeit der Menge von Felsnischen keine Aussage gemacht werden.

Bergwerk-Schlucht über der Grube Mária: in den 50-ziger Jahren wurde ich über einen Nestfund in dieser Schlucht benachrichtigt. Ich fand eine Nestgrube nach dem Ausfliegen der Jungen mit Spuren des stattgefundenen Nistens vor. Schlucht Stračia priepast' (Csókáslyuk): Nestgrubenfund in den 60-ziger Jahren.

Bei jeder Exkursion, oder zumindest in den meisten Fällen wurde das Vorkommen des Waldkauzes — auch während der Brutzeit — in den folgenden unterirdischen Hohlräumen festgestellt:

Veľká Žomboj (Nagyzsomboly)

Malá Žomboj (Kiszsomboly)

Veľká Bikfa (Nagybikklyuk)

Veterná diera (Szélllyuk)

Schlucht bei „Lázkő“

Schlucht „Zombor“

Höhle Zbojnická jaskyňa (Rablóbarlang)

Bergwerk-Schluchten bei den Gruben „Mária“, „Slosszer“, „Dionýz“, „Sadlovska horná“.

Rauchschwalbe — *Hirundo rustica*: im Januar 1949 wurde an der Decke der Höhle Zbojnická jaskyňa ein Nest gefunden, welches — nach seinem Zustand urteilend — im Jahre 1948 benützt wurde.

Zaunkönig — *Troglodytes troglodytes*: einmaliger Fund im Eingang des Stollens „Karol“ am 27. IV. 1961 mit einem Gelege von 5 Eiern.

Wassermusel — *Cinclus cinclus*: Nisten aufgrund eines benützten Nestes am Ende der 60-ziger Jahre festgestellt. Das Nest befand sich im Eingang der Höhle Brzotínska jaskyňa über der Quelle.

Singdrossel — *Turdus philomelos*: im Juni 1960 wurde ein im selben Jahre benütztes und bereits verlassenes Nest in der Schlucht „Zombor“ gefunden.

Amsel — *Turdus merula*: im Eingang der Bergwerk-Schlucht in der Nähe der Grube Mária wurde am 27. IV. 1949 ein Nest mit 3 Eiern gefunden. Das Nest war auf Resten eines vorjährigen Nestes aufgebaut. In tieferen Regionen wurden Reste eines wahrscheinlich im Jahre 1947 benützten Nestes gefunden. Am 21. IV. 1950 — ebenfalls im Eingange — ein Gelege mit 4 Eiern. In der Schlucht Závorná (Jólészi Závossomboly) am 20. VIII. 1961 ein verlassenes, eindeutig im selben Jahre benütztes Nest. In der Schlucht Lastovičia priepasť (Fecskelyuk) am 3. VII. 1960 ein verlassenes, im selben Jahre benütztes Nest. Am 23. V. 1973 ein Weibchen beobachtet, welches sich wie am Nest mit Jungen gebärdete; ein Nest wurde jedoch nicht vorgefunden. In der Schlucht Mačacia priepasť (Macskalyuk) auf dem Plateau Silická planina wurde am 22. V. 1973 ein verlassenes Ei in Resten eines vorjährigen Nestes gefunden. (Dieser Fall kann nicht als normale Nistangabe aufgefaßt werden.) Im Eingang der Schlucht am Berge Dolný vrch (Alsóhegy) über der Ortschaft Jablonov n. Turňou am 7. I. 1965 Reste eines etwa zweijährigen Nestes. In der Schlucht Závorná priepasť über der Ortschaft Gombasek: 1969 ein Nest mit Gelege, am 22. V. 1973 wurde kein Nest vorgefunden.

DISKUSSION

Die meisten Nestfunde betreffen die Art Amsel, die im untersuchten Gebiet durch die Unterart *Turdus merula merula* L. vertreten ist. Selten gab es negative Befunde. Alle Nester waren — mit einer einzigen Ausnahme — im typischen Chasma erbaut. Ein Nest, welches sich in den tieferen Regionen der Schlucht in der Nähe der Grube Mária befand, lag am Übergang zum Antron. Im Chasma war es vorwiegend die weniger belichtete Seite.

Wenn wir alle Formen der Anbringung der Nester über und unter der Erde näher betrachten, können wir eine Reihenfolge aufstellen, in welcher das eine Extrem Nester auf Zweigen von Bäumen und Sträuchern, und das andere Extrem Nester auf Felsvorsprüngen in unterirdischen Hohlräumen darstellen. Dazwischen liegen Nester auf dicken Ästen, auf kräftigen Astgabeln, in Vertiefungen von Baumstämmen, in Halbhöhlen und auf Vorsprüngen beschatteter Felsen sowie in Hohlwegen.

Im Rahmen dieser Reihenfolge nimmt in bedeutendem Masse die Lichtintensität ab. Am meisten beleuchtet sind die Nester auf Zweigen, am wenigsten diejenigen, die sich im Chasma unterirdischer Hohlräume befinden.

In absoluter Mehrheit sind die Nester auf Zweigen, und die wenigsten im Chasma zu finden.

Ein Vergleich der absoluten Anzahlen von Nestern an bestimmten Lagen mit den gleichen Baumöglichkeiten zeigt, dass die Anzahl der Bauelegenheiten in der Richtung vom Chasma zum Nestbau auf Baumzweigen rapid ansteigt, und daß die Anzahl der verwirklichten Brutten wesentlich hinter diesem Anstieg

zurücksteht. Auf einem bestimmten größeren Gebiet kann man Tausende (wenn nicht Millionen) von Nistgelegenheiten voraussetzen, wobei es jedoch — nach den Nestfunden urteilend — nur zu einigen Hundert Brutten kommt. Daraus geht hervor, dass die relative Anzahl der Nester auf Zweigen sehr klein ist. Demgegenüber ist die Anzahl der im Chasma gefundenen Nester im Verhältnis zu den Nistgelegenheiten relativ gross.

Auffällig ist dabei, daß sich die Mehrzahl dieser Nester an den weniger beleuchteten Stellen befindet. Die geringere Beleuchtung hat einen positiven Einfluß und wirkt auf den Vogel beruhigend. Die Falkner z. B., nutzen diesen Umstand in den ersten Phasen der Abrichtung von Wildfängen.

Die Eulen brüten allgemein in Nisthöhlen, meist in Bäumen, aber auch in Felshöhlungen (z. B. der Uhu — *Bubo bubo*). Die Nisthöhlen werden in der Regel in Hohlräumen viel größeren Umfangs als der Vogel benötigt (z. B. hohle Kopfweiden) in einer Ecke oder Nische des Hohlraumes angelegt. Solche Nisthöhlen könnte man symbolisch als „Hohlraum im Hohlraum“ bezeichnen.

Ähnlich ist es beim Nisten in Felshöhlungen und in den Spalten größerer Höhlen.

Beim Waldkauz, der im untersuchten Gebiet durch die Unterart *Strix aluco aluco* L. vertreten ist, wurden drei Nistfunde verzeichnet. Es ist jedoch mit einer größeren Anzahl zu rechnen, die wir als vorausgesetzt bezeichnen können, da es auf den genannten Lokalitäten noch mehr Felshöhlungen und Spalten gibt, die aus technischen Gründen nicht untersucht werden konnten, so daß das Nichtvorfinden von Nestern noch keinen negativen Befund bedeutet. In der Höhle *Maštálná jaskyňa* befand sich das Nest in einer Entfernung von 25 m vom Eingang an einer Stelle, die nach der Lichtintensität am eigentlichen Nest als Antron, und nach der Beleuchtung der engeren Umgebung desselben als Übergang zum Antron zu bezeichnen ist. In der Schlucht *Stračia priepasť* und in der Bergwerk-Schlucht über der Grube *Mária* befanden sich die Nestgruben im Chasma an der am wenigsten beleuchteten Seite. Für den Waldkauz dürften unterirdische Hohlräume optimale Nistgelegenheiten darstellen, denn es scheint mir, dass die relative Anzahl der Brutten in bestimmten Lagen vom Nisten auf der Erde, über Brutten in hohlen Bäumen bis zum Nisten in unterirdischen Hohlräumen eindeutig ansteigt.

Anhand dieser Erwägungen können die Arten Amsel und Waldkauz in die betreffende Gruppe der allgemeinen Klassifikation der Flora und Fauna unterirdischer Hohlräume eingereiht werden. Es steht sicher, daß es sich hier um eine gesetzmäßige Beziehung zu unterirdischen Hohlräumen bestimmter Typen handelt, die durch ihre physikalischen Eigenschaften bestimmt werden. Bei beiden Arten sind es unterirdische Hohlräume (Höhlen, Schluchten und Bergwerk-Schluchten) mit breiten Eingängen. Die Gruppe der cavernoxenen Formen kommt also nicht in Frage. Da sie in die unterirdischen Hohlräume nicht mittels cavernicoler Formen gelangen, kommt auch die Gruppe der eingeschleppten Formen nicht in Betracht. Die Nester sind auch außerhalb der unterirdischen Hohlräume zu finden, also handelt es sich nicht um Troglo-

bionten. Somit bleibt nur noch die Gruppe der trogliphilen Formen übrig. Die große Beweglichkeit dieser zwei, sowie auch der anderen hier genannten Arten, und den Umstand, daß dieselben in nur kleiner absoluter Anzahl in unterirdischen Hohlräumen nisten, während sie außerhalb derselben gemein sind in Betracht nehmend, ist jedoch begründet vorauszusetzen, daß diese Arten in unterirdischen Hohlräumen keine Populationen bilden. Danach sind die Arten Amsel und Waldkauz zu den hemicavernophilen Formen zu reihen.

Die anderen obengenannten Arten, u. zw. die Rauchschwalbe, vertreten durch die Unterart *Hirundo rustica rustica* L., die Wasseramsel, vertreten durch die Unterart *Cinclus cinclus aquaticus* (Bechstein), der Zaunkönig, vertreten durch die Unterart *Troglodytes troglodytes troglodytes* (L.) und die Singdrossel, vertreten durch die Unterart *Turdus philomelos philomelos* Brehm, sind ebenfalls in die Gruppe der hemicavernophilen Formen einzureihen. Auch wenn nur einzelne Angaben über das Nisten zur Verfügung stehen, kann auch bei einer einzigen Brut von einer gesetzmässigen Beziehung zum unterirdischen Hohlraum, die durch die physikalischen Gegebenheiten der Höhlung bedingt ist, gesprochen werden. Beim Nestbau sowie beim Füttern der Brut kehrt nämlich der Vogel unzählige Male zum Nest zurück und offenbart so seine aktive Beziehung zu dieser Stelle. Selbstverständlich kann hier nur von einer der möglichen Niststellen die Rede sein, ohne dieselbe als optimal betrachten zu können. Auch in diesen Fällen kommt weder eine Einreihung in die Gruppe der cavernoxenen noch in die Gruppe der eingeschleppten Formen in Frage, so daß sie ebenfalls zu der Gruppe der hemicavernophilen Formen zu rechnen sind. Dabei ist zuzugeben, daß die Beziehung dieser Formen zu den unterirdischen Hohlräumen nicht so eng ist, wie es bei der Amsel und dem Waldkauz der Fall ist.

ANLEITUNG ZUR ERFASSUNG VON BEOBACHTUNGSWERTEN

Um das Nisten von Vögeln in den unterirdischen Hohlräumen Mitteleuropas, aber auch auf anderen Gebieten eingehend bewerten zu können, bedarf es einer systematischen Durchforschung dieser Hohlräume, was in den meisten Fällen nur mit Hilfe einer kompletten Höhlenforscher-Ausrüstung möglich ist. Eine solche dürfte jedoch der Ornithologe bei seiner üblichen Arbeit meist nicht besitzen. Aus diesem Grunde möchte ich an dieser Stelle an die Speläobiologen und Höhlenforscher appellieren, bei ihrer speläologischen, bzw. speläobiologischen Arbeit ihre Aufmerksamkeit auch dem Vorkommen und Nisten von Vögeln in unterirdischen Hohlräumen zu widmen. Es handelt sich hier um eine kleine Anzahl von Arten, die anhand des beigefügten Bestimmungsschlüssels sicher bestimmt werden können, oder, falls es sich um einen im Schlüssel nicht angeführten Vogel handeln sollte, kann ein solcher nachträglich anhand einer exakten Beschreibung vom Fachmann bestimmt werden. Die Erfassung von Nestfunden, aber auch von eindeutig negativen Befunden stellt ein wertvolles Material für die endgültige Lösung des besprochenen Problems dar. Für diesen

Zweck führe ich am Ende meines Referats eine Anleitung zur Aufzeichnung notwendiger Angaben, sowie einen Schlüssel zur Bestimmung der Arten an, die bei uns in unterirdischen Hohlräumen bereits vorgefunden wurden, bzw. solcher Arten, die auf dem Gebiet Mitteleuropas in Frage kommen.

Falls ein Nest aufgefunden wird, sind folgende Angaben festzuhalten:

1. Artname, festgestellt nach dem Bestimmungsschlüssel. Falls es sich um eine im Bestimmungsschlüssel nicht angeführte Art handelt, sind folgende Angaben zu notieren: Farbe der Eier, Größe der Eier zumindest in mm, Abmessungen des Nestes (zumindest der Nestgrube), Größe des Vogels (von der Größe eines Haussperlings, einer Amsel, einer Krähe u. dgl.) und schliesslich die Färbung des Vogels, insbesondere auffällige Farbenkontraste. Diese Angaben sind für eine nachträgliche Bestimmung vollkommen ausreichend.

2. Datum des Fundes, bzw. der Beobachtung

3. Lokalität

4. Nestinhalt

5. Standort des Nestes in einen Plan oder Skizze des unterirdischen Hohlraumes einzeichnen

6. eine Skizze des Neststandortes, eines senk- und waagrechten Querschnittes, gegebenenfalls eines weiteren typischen Schnittes durch das Nest anfertigen.

7. Messen der Lichtintensität am Nest

a) Intensität des vom Nest zurückgeworfenen Lichtes,

b) Intensität des auf das Nest fallenden Lichtes, u. zw. in der Richtung des größten Lichtstroms,

c) zum Vergleich sofort die Intensität des diffusen Lichtes draußen in der Nähe der Hohlraumöffnung messen,

8. relative Luftfeuchtigkeit in unmittelbarer Nähe des Nestes und sofort auch in der Nähe der Mündung des Hohlraumes an einer Stelle messen, die nicht von den im Innern des unterirdischen Hohlraumes herrschenden Verhältnissen beeinflusst wird.

SCHLÜSSEL ZUR BESTIMMUNG VON VÖGELN NACH DEN EIERN

- | | |
|---|---|
| 1. a) Eier einfarbig weiss | 2 |
| b) Eier aufweissem (schmutzigweissem) Grund gesprenkelt, gefleckt | 3 |
| c) Grundfarbe der Eier grün bis blaugrün, gesprenkelt, gefleckt | 5 |
| d) Grundfarbe der Eier hellblau, gesprenkelt, gefleckt | 7 |
| e) andere Grundfarbe der Eier, oder einfarbig, nicht weiss | 8 |
-
- | | |
|---|--|
| 2. a) Größe der Eier um 60 × 50 mm, der Vogel ist von eulenähnlichem Aussehen — Uhu (Bubo bubo) | |
| b) Größe der Eier um 48 × 39 mm, Vogel eulenähnlich — Waldkauz (Strix aluco) | |
| c) Größe der Eier um 25 × 19 mm, relativ großes Nest von im wesentlichen kugelförmiger Gestalt, aus pflanzlichem Material, enge Öffnung — Wasseramsel (Cinclus cinclus) | |
| d) Größe der Eier um 19 × 14 mm, Nistmaterial vorwiegend pflanzlichen Ursprungs — Hausrotschwanz (Phoenicurus ochruros) | |

- e) Größe der Eier um 18×13 mm, Nest aus Lehm gebaut, enger Eingang Mehlschwalbe (*Delichon urbica*)
- f) Eier anderer Größe 8
3. a) Größe der Eier um 38×27 mm 4
- b) Größe der Eier um 19×14 mm, Lehmnest mit breitem Eingang über dem Nestrand, Eier auf weißem Grund rotbraun und grau gesprenkelt — Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*)
- c) Größe der Eier um 16×12 mm, Nest klein und im wesentlichen von kugelförmiger Gestalt, aus Pflanzenmaterial mit engem Eingang — Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*)
- d) Eier anderer Größe 8
4. a) Vogel von der Größe einer Ringeltaube, ganz schwarz mit leuchtend rotem Schnabel und roten Beinen — Alpenkrähe (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)
- b) Vogel von der Größe einer Ringeltaube, ganz schwarz mit leuchtend gelbem Schnabel und roten Beinen — Alpendohle (*Pyrrhocorax graculus*)
- c) anders gefärbter Vogel 8
5. a) Größe der Eier um 50×33 mm, Vogel schwarz mit außergewöhnlich grober rhythmischer Stimme: „kra-kra-kra-...“ — Kolkrabe (*Corvus corax*)
- b) Größe der Eier um 28×21 mm 6
- c) Eier anderer Größe 8
6. a) Eier mit meist runden schwarzen Flecken bedeckt, Nest innen mit Lehm ausgeschmiert — Singdrossel (*Turdus philomelos*)
- b) Eier dicht mit rostroten Flecken bedeckt, Vogel dunkel bis schwarz — Amsel (*Turdus merula*)
- c) Eier, bzw. Vogel sieht anders aus 8
7. a) Größe der Eier um 34×25 mm, Vogel vorwiegend schwarz — Dohle (*Corvus monedula*)
- b) andere Größe der Eier 8
8. Art im Schlüssel nicht angeführt.

SCHLÜSSEL ZUR BESTIMMUNG VON VÖGELN NACH IHREM AUSSEHEN UND FÄRBUNG

Der Schlüssel setzt voraus, daß dem Leser der Begriff „eulenähnlich“ bekannt ist, und daß er die Arten Saatkrähe, Drossel, Haussperling und Schwalbe kennt.

1. a) eulenähnlich 2
- b) saatkrähenähnlich 3
- c) drosselähnlich 5
- d) anderes Aussehen 6
2. a) Vogel von der Größe einer kleinen Gans (Körper wesentlich kleiner) — Uhu (*Bubo bubo*)
- b) Vogel etwas größer als eine Saatkrähe, braune Augen — Waldkauz (*Strix aluco*)
- c) Vogel anderer Größe 10

3. a) Vogel größer als eine Saatkrähe, außergewöhnlich grobe rhythmische Stimme:
„kra-kra-kra-kra-...“ — Kolkrabe (*Corvus corax*)
- b) Vogel kleiner als eine Saatkrähe 4
4. a) Schnabel dunkelgrau bis schwarz, Vogel vorwiegend schwarz — Dohle (*Corvus monedula*)
- b) Schnabel gelb, Beine rot, Federkleid schwarz — Alpendohle (*Pyrrhocorax graculus*)
- c) Schnabel rot, Beine rot, Federkleid schwarz — Alpenkrähe (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)
- d) andere Größe oder Färbung 10
5. a) Vogel dunkel bis schwarz, Schnabel hell biss gelb — Amsel (*Turdus merula*)
- b) Oberteil des Körpers falbbraun, der untere Teil auf hellem, fast weißem Grunde gesprenkelt, Nestgrube mit Lehm ausgeschmiert — Singdrossel (*Turdus philomelos*)
- c) andere Färbung, oder anderes Aussehen des Nestes 10
6. a) Vogel von der Größe einer Drossel, gedrungen, mit kurzem Schwanz, dunkelbraun mit weißem Kropf — Wasseramsel (*Cinclus cinclus*)
- b) Haussperlingsgröße, oder kleiner 7
- c) andere Größe 10
7. a) schwalbenähnlich 8
- b) anderes Aussehen 9
8. a) Schwanz tief gegabelt, mit verlängerten Steuerfedern — Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*)
- b) Schwanz nur gegabelt, Nest aus Lehm mit engem Eingang — Mehlschwalbe (*Delichon urbica*)
- c) anderer Nesttyp 10
9. a) beinahe Haussperlingsgröße, rostroter Schwanz, Eier weiß — Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*)
- b) wesentlich kleiner als der Haussperling, gedrungen, mit kurzem senkrecht hochstehendem Schwänzchen — Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*)
- c) anderes Aussehen oder Größe 10
10. Art im Schlüssel nicht angeführt.

Db 010

LA BIOSPELEOLOGÍA EN ESPAÑA

F. Español, O. Escolà

Museo de Zoología de Barcelona, España

Como continuación del resumen histórico presentado en el Vº Congr. Int. de Espeleol., Stuttgart, 1969, nos ocupamos en la presente comunicación de las actividades realizadas por investigadores españoles y por colegas extranjeros que se han ocupado de nuestra fauna cavernícola, a partir de 1969 hasta la fecha.

CAMPAÑAS DE EXPLORACION

En el curso de estos últimos 5 años, por una parte, numerosos equipos espeleológicos catalanes, vascos y levantinos, en estrecha colaboración con el Museo de Zoología de Barcelona; y por otra, algunos grupos espeleológicos madrileños y burgaleses vinculados al Dr. E. Ortiz, han proseguido la exploración del karst peninsular y balear con interesantes resultados, no sólo por los numerosos descubrimientos logrados, sino también por ampliar horizontes en el campo de la biospeleología española.

Cabe señalar también que algunos de los mencionados equipos catalanes han proseguido la exploración del vecino Marruecos con resultados alentadores. No ha faltado en fin la colaboración de investigadores extranjeros en la labor de exploración, como se pone de manifiesto en diferentes notas que dan cuenta de los resultados por ellos conseguidos.

ESTUDIO DEL MATERIAL RECOGIDO

El material reunido en el curso de las precedentes exploraciones ha sido estudiado por biospeleólogos españoles y extranjeros, tal como intenta reflejar la relación que se acompaña, en la que figuran asimismo otras aportaciones españolas al margen de nuestras latitudes.

ALTIMIRA C.: Moluscos y conchas recogidos en cavidades subterráneas. *Speleon* 17, 1970, p. 67—75.

Relación de moluscos troglófilos y troglógenos recogidos en cavidades españolas en el curso de estos últimos años.

ALVAREZ J.: Biospeleología de la Cueva de Ojo Guareña. Oligoquetos terrícolas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 69 (1), 1971, p. 11—18.

Se comentan 8 formas recogidas en la indicada cavidad, dos de ellas (*Allolobophora rosea troglodyta* n. ssp. y *A. paradoxides* n. sp.) nuevas.

AUROUX L.: Distribución de algunos isópodos cavernícolas de Cataluña. *Com. I. Congr. Nac. Espeleol.* Barcelona, 1972, p. 91—96.

Se ocupa de las familias Porcellionidae, Trichoniscidae y Asellidae.

- BEIER M.: Ein neuer troglobionter Pseudoscorpion aus Tarragona (Chelicerata). Eos XLVI (1-4), 1970, p. 15-17.
Se describe *Roncus* (*Parablothrus*) *lagari* n. sp. de la Cova Cartanyà, en la Riba (Tarragona).
- BELLES X.: Una nova especie de coleópter troglóbi. Circ. G. M. Gelera, II-III, 1971, p. 6.
Se comenta el descubrimiento de *Typhloreichea bellesi* Lag. en la Cova d'En Genet (Tarragona).
- Coexistencia coleopterológica en la Cova d'En Janet de Llevaria (Tarragona). Geo y Bio Karst 32, 1972, p. 27.
Se señala la coexistencia en dicha cavidad de *Duvalius berthae* Jeann., *Troglorrhynchus gridelli* Esp. y *Typhloreichea bellesi* Lag., los tres de hábitat endogeo.
 - Observaciones sobre la biología de *Troglocharinus ferreri* Reitt. Ildobates I, 1972, p. 38-41.
Observaciones efectuadas a lo largo de 6 meses de permanencia de los insectos en cautividad, en Barcelona.
 - Los coleópteros cavernícolas de la Cueva Cullalvera. Act. II. Congr. Nac. Espeleol. Oviedo (en prensa).
 - Los Caraboidea cavernícolas de Cataluña. Speleon 19, 1973 (en prensa).
 - Localizaciones nuevas o poco conocidas sobre Bathysciinae catalanes. Ildobates III, 1973 (en prensa).
 - Un nuevo Bathysciinae del macizo de Garraf. Misc. Zool, 1973 (en prensa).
- CEUCA T.: D'autres Iulides cavernicoles nouveaux d'Espagne (Diplopoda). Spéléon 18, 1972, p. 19-29.
Descripción de *Dolichoïulus typhlops* n. sp., *D. ibericus* n. sp., *Paratyphloiulus bolivari* n. gen., n. sp., *P. lagari* n. sp. y *Mesoiulus stammeri san-cipriani* n. ssp., recogidos en diferentes cavidades subterráneas españolas.
- COIFFAIT H.: Nouveaux Osoriini hypogés. Ann. Spéléol. 24 (1), 1969, p. 163-170.
Se describen, entre otros, *Cylindropsis* (s. str.) *littoralis* n. sp. y *Lusitanopsis monchichus* n. sp., ambos del Algarve (Portugal).
- Formes nouvelles ou peu connues des genres *Medon* et *Hypomedon*. Ann. Spéléol. 24 (4), 1969, p. 701-728.
Se describe, entre otros, *Medon subterraneus* n. sp. del Avenc d'En Cosme (Sant Miguel, Ibiza o Eivissa) ESCOLA leg.
 - Nouveaux Leptotyphlinae du Maroc, de la péninsule Ibérique et des Baléares. Rev. Ecol. Biol. Sol VII (1), 1970, p. 145-150.
Se describen dos nuevos *Paratyphlus*, uno del Algarve (Portugal) y otro de Mallorca, y cuatro nuevos *Mesotyphlus* del Algarve (Portugal).
 - Contribution à la connaissance du genre *Typhlocharis* (Col. Carabidae). Description d'une espèce nouvelle du Portugal. Ann. Spéléol. 26 (2), 1971, p. 463-467.
Se ocupa de la distribución geográfica del género *Typhlocharis* y se describe *T. algarvensis* n. sp. del sur de Portugal.
- DRESCO E.: Recherches sur la variabilité et la philogénie chez les opilions du genre *Ischyropsalis* Koch (Fam. Ischyropsalidae) avec la création de la famille nouvelle des Sabacoonidae. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 2 série, 41 (5), 1969, p. 1200-1213.
Se incluyen localizaciones ibéricas.
- HUBERT M.: Araneae speluncarum Hispaniae I. Cusd. de Espeleol. 5-6, 1971, p. 199-206.
Relación de araneidos cavernícolas de España y Baleares.
 - Recherches sur les opilions du genre *Ischyropsalis* (Fam. Ischyropsalidae) XII. *Ischyropsalis dispar* Simon. Ann. Spéléol. 27 (2), 1972, p. 351-361.
Especie estrictamente cavernícola sólo conocida de las provincias de Alava y Vizcaya (región cantábrica española).

- Recherches sur le genre *Ischyropsalis* (Fam. *Ischyropsalidae*) XI. *Ischyropsalis noltei* sp. nov. *Ann. Spéléol.* 27 (1), 1972, p. 121—127.
Novedad descubierta en la Cueva del Polvorín, Ceánuri (Vizcaya).
- ESCOLA O.: Un nuevo *Speonomus* de la provincia de Lérida (Col. *Catopidae*, *Bathysciinae*). *Speleon* 18, 1972, p. 31—34.
Se describe *Speonomus vinyasi* n. sp. de la zona de Oliana (Lérida).
- Los *Dolichopoda* de Cataluña. Com. I. Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 109—113.
Se estudian *D. linderi* Duf. y *D. bolivari* Chop., de los que se dan 26 citas españolas.
- El Larumbe dins del sistema kárstic de la Pedra de Sant Martí. *Espeleoleg* 14—15, 1971, p. 708—725.
Se cita el descubrimiento de unos cementerios de *Aphaenops* en el complejo E.R.E., lecho fósil del Larumbeen su parte terminal, explorado por primera vez.
- El primer Congreso Nacional de Espeleología. Barcelona, 1970. *Misc. Zool.* III (1), 1971, p. 107—108.
Relación de las aportaciones biospeleológicas al Congreso y comentario general.
- Nuevos datos sobre la fauna cavernícola de la provincia de Lérida. Col. *Bathysciinae*. *Speleon* 19, 1973 (en prensa).
Nuevas localizaciones de *Speonomus crypticola* Jeann. y descripción de *S. antemi* n. sp. de la Cova dels Porredons, Bahent.
- Addenda a „Un nuevo *Speonomus* de la provincia de Lérida“. *Speleon* 19, 1973 (en prensa).
Biometría, bibliografía y comentarios sobre *S. vinyasi* Esc.
- Noves localitzacions de *Stenasellus virei* a la península Ibérica, especialment a Catalunya. *Butll. Inst. Cat. d'Hist. Nat.* (en prensa).
Cita de todas las localidades españolas conocidas de la indicada especie, con mención de un *Stenasellus* inédito de la provincia de Cádiz.
- ESPAÑOL F.: Un nuevo *Apteranillus* cavernícola de la región de Boudenib, Marruecos (Col. *Staphylinidae*). *Ann. Spéléol.* 24 (1), 1969, p. 171—176.
Se describe *A. ruei* n. sp. de la Cueva de Kef Aziza.
- Peuplement des îles Baléares par les coléoptères cavernicoles. *Reun. C.I.E.S.M. Rapp. Comm. Int. Mer Méditerran.* 19 (5), 1969, p. 805.
- Fauna cavernícola de España. *Mem. R. Acad. Cienc. Art. Barcelona*, 3a época. 740, 39 (9), 1969, p. 309—322.
Consideraciones generales sobre la fauna cavernícola, etapas del poblamiento del karst peninsular por dicha fauna y división del karst ibérico en 5 distritos faunísticos de acuerdo con la población cavernícola a ellos confinada.
- Un nuevo *Trechus* cavernícola del norte de Burgos, (Col. *Trechidae*). *Speleon* 17, 1970, p. 53—57.
Se describe *T. ortizi* n. sp. de la Cueva de Ojo Guareña, Burgos.
- Un nuevo *Bathysciinae* cavernícola de la provincia de Guipúzcoa. *Speleon* 17, 1970, p. 59—62.
Se describe *Speocharidius galani* n. sp. de Guardetxe Aurreko leizea 1, Usurbil, Guipúzcoa.
- ESCOLA O.: Bibliografía espeleológica española 1960—1968 (Biospeleología). *Speleon* 17, 1970, p. 107—111.
- Algunos coleópteros cavernícolas de la región de los Ait M'Hamed, Gran Atlas Central, Marruecos. *Ann. Spéléol.* 25 (2), 1970, p. 369—375.
Se describe el ♂ de *Subilsia senenti* Esp. y *Domene aurouxi* n. sp. de la Cueva del Caid.
- Ricardo Zariquiey Alvarez 1897—1965. *Speleon* 17, 1970, p. 119—120.
Nota necrológica.
- Nuevos *Anillini* cavernícolas del NE de España (Col. *Trechidae*). *Publ. Inst. Biol. Apl.* LI, 1971, p. 79—88.

- Se describen *Catalanotyphlus jusmeti* n. sp., *Iberanillus vinyasi* n. gen., n. sp. e *Hypotyphlus sotilloi* n. sp., los dos primeros de Coves de Vinromà (Castellón), el último de Sant Miquel de la Vall (Lérida).
- Nuevos tréquidos cavernícolas de la fauna española (Col. Caraboidea). Publ. Inst. Biol. Apl. LI 1971, p. 89 — 96.
Se describen *Trechus alicantinus* n. sp., *T. barratxinai* n. sp. de la provincia de Alicante, y *Apoduvalius alberichae* n. sp. de la de Palencia.
 - Los coleópteros cavernícolas de Marruecos. Com. I. Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 115 — 121.
Comentario sobre la naturaleza y distribución de la coleopterofauna cavernícola marroquí.
 - Un nuevo *Domene* cavernícola de la región de Agadir, Marruecos sud-occidental (Col. Staphylinidae). Misc. Zool. III (2), 1972, p. 51 — 54.
Se describe *D. cantonsi* n. sp. de la Cueva de Wit Tandoum.
 - Un nuevo *Speophilus* del grupo *kiesenwetteri* (Col. Catopidae). Misc. Zool. III (2), 1972, p. 55 — 60.
Se describe *Speophilus schibii* n. sp. del Avenc de la Solana, Penedès (Barcelona).
 - Un nuevo Bathysciinae del Levante español (Col. Catopidae). R. Soc. Esp. Hist. Nat., vol. centenario (en prensa).
Se describe *Typhlochlamys bardisai* n. gen., n. sp. del Avenc de Barratxina, Xixona (Alicante).
 - Los Anillini de la vertiente española de los Pirineos (Col. Trechidae). Act. Congr. Int. Estud. Pirenaicos (en prensa).
Relación comentada de los Anillini del Pirineo español.
 - Nuevos datos sobre la fauna cavernícola de Guipúzcoa. Eos, t. XLVI, 1973 (en prensa).
Se describen *Aranzadiella leizaolai* n. gen., n. sp., de la Sima Kobeta, Olatz, y el ♂ de *Speonomus* (*Euryspeonomus*) *mendizabali* C. Bol. de la Cueva de Pagoeta. (Col. Catopidae, Bathysciinae).
 - Un nuevo *Speocharis* cavernícola del norte de Palencia. (Col. Bathysciinae). Speleon 19, 1973 (en prensa).
Se describe *Speocharis nuptialis* n. sp. de la Cueva del Triángulo, Velilla de Carrión (Palencia).
 - Los Bathysciinae cavernícolas de Vizcaya, Guipúzcoa y vecinos relieves navarros. Kobie, 1973 (en curso de publicación).
Relación comentada de los Bathysciinae vasco-navarros.
- FADRIQUE F.: La Torca del Carlista. Senderos 154, 971, p. 1 — 3.
Biospeleología por A. LAGAR.
- La Cova de Can Masiet, La Riba (Tarragona). Senderos 158, 1972, p. 1 — 4.
Biospeleología por A. LAGAR.
- GALAN C.: Nueva especie de coleóptero cavernícola. Munibe 22 (1 — 2), 1970, p. 67.
Se comenta la captura del *Hydraphaenops galani* Esp.
- Aportación al conocimiento de los quirópteros cavernícolas del País Vasco. Munibe 22 (1 — 2), p. 61 — 66.
Resumen de todos los datos recientes sobre quirópteros de Guipúzcoa y parte NW de Navarra, recogidos por miembros de la Soc. Cienc. Nat. Aranzadi.
 - Biospeleología del complejo Leize-Aundia II — Sabe-Saia-Ko Leizea. Munibe 22 (3 — 4), 1970, p. 181 — 182.
Relación del material recogido en dicha cavidad y su localización en los distintos biotopos.
- GHIDINI G. M.: Rassegna Speleol. Italiana, XIX, 1967, p. 291.
Noticia de la captura y descripción del *Ildobates neboti* Esp.
- GONZALEZ M.: La fotomacrografía al servicio de la biospeleología. Com. I Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 157 — 162.
- *Somodytes*, nuevo género cavernícola de la provincia de Alicante (Col. Curculionidae). Speleon 17, 1970, p. 47 — 51.

- Se describe *Somodytes escolai* n. gen., n. sp. de la Cueva de Somo, Tárben (Alicante).
- Nuevos datos sobre los Torneumatini ibéricos y de las islas atlánticas. *Publ. Inst. Biol. Apl.* LI, 1971, p. 5—15.
- Se describen *Paratorneuma franzi* n. sp. de Tenerife y *Torneuma* (*Typhloporus*) *mese-gueri* n. sp. de la Cueva de Quiñones, Vejer (Cádiz).
- Más datos sobre los géneros *Desbrochersella* Reitt. y *Bubalocephalus* Cap. (Col. Curculionidae). *Misc. Zool.* III (2), 1972, p. 75—80.
- Se describe el alotipo (♂) de *Bubalocephalus espanyoli* Gonz. de la Balma de la Vansa, Montsec de Rubies (Lérida).
- HERNANDEZ E.: Información del contenido y objeto del librofilm „Flora subterránea“. Com. I. Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 209.
- KOSSWIG C.: Aportaciones genéticas a la evolución regresiva (investigaciones en peces cavernícolas mejicanos). *Ciencia y técnica.* Boehrigen Ingelheim, 7, 1972, p. 16—25.
- LAGAR A.: Nueva especie del género *Typhloreichea* Holdh. (Col. Scaritidae). *Misc. Zool.* III (1), 1971, p. 41—43.
- Descripción de *Typhloreichea* (*Parareichea*) *bellesi* n. sp. de la Cova del Genet, Llaveria (Tarragona).
- Cova-avenc Cartanyà, La Riba (Tarragona). *Biospeleología.* Senderos 152, 1971, p. 2—4.
- La Cova Miserachs, Sant Pau d'Ordal (Barcelona). *Biospeleología.* Senderos 156, 1971, p. 2—5.
- Contribución al conocimiento de los Pseudoscorpiones de España I. *Misc. Zool.* III (2), 1972, p. 17—22.
- Se citan diferentes quernetos cavernícolas de Cataluña con descripción de *Ronchus* (*Parablothrus*) *bellesi* n. sp. del Forat de l'Os, Os de Balaguer (Lérida).
- Cavidades del Penedès (Barcelona). *Senderos* 172, 1973, p. 18—21. *Biospeleología* de Coves de Can Joan de Solé, Cova del Pany y Cova dels Toixons.
- Contribución al conocimiento de los Pseudoscorpiones de España II. *Speleon* 19, 1973 (en prensa).
- Se describen *Ronchus* (*Parablothrus*) *vidali* n. sp. de la Cova del Telemetre, Alcudia (Mallorca), *Microcreagris juliae* n. sp. del Avenc Cinto, Lluc (Mallorca) y *Ronchus* (*Parablothrus*) *lagari sendrai* n. ssp. de la Cova del Codó, Els Motllats (Tarragona).
- LANEYRIE R.: Addenda et corrigenda à la „Nouvelle classification des Bathysciinae“. *Ann. Spéléol.* 24 (4), 1969, p. 733—736.
- Se incluyen citas españolas.
- LJOVUSCHKIN S. I.: Hommage à la mémoire de JAKOV AVADIEVITCH BIRSTEIN (1911—1970). *Int. J. Speleol.* 4 (2), 1972, p. 113—124.
- MARGALEF R.: Anfípodos recolectados en aguas subterráneas ibéricas. *Speleon* 17, 1970, p. 63—65.
- Nuevas localizaciones ibéricas de anfípodos cavernícolas.
- Anfípodos recolectados en aguas subterráneas del País Vasco. *Munibe* 22 (3—4), 1970, p. 169—174.
- MATEU J.: Un nouveau carabique de Singapour. *Ann. Spéléol.* 24 (4), 1969, p. 729—731.
- Se describe *Argiloborus murphyi* n. sp.
- MAURIES J.-P.: Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. IV—V. Blaniulides et Iulides. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 107 (1—2), 1971, p. 103—116.
- Se describen *Mesoiulus derouetae* n. sp. de Matienzo (Santander), *M. drescoi* n. sp. de Arredondo (Santander) y *M. henroti* n. sp. de Navarra.
- Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. VI. Polydesmiens. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 107 (1—2), 1971, p. 117—124.
- Se describe *Cantabrodesmus lorioli* n. gen., n. sp. de Arredondo (Santander).
- Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques.

- VII. Glomérides. Essai de classification des Glomeroidea. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 107 (3-4), 1971, p. 423-436.
- MORAND-CHEVAT CH.: Bilan actuel du genre *Niphargus* en France et en Espagne. Act. ler. Colloque Int. sur le genre *Niphargus*. Memoria fuera de serie, 5, 1972, p. 25-31.
- ORTIZ E.: Descripción de *Lithobius andalusicus* n. sp. de la Cueva de la Pileta, Málaga. (Chilopoda Lithobiomorpha). Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 66, 1968, p. 101-104.
- Algunos crustáceos y miriápodos cavernícolas de la región de Matienzo (Santander). Cuad. Espeleol. 3, 1968, p. 85-87.
- Estudio de algunos asélidos, anfípodos y quilópodos de la indicada región.
- PEREZ-IÑIGO C.: Biospeleología de la Cueva de Ojo Guareña. Acaros Oribátidos. Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Biol.) 67 (3-4), 1969, p. 143-160.
- Se estudian 43 oribátidos, dos de ellos nuevos: *Steganacarus ortizi* n. sp. y *Chamobates stimulator* n. sp.
- RAMBLA M.: Las especies del grupo *Nemastoma bacilliferum* Simon, 1879, en la península Ibérica (Opiliones, Nemastomatidae). Publ. Inst. Biol. Apl. XLV, 1968, p. 35-55.
- Revisión de las formas de *Nemastoma bacilliferum* Simon de la vertiente francesa de los Pirineos y península Ibérica repartidas en dos series: la de *N. ibericus* y la de *N. bacilliferum*.
- Cave Harvestmen from Jamaica (Opiliones Phalangodidae). Psyche 76 (4), 1969, p. 390-406.
- Descripción de un *Stygnomma* y dos *Cynortina*, los tres cavernícolas.
- La especie *Cosmobunus granarius* (Lucas 1847) en la península Ibérica (Opiliones Phalangidae). Publ. Inst. Biol. Apl. XLVIII, 1970, p. 81-105.
- Revisión morfológica, etológica y ecológica de *C. granarius* Luc. basada en el examen de 852 ejemplares recogidos en 45 localidades, 22 de ellas subterráneas. Troglófilo con huevos fecundados dentro y fuera del dominio subterráneo.
- Contribución al estudio de los Opiliones de la fauna ibérica (Arachnida, Opiliones). Publ. Inst. Biol. Apl. (en prensa).
- Se describe *Scotolemon espagnoli* n. sp. de la Cova Oscura, Adzaneta (Castellón).
- Dos nuevos *Stygnomma* del Ecuador. Result. Scien. Miss. Zool. Belge aux îles Galapagos et en Ecuador (N. et J. LELEUP, 1964-65) (en prensa).
- RIBERA C.: Resultados faunísticos de la Campaña Serranía de Ronda 70. Com. I. Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 123-129.
- ROMERO D.: Avance de los trabajos espeleológicos efectuados en la zona de Oliana (Lérida). Com. I. Congr. Nac. Espeleol. Barcelona, 1972, p. 131-135.
- Se ocupa de los Bathysciinae (Col. Catopidae) recogidos en la indicada zona.
- SCHMOLZER K.: Die Landisopoden der Iberischen Halbinsel. Monogr. Cienc. Modern. 80, 1971, 161 pp.
- VACHON M.: *Spelyngochthonius heurtaultae* nouvelle espèce de Pseudoscorpions cavernicoles habitant l'Espagne (Famille des Chtonidae). Bul. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 39 (3), 1967, p. 522-527.
- Se describe dicha novedad de la Cova d'En Merla, Roda de Barà (Tarragona).
- VANDEL A.: Les isopodes terrestres et cavernicoles de la Catalogne. Misc. Zool. III (2), 1972, p. 23-42.
- Una puesta al día de la fauna isopodológica catalana. Se describen *Spelaeonethes occidentalis* n. sp., *Oritoniscus lagari* n. sp., *O. ripollensis* n. sp. y *Trichoniscoides lagari* n. sp.
- Sur la présence en Catalogne du genre *Libanonethes* (Crustacés, Isopodes, Oniscoïdes). Misc. Zool. III (3), 1973 (en prensa).
- Precisiones sobre la posición sistemática de *Trichoniscus* (*Trichoniscus*) *novus* Arcangeli y sobre sus afinidades.
- VIVES J.: Un nuevo *Leiocnemis* ibérico (Col. Pterostichidae). Misc. Zool. III (1), 1971, p. 45-47.
- Descripción de *L. espagnoli* n. sp. de las Blancas, Aisa (Huesca) 2.200 m. alt., y de la Grallera Gran de Cornellana, Sa del Cadí (Lérida) 2.460 m. alt.

Db 011

MORAVIAN CAVES AS A NATURAL HABITAT OF BATS (CHIROPTERA)

Jiří Gaisler

Department of Biology of Animals and Man, J. E. Purkyně University, Brno, CSSR

This paper is based on 16 years of research in faunistics and ecology of bats, carried out by the author and his collaborators. Partial results of this research have been published. First of all, the most important ecological information obtained up to 1968 was summarised (Gaisler and Hanák 1969). Then a survey of all verified finds of bats in underground spaces in Czechoslovakia up to 1970 was given (Gaisler and Hanák 1972, the situation in Moravia described on pp. 13 to 18). Since that time new information has been obtained, which is also included in this study. Faunistic data have been completed by gaining the first document specimens of two species, *Myotis brandti* and *Myotis dasycneme*. New ecological data are the results of catching bats into mist nets placed in entrances to caves. Unlike the previous studies the paper submitted is aimed at biospeleology: it gives a general evaluation of that information relating to the occurrence and life of bats in natural caves; from the geographical point of view it is limited to the karst regions of Moravia.

WINTER POPULATION OF BATS IN CAVES

It is generally known that in our geographical latitudes the caves serve the bats above all as wintering quarters. Bats, however, spend the winters only in caves with at least a relatively constant microclimate. In the region under study they are caves of minimum length about 10 m, the size, number and situation of entrances being of importance as well. A survey of winter finds is given in Tab. 1. In 152 checkings of 44 karst caves 4562 specimens of bats were caught and mostly banded. The average number of individuals in one winter checking of one cave is 30. Since the caves to be investigated were chosen more or less at random, including both small caves and very extensive cave complexes including all the show caves of Moravia, we can, on the basis of the average number found out, estimate the total number of bats wintering in the Moravian caves. According to speleological literature (e.g. Burkhardt 1964, pp. 25 to 28) there are about 520 known caves in Moravia in which, owing to their sizes, bats could hibernate. The estimated number of bats wintering every year in the Moravian caves is thus 15,600. For various reasons which cannot be analysed in detail, one checking almost never comprises all individuals wintering in the given cave throughout the whole winter period in question. Therefore the number given must be considered the minimum estimate of the actual number.

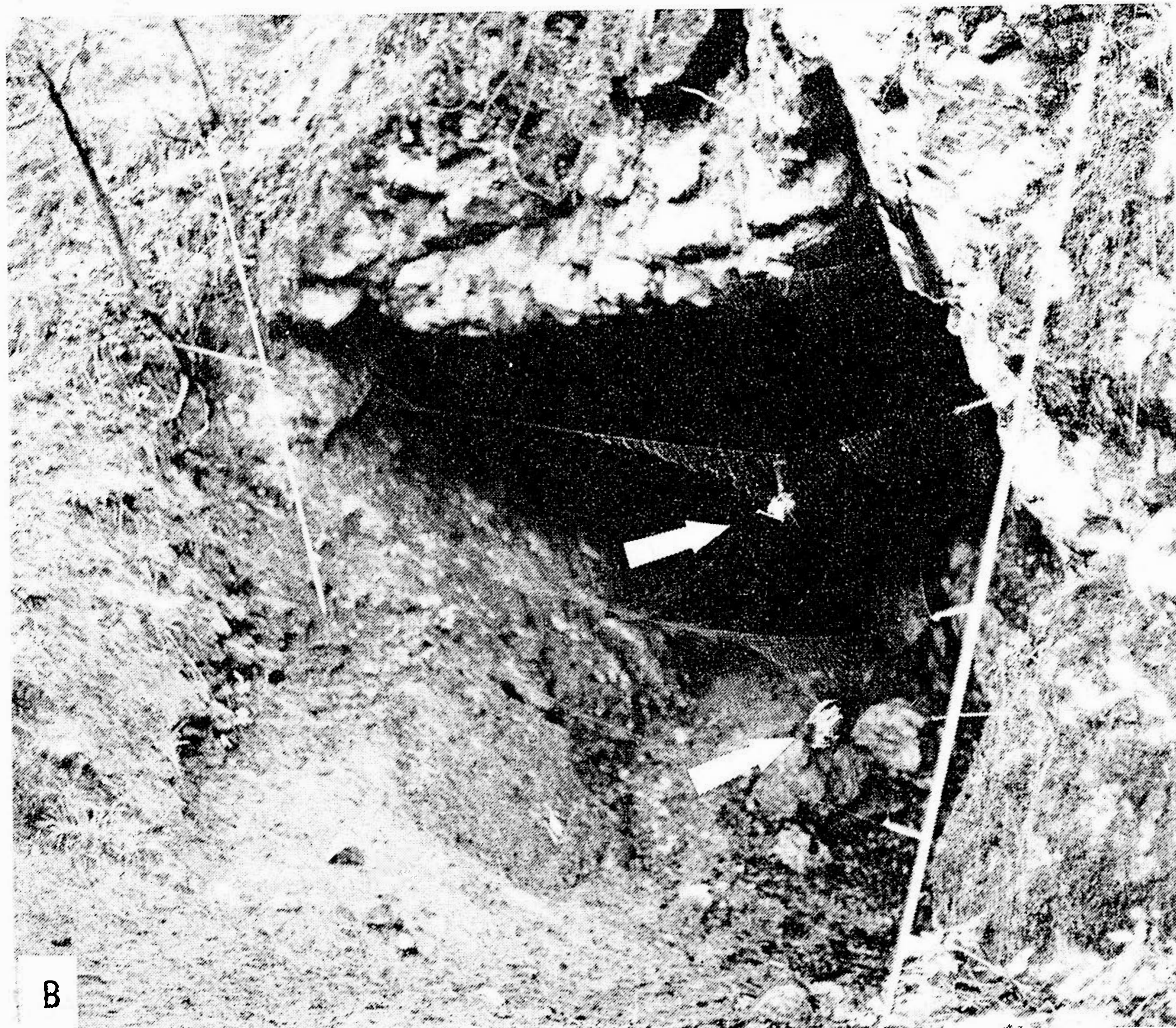
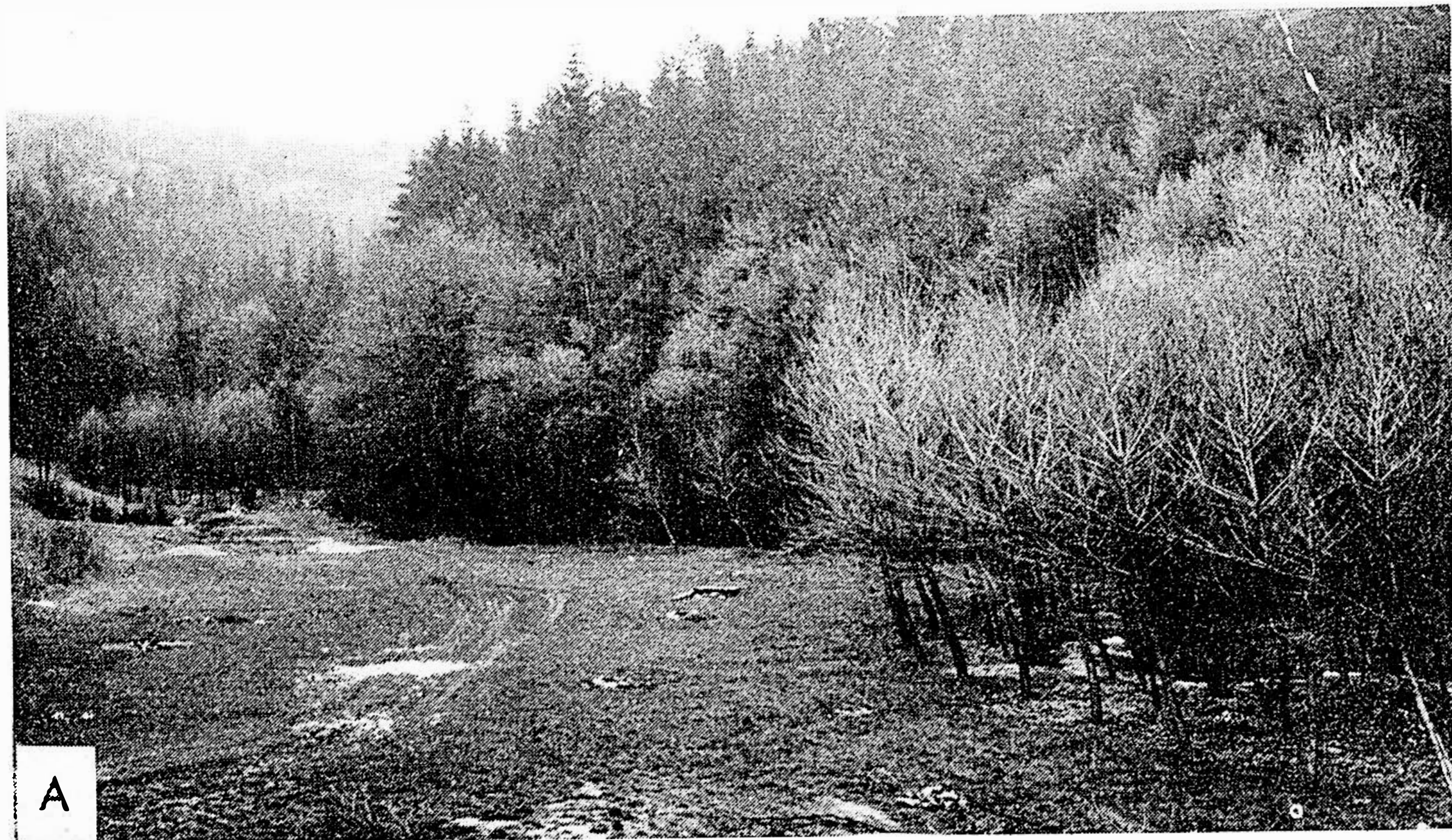


Fig. 1 A. View of the valley of the brook Říčka in the Moravian Karst from the north-west.
B — A net in the entrance to the cave Netopýrka (= Bat Cave) with two specimens of *M. myotis* caught (marked by arrows).

Bats hibernate, of course, also in artificially constructed underground spaces, such as mine galleries and cellars of buildings. The number of suitable hibernating quarters of that type is not known and it cannot be even approximately estimated. From the point of view of this study it suffices to notice the differences in the population of natural and artificial underground hibernating quarters; we can leave quite apart the third type of hibernating quarters, i.e. protected spaces and holes of houses and trees above ground, for that very reason that the species wintering there are not typical inhabitants of caves. As shown in Tab. 1, the average number of individuals in one winter checking is lower in artificial underground spaces than in the caves (19.4 as against 30 specimens). Also the percentage of positive cases out of the number of those visited is higher in the caves in most of the species. Only "cold-hardy" species, such as *Eptesicus nilssoni*, *Barbastella barbastellus*, and both species of the genus *Plecotus* (especially *P. auritus*) were conspicuously more frequently found in galleries than in caves. Further circumstances concerning the individual species will be mentioned later on.

NETTING BATS IN ENTRANCES TO CAVES

In the summer visits to caves in daytime bats are found very rarely. If so, it is only males or immature females. In the region under study bats do not form summer nursing colonies in caves and only one case of a summer male colony is known in *Rhinolophus hipposideros* (The caves of Javoříčko, Gaisler 1963, p. 218). The results of netting, however, have shown that bats visit caves even in summer in large numbers at night.

The Japanese mist nets have been used abroad for netting bats for several years (Dalquest 1954, Cranbrook and Barrett 1965, Greenhall and Paradiso 1968, and others), in Czechoslovakia they were first used by the author (Gaisler 1974). In this study only the results of netting in entrances to caves in the valley of the brook Říčka near Ochoz in the Moravian Karst will be mentioned (fig. 1, A, B). The investigation included 7 nettings (the whole night) in the months of April to October 1971; in each netting three nets were used placed in the entrances to three different caves.

Tab. 2 gives a survey of the composition of the sample obtained. In the first half of the period of investigation, from April to July, the caves were visited above all by males of the species *Eptesicus serotinus*, *Myotis daubentoni*, *Plecotus auritus*, and *P. austriacus*. Males also prevailed in *Barbastella barbastellus* and one male was caught in the species *Myotis emarginatus* and one in *M. bechsteini*. Females prevailed in numbers in *R. hipposideros*, only females were obtained in *Myotis myotis* and *M. mystacinus*. In August there appeared the young of that year of the species *M. myotis*, *M. daubentoni*, *E. serotinus* and *P. auritus*. On the whole, the majority consisted of adult male *M. daubentoni*, *P. auritus*, and *B. barbastellus*. In September and October the species *E. serotinus*, formerly quite current, disappeared altogether; on the other hand,

the male *M. daubentoni* and *P. auritus* remained frequent. The young of that year were caught only in *M. myotis*.

The inspection of caves in the days prior to netting was, as a rule, negative. Only in April, September, and October individual torpid *R. hipposideros* and *M. myotis* were observed inside. In an April action one of these specimens (*M. myotis*) remained inactive for the whole night in spite of the fact that several other bats got caught in a net which was only about 3 m away from it. It is interesting to notice the direction from which the bats flew into the nets. Out of the total number of 97 cases that can be evaluated the bats got caught 38 times flying into the cave and 33 times flying out of it in the first half of the night (up to midnight); in the course of the second half of the night they got caught 13 times flying into the cave and 13 times flying out of it. The total difference is not statistically conclusive, the bats thus flew from both directions equally often.

Direct observation, however, indicate that most bats fly at night into the caves from outside. In the surroundings of the entrances they then fly to and fro, hitting the net from one or from the other side. The nets are not so thin that the bats should not register them by means of their ultra sound. The reason why they hit the nets is probably the fact that while concentrating on catching insects they do not "expect" that obstacle on their regular air routes. The number of bats observed was nevertheless higher than the number of bats netted, which indicates a certain "net-shyness" in a part of the population. On the other hand, some observations are known that net-shyness does not develop in some individuals even after repeated capture (Cranbrook and Barrett 1965, p. 23).

The behaviour of bats indicates unambiguously that in the surroundings of entrances and inside the caves they hunt for insects. Though the occurrence of insects and other Arthropoda in caves is known (Jeannel 1926, Wolf 1934-38, Guéorguiev and Beron 1962 and others), the summer activity of insects in caves has not been paid any attention to so far. It was also supposed that bats hunt for insects occasionally only at the time of spring and autumn shifts or in winter during short-time awakenings from hibernation. The results of netting thus throw new light on the problem of the importance of caves for bats in summer.

IMPORTANCE OF CAVES FOR INDIVIDUAL SPECIES

Rhinolophus hipposideros is a species found in the caves of the region under study in winter as the most frequent of all bats. It is originally a cave species; its transition to hemisynanthropic life enabled it to considerably spread its area northwards. Summer nursing colonies hide above all in lofts of buildings and hunt only in their closest surroundings. In areas with no natural caves those populations hibernate in cellars or galleries. The original linkage to caves is indicated by a more frequent occurrence in underground spaces (even very small) at the time of spring and autumn passages, at which time hunting specimens in caves are also most frequently observed.

Rhinolophus ferrumequinum is even today above all a cave bat. As the conditions of the region under study do not enable the occurrence of summer nursing colonies in caves, its finds in Moravia are very rare and concern only the winter season.

Myotis myotis is an euryokous species hibernating in underground spaces of the most varied types, although it is most frequent in caves (tab. 1). Summer nursing colonies are in lofts of buildings, their members can, however, fly also into caves to hunt for insects.

Myotis blythi hibernates comparatively frequently in the caves of the Southmoravian and Moravian Karsts, but it does not form summer nursing colonies in Moravia. For hibernation evidently parts of the populations from western Slovakia or Austria come here.

Myotis emarginatus is a rare bat which on the territory of Moravia reaches relatively the highest population density in the whole of Central Europe. It hibernates in caves and in artificial underground spaces, mainly cellars. Summer

Tab. 1

Survey of winter finds of bats in underground spaces of Moravia in 1957 to 1973 (November to March)

Species	Natural caves					Galleries, cellars, etc.				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
<i>R. hipposideros</i>	35	79,5	95	2025	21,3	23	57,5	42	495	11,8
<i>R. ferrumequinum</i>	2	4,5	2	2	1,0	1	2,5	1	1	1,0
<i>M. myotis</i>	37	84,1	103	1418	13,8	21	47,7	31	309	10,0
<i>M. blythi</i>	10	22,7	27	124	4,6	1	2,5	1	2	2,0
<i>M. emarginatus</i>	13	29,5	44	132	3,0	10	25,0	14	44	3,1
<i>M. mystacinus</i>	12	27,3	18	19	1,0	7	17,5	10	52	5,2
<i>M. brandti</i>	1	2,3	1	1	1,0	1	2,5	3	8	2,7
<i>M. nattereri</i>	8	18,2	11	12	1,1	6	15,0	12	18	1,5
<i>M. bechsteini</i>	2	4,5	2	3	1,5	3	7,5	4	4	1,0
<i>M. daubentoni</i>	7	15,9	7	13	1,9	5	12,5	12	28	2,3
<i>M. dasycneme</i>	1	2,3	1	2	2,0	—	—	—	—	—
<i>E. nilssoni</i>	1	2,3	1	4	4,0	5	12,5	8	30	3,7
<i>E. serotinus</i>	4	9,1	8	10	1,2	3	7,5	6	8	1,3
<i>P. pipistrellus</i>	—	—	—	—	—	1	2,5	2	40	20,0
<i>B. barbastellus</i>	15	34,1	38	730	19,2	21	47,7	68	629	9,2
<i>P. auritus</i>	13	29,5	22	46	2,1	14	35,0	17	62	3,6
<i>P. austriacus</i>	9	20,4	14	21	1,5	10	25,0	12	51	4,2
Total	44	100,0	152	4562	30,0	40	100,0	92	1781	19,4

A = number of positive localities, B = percentage of positive out of the number of visited localities, C = number of positive checkings, D = number of specimens (the sum from all checkings), E = average number of specimens per one checking. Under *P. auritus* also finds of *P. austriacus* were included up to 1960; under *M. mystacinus* also finds of *M. brandti* were included up to 1970.

nursing colonies are in lofts of buildings, hunting for insects in the entrances to caves has so far been observed only in males.

Myotis mystacinus and *Myotis brandti* have been differentiated only recently. Both species seem to hibernate more often outside the caves, in summer, however, individuals can be found hunting in caves.

Myotis nattereri and *Myotis bechsteini* are rare species in the region under investigation. Their relation to caves is apparently similar to that of the two preceding species.

Myotis daubentoni has so far been considered an infrequent species in Moravia. Netting has brought first evidence not only of the occurrence of males but also of females and the young in the summer season in the Moravian Karst. Since colonies of this species are also known from hollow trees, it is not impossible that in some parts of the karst covered with woods it is more frequent. In winter it may avoid attention for a concealed way of hibernation in deep crevices or even among stones on the bottoms of caves (cf. Roer and Egsbaek 1966, pp. 446 to 451).

Myotis dasycneme was found for the first time in Moravia in this century. The author of this paper found it on 13 Feb., 1973 in Kateřinská Cave in the Moravian Karst. Both individuals found (ad. ♂ and ad. ♀) hibernated in a shallow recess of a wall 2 m high at the temperature of 4.5 °C; they are kept in the collections of the Faculty of Science of J. E. Purkyně University in Brno.

Eptesicus nilssoni hibernates mostly outside caves. It is a wood species of mainly mountain regions, missing in most karst regions both in winter and in summer (hibernation found out only in the Patzelt Cave at Králický Sněžník Mt., elev. 893 m).

Tab. 2

Composition of the sample of bats caught in nets placed in entrances to caves

Species	April-May		June-July		August				September-October				S
	♂	♀	♂	♀	♂ ad.	♀ ad.	♂ j.	♀ j.	♂ ad.	♀ ad.	♂ j.	♀ j.	
<i>R. hipposiderous</i>	1	3	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	7
<i>M. myotis</i>	—	2	—	2	2	—	1	3	—	1	2	1	14
<i>M. daubentoni</i>	4	1	3	—	9	2	2	1	4	—	—	—	26
<i>M. emarginatus</i>	1	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	4
<i>M. mystacinus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>M. bechsteini</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>M. nattereri</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
<i>E. serotinus</i>	4	—	6	—	1	—	1	—	—	—	—	—	12
<i>P. auritus</i>	3	—	6	—	7	—	1	—	5	—	—	—	22
<i>P. austriacus</i>	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3
<i>B. barbastellus</i>	2	1	—	—	5	—	—	—	1	1	—	—	10
Total	17	7	16	3	27	3	5	4	14	2	2	1	101

Eptesicus serotinus is only rarely found in caves in winter, the reasons for it may be the same as in *M. daubentoni*. Summer nursing colonies hide in lofts of buildings, males can, however, spend the day in various crevices not very distant from caves, which view is supported by numerous cases of netting.

Pipistrellus pipistrellus is the only bat known from underground spaces in winter, which is, however, completely missing in the caves under study. Even though through analogy with other regions (Slovakia, the Balkans) its hibernation in caves cannot be excluded, caves are of no substantial importance for this species otherwise frequent.

Barbastella barbastellus is the third most frequently hibernating species in Moravian caves, although it is even more numerous in artificial hibernating places, above all in mine galleries. It is a typical wood species whose summer ecology is little known. Frequent cases of netting are by no means surprising, they only confirm the assumption that it is frequent in summer also in wood covered karst regions.

Both species of the genus *Plecotus* were, like *M. mystacinus* and *M. brandti*, formerly considered to be one species; the data for *P. auritus* in Tab. 1 actually concern both species. *P. austriacus* is more connected with human settlements in summer, while *P. auritus* is more a wood species. It is only natural that the latter should hunt more often in woods near entrances to caves (tab. 2). In winter, on the other hand, *P. austriacus* is more frequent in caves of most karst regions, it being generally the more frequent species in Moravia.

SUMMARY

Out of the total of 23 Czechoslovak bat species, 16 have been found to hibernate in natural karst caves of Moravia, 11 species being regular, the rest irregular hibernants in caves. Three species, namely *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis myotis*, and *Myotis emarginatus*, may be considered typical of the territory and habitat investigated. There are no summer nursing colonies of bats known from natural caves in Moravia. Recent results of netting, however, revealed that certain species are regular visitors to caves during their hunting flights at night.

LITERATURE

- BURKHARDT R., 1964: Kras a jeskyně na Moravě. Zpr. Vlast. út. Olomouc, 116: 24–29.
- CRANBROOK EARL OF, BARRETT H., 1965: Observations on noctule bats (*Nyctalus noctula*) captured while feeding. Proc. Zool. Soc. London, 144: 1–24.
- DALQUEST W. W., 1954: Netting bats in tropical Mexico. Trans. Kans. Acad. Sci. 57: 1–10.
- GAISLER J., 1963: The ecology of lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* Bachstein, 1800) in Czechoslovakia, Part I. Věst. Čs. spol. zool. 27: 211–233.
- GAISLER J., 1974: Netting as a possible approach to study bat activity. Period. biol. Zagreb, 75: 129–134.
- GAISLER J., HANÁK V., 1969: Současný stav a perspektivy výzkumu ekologie netopýřů v Československu. Vert. zpr. Brno, 1969 (3): 83–96.
- GAISLER J., HANÁK V., 1972: Netopýři podzemních prostorů v Československu. Sbor. záp. mus. Plzeň, přír. 7: 1–46.
- GREENHALL A. M., PARADISO J. L., 1968: Bats and bat banding. Bur. Sport, Fish. Wildl. Res. Publ. 72: 1–48.

- GUÉRGUIEV V., BERON P., 1962: Essai sur la faune cavernicole de Bulgarie. Ann. Spél. 17: 285—441.
- JEANNEL R., 1926: Faune cavernicole de la France. Paris, 334 pp.
- ROER H., EGSBAEK W., 1966: Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus (*Myotis daubentoni*). Z. Säug. 31: 440—453.
- WOLF B., 1934—38: Animalium Cavernarum Catalogus. Gravenhage.

Db 012

L'ALIMENTATION DE NIPHARGUS (CRUST. AMPHIP. TROGLOBIE) ET LA MICROFLORE DU LIMON ARGILEUX SOUTERRAIN

R. Ginet, P. Pellenard

Biologie souterraine Université Claude-Bernard, Lyon, France

Il est bien connu que beaucoup d'espèces troglobies — surtout aquatiques, mais aussi terrestres — creusent, dans le limon argileux présent partout dans les grottes, des terriers ou de petites excavations où elles vivent et peuvent s'enfermer temporairement. Ce comportement a été étudié particulièrement chez l'Amphipode *Niphargus* (Ginet, 1955); il peut avoir plusieurs objectifs; l'un d'entre eux est la *n u t r i t i o n*, car les troglobies fouisseurs absorbent cette matière, qu'on retrouve dans leur tube digestif.

Depuis les premières découvertes de Dudich (1933), et parmi d'autres travaux effectués à une date plus récente, les recherches de A.-M. Gounot (1967) ont, entre autres résultats, démontré que le limon argileux souterrain est, en réalité, l'homologue d'un *s o l*, milieu biologique vivant; cette qualité est due au fait que, s'il contient constamment de la matière organique dissoute, il héberge aussi une population de microorganismes vivants (bactéries, champignons); c'est néanmoins un sol pauvre, dont les densités organiques, variables selon le lieu et le site de prélèvement, sont en général très faibles (Perrier, 1973).

La nourriture animale souterraine reçoit de la surface terrestre l'essentiel de sa production *p r i m a i r e* (Husson, 1962); ce sont les eaux d'infiltration et les animaux troglaphiles et troglaxènes qui, en pénétrant dans le milieu karstique, entraînent depuis l'extérieur le revêtement organique; s'il est assez abondant, cet apport est le plus souvent discontinu et hétérogène, aussi bien dans l'espace que dans le temps, car il dépend des aléas du climat extérieur et avant tout des périodes de fortes pluviosités qui augmentent les débits souterrains. La présence des troglobies est liée à cette source exogène de nourriture; l'expérience montre que ces animaux sont les plus nombreux et les plus divers dans les grottes actives, celles qui sont parcourues par des courants d'eau venant plus ou moins directement de la surface, et que leur densité diminue au fur et à mesure qu'augmente la distance réelle par rapport à la surface du sol : dans les parties basses des réseaux très profonds, la population animale est plus rare que près de la surface.

Mais à ce ravitaillement exogène peuvent s'ajouter d'autres sources alimentaires, celles qui sont susceptibles d'être procurées à la macrofaune par l'activité métabolique intrinsèque des éléments de la microfaune *e n d o g è n e*. Ainsi, les cavernicoles fouisseurs peuvent trouver sur place, grâce à l'activité micro-

biologique dans les limons argileux dont ils se nourrissent, soit un complément de nourriture é n e r g é t i q u e (qui leur permettrait de supporter les périodes de pénurie souvent longues), soit un apport en o l i g o - é l é m e n t s (que leur procure mal ou pas du tout leur nourriture habituelle, d'où est totalement exclu l'élément végétal chlorophyllien, inexistant sous terre).

Le comportement alimentaire des *Niphargus* vis-à-vis du limon souterrain, et la connaissance des propriétés biologiques de cette matière, ont donc permis d'envisager l'hypothèse que ce limon pourrait effectivement avoir une utilité nutritive pour la macrofaune troglobie. La démonstration en reste à faire dans sa totalité; mais certains résultats permettent néanmoins de l'envisager avec une certitude suffisante.

Une première série de travaux, déjà ancienne, a montré que les jeunes *Niphargus virei* ne vivent et ne grandissent normalement, dans les élevages, que si l'on garnit avec de l'argile de grotte les récipients où ils sont conservés (Ginet, 1960; Gounot, 1967). Récemment, une précision a été apportée par l'un de nous (P.P.) sur cet effet nutritif du limon. Des groupes de jeunes *Niphargus virei* ont été élevés, au laboratoire, dans diverses conditions d'environnement (présence ou non de limon argileux, présence ou non d'un autre substrat, artificiel, comme le silico-gel Pellenard, 1969), et avec diverses qualités de nourriture (grains d'avoine, cultures bactériennes dans de la gélose, ou rien). Les résultats de cette expérience, qui mériterait toutefois d'être reprise pour obtenir une confirmation statistique, montrent que :

1. la présence de limon et un apport de nourriture (conditions normales d'élevages), permettent la survie, au bout de deux années, de plus de la moitié du nombre initial des individus;

2. en l'absence de limon argileux, une nourriture composée uniquement de bactéries a un résultat numérique équivalent au précédent, dans les neuf premiers mois d'élevage; mais ensuite, cette nourriture se révèle insuffisante et détermine une mortalité importante;

3. le limon seul, sans apport d'autre nourriture exogène, entraîne une perte considérable d'individus au début de l'élevage, mais il semble ensuite capable d'assurer la survie des rescapés pendant au moins deux ans.

Il devient donc possible de croire que les éléments de la microflore habituelle des limons souterrains sont capables d'assurer une nutrition convenable des *Niphargus*. Pendant quelques mois, lorsqu'ils sont administrés à forte dose (cas 2 ci-dessus); mais, lorsque dans un limon naturel, leur teneur est faible (cas 3), ce substrat biologique paraît insuffisant pour entretenir de nombreux *Niphargus*, mais il est cependant capable d'assurer la survie de quelques-uns d'entre eux après une régulation naturelle de type « équilibre écologique ».

L'ensemble de ces résultats tend donc à montrer que le limon argileux souterrain et les bactéries qu'il contient, ont effectivement un rôle nutritif pour les *Niphargus*.

Il devient donc intéressant de chercher à préciser quel peut être

ce rôle, et à connaître de quel type sont les relations nutritionnelles entre la macrofaune hypogée et le contenu en microflore du limon. Sans entrer dans les détails, ces relations peuvent consister soit en une prédation (directe si les bactéries sont utilisées telles quelles, indirecte si interviennent des échelons intermédiaires, Protozoaires par exemple), soit en une symbiose, si les microorganismes sont établis à demeure dans l'intérieur du tube digestif du *Niphargus*. Dans ce dernier cas, ils peuvent collaborer à la digestion de leur hôte par leurs propres sécrétions enzymatiques, ou encore réaliser *in situ* des transformations biochimiques de la nourriture absorbée par le *Niphargus*, transformations rendues nécessaires pour permettre à ce dernier de survivre sur un milieu organique qui serait autrement une nourriture inadéquate. En toute hypothèse, ces microorganismes peuvent, en outre, synthétiser les facteurs de croissance qui leur conviennent à eux, et dont profite également leur hôte.

Suivant ces perspectives, des recherches ont été entreprises par l'un de nous (Pellenard, 1973); elles ont eu pour objet l'Amphipode *Niphargus viriei*, que l'on peut considérer comme un « type biologique » de troglobie aquatique. Sans, bien entendu, résoudre complètement le problème, ces recherches ont apporté les enseignements suivants.

1. L'analyse microbiologique du tube digestif de *N. viriei* n'a été possible qu'après la mise au point d'une méthode de prélèvement aseptique de cet organe (stérilisation des téguments externes de l'individu par l'alcool à 70°; dissection à + 4 °C dans une enceinte stérile; obturation à la paraffine tiède des deux orifices du tube digestif; etc...). De nombreux milieux de culture ont été utilisés pour l'analyse de la microflore; pour les bactéries, le milieu le plus polyvalent et le moins sélectif est l'extrait de terre ou de limon, légèrement enrichi en phosphate bipotassique et en glucose.

2. Dans le tube digestif, la microflore est relativement abondante en nombre de germes (de 5 à 50 millions par gramme de tissu sec). Il y a similitude qualitative globale avec les bactéries présentes dans le limon dont se nourrissent les individus; cette microflore est peu exigeante en substances organiques, et présente donc un pouvoir de synthèse élevé. D'un individu à l'autre, cette microflore est très variable en qualité; aucune forme bactérienne n'est prédominante ni constante, et il y a moins de germes différents dans le tube digestif que dans le limon.

3. Si on réalise l'examen microbiologique de différentes régions du tube digestif, on constate qu'un certain nombre de microorganismes semblent disparaître dès l'entrée du limon dans l'appareil digestif de *Niphargus*. Dans ce dernier, on remarque l'absence constante des Actinomycètes, et la grande rareté des Champignons, alors que le limon possède 20 % de ses souches microbiennes constituées par ces végétaux inférieurs. Ou bien les Actinomycètes et les Champignons ne seraient pas absorbés par l'animal (qui serait alors capable de choisir, en mangeant, les microorganismes qui lui conviennent), ou bien ils sont métabolisés dès leur entrée dans le tractus digestif.

4. Aucun caecum, aucune structure anatomique digestive ne montrent l'existence d'une microflore particulière; pas un seul germe nouveau par rapport au limon n'existe dans l'appareil digestif de *Niphargus*, et on ne constate pas de concentration bactérienne constante, dans aucun endroit de l'appareil digestif. L'hypothèse d'une symbiose entre *Niphargus* et tel ou tel groupe bactérien doit donc être abandonnée.

Ce très bref résumé d'un travail beaucoup plus important montre que les différences microbiennes entre limon et tube digestif sont surtout des différences qualitatives; tous les germes du limon ne se retrouvent pas dans l'appareil digestif de l'animal. Beaucoup de ces germes microbiens disparaissent, et une sélection semble se réaliser; cette différence qualitative peut être directement liée au mécanisme de l'assimilation, qui reste à élucider.

On peut donc admettre l'existence chez *Niphargus* d'un prélèvement direct des germes du limon et de leurs produits de synthèse, ces germes telluriques pouvant être en partie dégradés dès la région antérieure du tube digestif. L'anatomie de cet appareil montre l'absence de structure adaptée à un régime microphage; mais son fonctionnement montre que mécaniquement il est capable de permettre la dégradation des cellules microbiennes, sous l'effet des sucs digestifs déversée par les caecums hépatiques, à proximité de l'estomac masticateur. Le régime omnivore de *Niphargus* laisse présager l'existence d'enzymes digestives très variées et puissantes; il serait d'ailleurs intéressant d'apporter une preuve directe de la dégradation digestive des éléments microbiens en soumettant ces derniers, *in vitro*, à l'action des enzymes digestives de *Niphargus*.

La microflore qui est ainsi mise en évidence dans le tube digestif de *Niphargus*, et qui se révèle très variable d'un individu à l'autre en nombre et en qualité (sans qu'une constante puisse être formulée), ne serait donc que le reliquat des germes absorbés avec le limon et non digérés. A l'appui de cette affirmation, on peut remarquer que la plus grande proportion des germes sporulés présents dans le tube digestif, proviendrait du fait que les spores sont plus résistantes à l'assimilation que les bactéries vivantes, qui sont elles-mêmes plus faciles à dégrader.

Ce prélèvement direct de microorganismes par *Niphargus*, et leur dégradation à l'intérieur de l'appareil digestif, constituent une différence notable avec la faune endogée superficielle; pour cette dernière, la microflore intestinale contribue à l'assimilation de la matière organique ingérée, et elle est moins utilisée en tant que telle. Par contre, ce comportement alimentaire des troglobies peut être comparé à celui d'autres organismes — Vers, Mollusques — des fonds lacustres, dont plusieurs auteurs (Pan-Asjuk, 1969; Coller et coll., 1967) ont montré qu'ils assimilent eux aussi les microorganismes de la vase.

Qu'il s'agisse de vase, pour ces animaux benthiques, ou de limon argileux pour les troglobies, c'est effectivement là, la seule matière du milieu, susceptible de procurer à la fois de la matière organique inerte, de la microflore vivante, et des ressources vitaminiques (ainsi que l'a montré Gounot, 1967). Le limon

argileux serait bien ainsi l'élément endogène, propre au milieu souterrain, qui pourrait compenser temporairement la précarité du ravitaillement exogène (qui reste néanmoins indispensable, comme le montrent les élevages) en permettant la survie des troglobies en période de pénurie alimentaire, et qui, de toutes manières, est la seule source des oligo-éléments nécessaires à la croissance de la macrofaune.

Il serait évidemment intéressant maintenant de pouvoir comparer ces résultats avec ceux que fourniraient d'autres troglobies, et, sur un autre plan, de suivre directement les processus physiologiques de l'assimilation digestive, pour démontrer quel profit métabolique réel les troglobies retirent de l'ingestion des bactéries; la technique du marquage radioactif des microorganismes du limon serait déterminante en ce but.

RÉSUMÉ

Plusieurs séries de travaux ont montré que le limon argileux souterrain est un milieu biologique, qui peut contribuer à l'alimentation de l'Amphipode troglobie *Niphargus*, et assurer temporairement sa subsistance. Les recherches résumées ici prouvent l'existence d'une symbiose bactérienne; elles démontrent que ce Crustacé aquatique, de régime omnivore, peut prélever directement avec le limon qu'il absorbe, les microorganismes qui seront ensuite dégradés dans son appareil digestif.

SUMMARY

Several different studies have shown that the subterranean argilaceous slime is a biological substrate which can be used as food by the troglobitic Amphipod *Niphargus* and thus assure its survival for a time. The investigations which are summed up here demonstrate that no bacterial symbiosis occurs; but that, together with the slime, this aquatic omnivorous shrimp ingests the microorganism which it then digests in its gut.

BIBLIOGRAPHIE

- COLLER R. A., GUNNER H. B., ZUCKERMAN B. M., 1967 : Selective feeding of Tubificids on Bacteria. *Nature* 216, 1143—1144.
- DUDICH E., 1933 : Die Klassifikation des Hohlen auf biologischer Grundlage. *Mitt. Höhl. u. Karstforsch.* 3, 35—43.
- GINET R., 1955 : Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers ; relations avec le limon argileux. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 80, 332—349.
- 1960 : Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipode Gammaridé hypogé). *Ann. Spéléol.* 15, 1/2, 127—376.
- GOUNOT A. M., 1967 : La microflore des limons argileux souterrains. Son activité productrice dans la biocénose cavernicole. *Ann. Spéléol.* 22, 1, 23—143.
- HUSSON R., 1962 : Les ressources alimentaires des animaux cavernicoles. *Cahiers Et. Biol., Lyon*, 8/9, 103—116.
- PANASJUK T. D., 1963 : Rôle des microorganismes dans l'alimentation des Invertébrés aquatiques (en ukrainien). *Mikrobiol. Zh. Ukrain. R. S. R.* 25, 53—57.
- PELLENARD P., 1969 : Utilisation de silicogel et de microorganismes pour les élevages de *Niphargus virei* en milieu artificiel. *Ann. Nutr. Alim.* 23, 4, 283—288.

- 1973 : Les microorganismes de l'argile souterraine et l'alimentation de *Niphargus virei*.
Thèse Doct. Spécial., Biol. Anim., Lyon-I, no. 249, 101 pp. *)
- PERRIER J., 1973 : L'établissement et l'évolution de la microflore dans les limons souterrains
en fonction des conditions de milieu. Thèse Doct. Spécial., Biol. Végét., Lyon-I, 127 pp.

*) L'essentiel de la présente communication est extrait de ce travail.

Db 013

L'EGÉIDE ET LA FORMATION DE LA FAUNE TROGLOBIE TERRESTRE EN EUROPE, AFRIQUE DU NORD ET EN ASIE OCCIDENTALE

V. B. Guéorguiev

Académie bulgare des Sciences, Institut de Zoologie, Sofia, Bulgarie

Les études de Haug (1911), Jeannel (1937, 1942, 1944), Furon (1950, 1953, 1959) et de H. & G. Termier (1961) viennent corroborer l'existence pendant le Tertiaire d'un massif continental isolé en Europe du sud-est, connu sous le nom d'Egéide. Au cours du Paléogène et du Miocène il a été divisé par un sillon tectonique connu sous le nom de Sillon transégéen. Ce dernier a constitué une barrière paléogéographique extrêmement stable pour la faune tertiaire terrestre car les eaux de la Thétys l'ont remplie sur son versant occidental jusqu'à la fin du Tortonien et sur son versant oriental jusqu'au début du Pliocène. Ceci a amené l'existence indépendante jusqu'à la fin du Miocène de deux Egéides : l'Egéide septentrionale qui englobait presque tout le territoire de la Yougoslavie, la Bulgarie, la Grèce septentrionale et la Turquie d'Europe, et l'Egéide méridionale dont faisaient partie l'Albanie (au sud de la Drina), la Grèce moyenne et méridionale, les îles Ioniennes, la Crète et la partie occidentale de l'Asie Mineure.

Jeannel et Leleup (1952) ont déjà noté le rôle de premier plan de l'ancienne Egéide en tant qu'un des deux principaux centres (avec l'ancienne Tyrrhénide) dans lesquels, au cours du Tertiaire, ont pris naissance et ont évolué une grande partie des troglobies terrestres récentes dans la région méditerranéenne. Nos études très poussées qui portent sur la faune cavernicole de la péninsule Balkanique nous permettent de répondre d'une manière plus concrète à un certain nombre de questions en relation avec ce problème d'intérêt majeur. A notre avis le territoire des deux Egéides a joué pendant le Tertiaire un triple rôle dans la formation de la faune troglobie terrestre, aussi bien en Europe qu'en Afrique du Nord et en Asie occidentale.

1. Les ancêtres de certaines lignées phylétiques dont l'origine remonte à l'Egéide septentrionale et à l'Egéide méridionale ont migré au cours des différentes époques géologiques vers les autres régions méditerranéennes et ont enrichi ainsi leur faune troglobie récente avec de nombreux taxa supplémentaires (genres, sous-genres, espèces et sous-espèces). Les plus nombreux descendants des lignées phylétiques de l'Egéide septentrionale sont connus dans les faunes troglobies des Carpathes occidentales et méridionales (plus de 150), des Alpes orientales (46), de l'Asie Mineure (8). On en trouve aussi dans le Caucase et en Sardaigne (4 dans chacune de ces régions), aux îles Baléares, dans les Alpes occidentales, la péninsule Apennine et la Sicilie (2 dans chacune de ces régions),

dans la péninsule Ibérique et en Crimée (1 dans chacune de ces régions). La migration de leurs ancêtres a eu lieu au cours du Paléogène et surtout durant le Néogène. Les données paléogéographiques indiquent que dans les différentes régions cette migration s'est produite à des époques différentes, à savoir : dans les Carpathes occidentales et méridionales pendant l'Eocène, l'Oligocène et le Sarmatien-Pliocène inférieur; dans le Caucase de préférence pendant l'Oligocène; dans les Alpes orientales après l'Oligocène; dans les Alpes occidentales surtout pendant le Sarmatien; dans la péninsule Apennine pendant le Sarmatien et le Pléistocène inférieur; dans la péninsule Ibérique et les îles Baléares pendant le Sarmatien; en Sardaigne après le Sarmatien; en Crimée au cours du Pliocène; en Asie Mineure au cours du Pliocène et du Pléistocène inférieur; en Sicilie pendant le Pléistocène inférieur et le Holocène.

L'existence d'un sillon transégéen explique que beaucoup moins de descendants des lignées phylétiques aient migré de l'Egée méridionale pendant le Tertiaire. On a établi des relictés de cette espèce dans les faunes troglobies de la péninsule Ibérique et de l'Afrique du nord-ouest (2 dans chacune de ces régions) et dans les îles Baléares, la Sardaigne, la Sicilie et le Liban (1 dans chacune de ces régions). La migration de ces relictés a eu lieu surtout pendant le Sarmatien et en partie pendant le Pléistocène inférieur. Au cours des différents étages géologiques ce processus s'est déroulé suivant des voies différentes mis en évidence par la paléogéographie. Au cours du Sarmatien il y avait trois voies : péninsule Balkanique — péninsule Apennine — Sicilie — Afrique du Nord; péninsule Balkanique — péninsule Apennine — Sardaigne — îles Baléares — péninsule Ibérique (sauf les Pyrénées); péninsule Balkanique — Alpes orientales — Alpes occidentales. Au cours du Pléistocène inférieur il y eu au moins deux voies : péninsule Balkanique — péninsule Apennine — Sicilie — Tunisie et péninsule Balkanique — péninsule Apennine — Sardaigne — Corse — France méridionale — péninsule Ibérique (y compris les Pyrénées).

2. Au cours du Sarmatien et pendant le déplacement en masse de la faune de l'Egée septentrionale et méridionale a eu aussi lieu la migration supplémentaire de certaines lignées phylétiques ou de certains de leurs représentants dont l'origine est plus ancienne (gondwanienne, laurasienne ou mésogéidienne). Toutefois des migrations de cette nature n'ont eu lieu que des deux Egéides vers les régions voisines. L'implantation des troglobies actuelles de *Trachysphaera* et de *Trichopolydesmus eremitis* (Diplopoda) dans les Carpathes de Roumanie, aussi de *Serradium hirsutipes* (Diplopoda) et de *Oncopodura cavernarum* (Collembola) dans les Alpes orientales a eu lieu uniquement à partir de l'Egée septentrionale alors que l'immigration de *Italodytes stammeri* (Coleoptera) dans la péninsule Apennine et de *Libanonethes probosciferus* (Oniscoidea) au Liban à partir de l'Egée méridionale. Il faut souligner que la migration de ces espèces s'est effectuée des deux Egéides surtout vers des régions ou bien plus jeunes, ou bien qui avaient été immergées par les transgressions marines après la fin du Paléocène. Ceci nous incite à supposer que les troglobies avec telle origine seront découvertes aussi en Sicilie et peut-être en Crimée.

3. Au cours de leur migration vers l'ouest certaines lignées phylétiques d'origine égéidienne ont limité l'aire initiale d'autres lignées phylétiques de la Méditerranée occidentale ou bien celle de certains de leurs représentants (surtout de *Trechinae*) ce qui a amené leur localisation secondaire dans leurs aires actuelles. Dans cet ordre d'idées il faut mentionner ici avant tout la lignée phylétique des *Duvalius* (s. str.) dont l'origine sud-égéidienne a été prouvée de manière remarquable par Jeannel (1928). Leur migration en masse au cours du Sarmatien a causé des changements substantiels dans les aires primaires des *Paraphaenops* et des *Apoduvalius* dans la péninsule Ibérique, des *Speotrechus* en France et de *Sardaphaenops* en Sardaigne (Jeannel, 1928, 1942, 1944, 1953). Nous avons la certitude que les études futures vont fournir des exemples supplémentaires sous ce rapport, concernant des troglobies des *Araneida*, des *Pseudoscorpionida* et des *Diplura*, car la migration en masse de la faune de l'Egéide méridionale a concerné dans une grande mesure ces groupes.

Nos études sur la faune des troglobies terrestres de la péninsule Balkanique et de la région méditerranéenne nous permettent d'estimer d'une manière plus précise l'importance de la Tyrrhénide et de l'Egéide en tant qu'anciens centres faunistiques. Le nombre des relictés tyrrhénidiens est le plus élevé dans le sud de la France (surtout dans les Alpes maritimes), en Algérie, en Corse, en Sardaigne et dans la péninsule Ibérique (partout pas moins de 20 % du nombre total de troglobies) — donc sur les territoires qui formaient la Tyrrhénide initiale. Des migrations de la faune tyrrhénidienne vers la Méditerranée orientale ont eu lieu au cours des différentes époques géologiques, mais avant tout vers la fin de l'Oligocène, au cours du Tortonien, du Sarmatien et du Pléistocène inférieur. Au cours de ces époques ont immigré les ancêtres de toutes les troglobies terrestres d'origine tyrrhénidienne dans la péninsule Apennine et dans les Alpes orientales. La composante de l'ancienne faune tyrrhénidienne qui a migré le plus loin vers l'est est la troglobie actuelle *Verhoeffeuma spinosum* (*Diplopoda*) : on la trouve dans les Alpes juliennes, près du mont Triglav en Yougoslavie. En étudiant l'origine des 806 troglobies terrestres connues jusqu'à ce jour dans la péninsule Balkanique nous avons constaté qu'aucune d'entre elles n'a sa origine dans l'ancienne faune tyrrhénidienne. Ceci est dû uniquement à la paléogéographie de la Méditerranée orientale (Furon, 1950, 1953, 1959). D'autre part la paléogéographie de la Méditerranée occidentale indique que la Tyrrhénide n'a existé comme un ensemble qu'à partir du Lutécien jusqu'au Miocène inférieur et au cours du Sarmatien. L'immersion répétée de son territoire par des transgressions marines (surtout au cours du Miocène inférieur et du Pliocène inférieur) ont créé des conditions favorables à l'invasion pour la faune égéidienne également. Ceci est corroboré par les troglobies (comptant au moins 21 en nombre) trouvées dans la région de la Méditerranée occidentale et dont l'origine égéidienne est établie aujourd'hui avec certitude. L'absence de troglobies terrestres d'origine tyrrhénidienne dans la faune de la Roumanie, de la Crimée, du Liban et du Caucase, ainsi que la présence de plus de 160 troglobies terrestres d'origine égéidienne dans les mêmes régions, montrent clairement que l'Egéide

prise dans son ensemble a indubitablement constitué le centre faunistique le plus important dans la formation de la faune troglobie terrestre en Europe, en Afrique du Nord et en Asie occidentale.

BIBLIOGRAPHIE

- FURON R., 1950 : Les grandes lignes de la paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). *Vie et Milieu* 1 (2) : 131–162.
- 1953 : Histoire de l'Egée. *Rev. gén. Sci.* 60 : 79–95.
 - 1959 : La Paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. Ed. Payot, Paris, 405 pp.
- HAUG E., 1911 : *Traité de Géologie*. T. II, ed. Colin, Paris.
- JEANNEL R., 1928 : Monographie des Trechinae. Les Trechini cavernicoles. — *L'Abeille* 35 : 1–808.
- 1937 : Les Bembidiides endogés (Col. Carabidae). Monographie d'une lignée gondwanienne. *Rev. fr. Entomol.* 3 (4) : 241–402.
 - 1942 : La genèse des faunes terrestres. *Eléments de Biogéographie*. Ed. Pres. Univ. Fr., Paris, 513 pp.
 - 1944 : Les fossiles vivants des cavernes. Ed. Gallimard, Paris, 321 pp.
 - 1953 : Un genre nouveau de Trechini cavernicoles des Monts Cantabriques. *Notes biospéol.* 8 (2) : 121–125.
 - LELEUP N., 1952 : L'évolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kivu. *Notes biospéol.* 7 : 7–13.
- TERMIER H. et G., 1961 : *L'Evolution de la Lithosphère*. III. Glyptogénèse. Ed. Masson, Paris, 471 pp.

Db 014

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DU GENRE PROASELLUS (CRUSTACEA ISOPODA ASELLOTA) L'ESPÈCE CAVATICUS

Jean-Paul Henry

Laboratoire de Biologie Animale et Générale Université de Dijon, France

Le genre *Proasellus* Dudich 1925 car. emend. Henry et Magniez 1968 regroupe les nombreuses espèces d'Aselles, le plus souvent anophtalmes et hypogées, qui ont colonisé toute l'Europe, au Sud d'une ligne qui joint la mer Noire à la Grande-Bretagne, ainsi que le Proche-Orient méditerranéen et l'Afrique du Nord. Cet ensemble d'Asellides paléarctiques est constitué de plusieurs lignées qui occupent chacune une aire de répartition géographique assez distincte. En Europe occidentale, deux espèces à vaste répartition sont les représentants les plus connus du genre. La première, *Proasellus meridianus* (Racovitza), est une espèce oculée, généralement épigée, d'une grande homogénéité morphologique et parfaitement définie. La seconde, *Proasellus cavaticus* (Leydig), est, au contraire, une forme hypogée et anophtalme très polymorphe qui pose un problème systématique. En effet, malgré sa grande variabilité, cet Aselle souterrain était traditionnellement considéré comme une forme monospécifique. Cette conception de l'espèce *cavaticus* était due au fait qu'il n'existait aucune diagnose précise pour la caractériser. Cependant, pour tenir compte des particularités anatomiques présentées par certaines populations, les systématiciens furent amenés à reconnaître qu'elle était constituée par plusieurs sous-espèces. Mais, ces coupures infraspécifiques furent basées sur des critères purement morphologiques, dont la valeur taxonomique était très inégale, selon les auteurs. Il en résulte que certaines sous-espèces ne diffèrent de la forme-type que par quelques petits détails anatomiques alors que d'autres s'en écartent beaucoup par des caractères morphologiques importants. Or, comme chaque nouvelle population découverte montrait le plus souvent ses caractères propres, les auteurs renoncèrent à les décrire, puis à les nommer. Quant à la définition exacte de *P. cavaticus*, elle devenait de plus en plus difficile à établir d'autant que les limites de sa variabilité n'étaient toujours pas précisées. On pouvait se demander si le grand polymorphisme des *cavaticus* ne traduisait pas en réalité une hétérogénéité spécifique. Chappuis prit conscience de ce problème et écrivit en 1949 que « seul un examen d'un grand nombre d'individus provenant d'un grand nombre de localités pourrait éclaircir la question de l'Asellus *cavaticus* ». Depuis ce problème était resté sans solution.

Or, l'intensification des prospections et l'amélioration des méthodes de récolte au cours de ces dernières années devaient permettre de découvrir de nombreuses populations et de rassembler un abondant matériel. Aussi, je me

suis proposé de faire la révision complète des Aselles hypogés rangés confusément dans l'unique espèce *P. cavaticus*. Pour mener à bien cette étude, j'ai eu recours à plusieurs méthodes de la systématique. C'est ainsi, qu'à côté des caractères morphologiques classiques, j'ai étudié les caractéristiques écologiques et biogéographiques des différentes formes en présence. De plus, l'importance du critère mixiologique chez les Isopodes, m'a amené à réaliser des expériences d'hybridation entre les différentes formes. L'ensemble de cette étude clarifie la position systématique de ces populations et conduit à une nouvelle conception de *Proasellus cavaticus*.

Concrètement, le problème posé était donc de savoir si, d'une part, chacune des sous-espèces correspond réellement à une entité valable, et si, d'autre part, le statut de sous-espèce traduit suffisamment les différences observées entre les formes reconnues indépendantes. Il n'est pas possible d'exposer ici l'ensemble des données qui ont été utilisées pour résoudre ce problème spécifique. Je ne citerai que les plus récentes, celles qui ont aussi permis une meilleure connaissance des Asellidae au niveau du genre.

1. **Données morphologiques** : c'est à Racovitza (1920) que l'on doit d'avoir reconnu l'intérêt de la constitution des pléopodes copulateurs comme caractère fondamental pour la définition des genres et des espèces d'Asellides. Il était donc indispensable d'entreprendre une étude comparative minutieuse de ces organes entre les différentes formes. Il s'agissait de comparer non seulement la conformation générale de l'endopodite du pléopode II♂

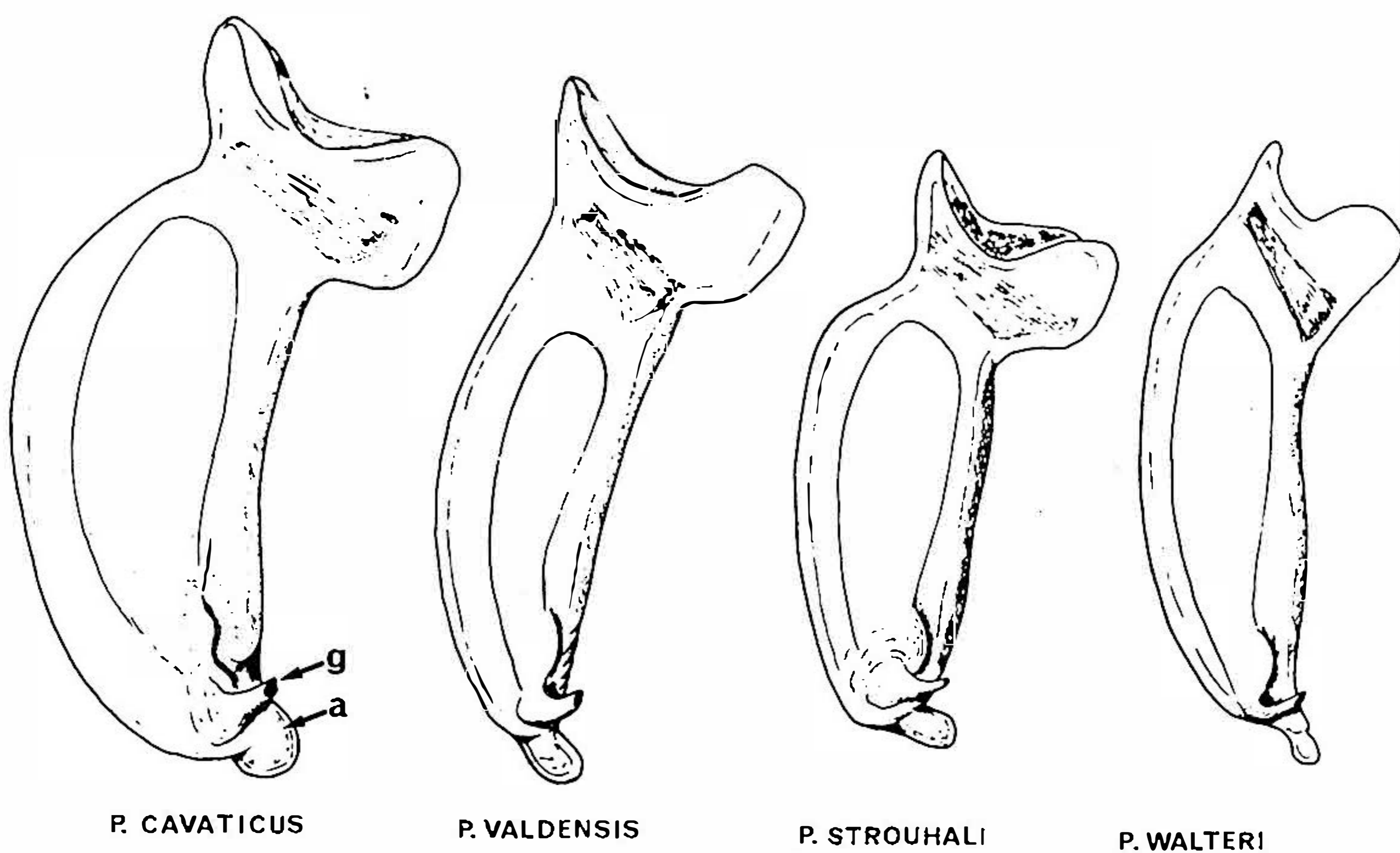


Fig. 1.

(organe copulateur), mais aussi la structure de son extrémité dont l'examen des détails avait été négligé par les auteurs précédents. Pourtant, Strouhal (1957) avait déjà suggéré que les futures recherches systématiques sur *cavaticus* soient fondées sur une étude détaillée de l'extrémité distale de l'organe copulateur des mâles. Cette étude montre que la structure de cette région de l'endopodite se caractérise pour toutes les formes par la présence d'une unique apophyse tergale et par celle d'un processus tubulaire creux, fendu latéralement et dénommé goulot qui porte l'orifice efférent de la vésicule interne de l'endopodite. Les détails de cette structure, et notamment la forme et la taille de l'apophyse et du goulot, l'angle qu'ils font entre eux sont variables selon les formes. On peut y distinguer quatre types de structure qui correspondent chacun à un aspect général bien particulier de l'endopodite et même du pléopode tout entier. La valeur de ce caractère morphologique permet déjà de penser qu'il s'agit là de formes spécifiquement indépendantes. Ce sont les « sous-espèces suivantes », dont les endopodites sont représentés sur la fig. 1 :

1. *cavaticus* : son endopodite assez arqué, très élargi en son milieu, se termine par une forte apophyse dirigée vers l'extérieur; le goulot, assez large, forme un angle presque droit avec l'apophyse.
2. *valdensis* : son endopodite très allongé, 4 fois plus long que large, est prolongé par une apophyse longue et faiblement dirigée vers l'extérieur; le goulot, assez long et très relevé, forme avec l'apophyse un angle droit.
3. *strouhali* : son endopodite est pourvu distalement d'une apophyse très nettement recourbée vers l'extérieur, formant un angle presque droit avec l'axe de l'article; le goulot court et conique forme un angle aigu avec l'apophyse tergale.
4. *walteri* : son endopodite aux angles proximaux peu marqués, est prolongé distalement par une apophyse longue et étroite, à peine recourbée vers l'extérieur. Il convient d'ajouter pour cette forme qu'un ensemble de caractères morphologiques la sépare incontestablement de tous les autres *cavaticus*. Je citerai sa très petite taille (2 mm), son corps grêle et filiforme et l'aspect général très particulier de son pléopode copulateur dont l'endopodite est 4 fois plus long que l'exopodite.

2. **Données biogéographiques et écologiques** : les données précédentes devaient montrer que les « sous-espèces » n'étaient pas aussi localisées qu'on ne l'avait cru (fig. 2). C'est ainsi par exemple, que les Aselles ayant la morphologie de type *strouhali* ne sont pas seulement ceux qui vivent dans les alluvions du Danube à Vienne, mais aussi ceux qui peuplent tout le bassin du fleuve, et même qui forment d'abondantes populations phréatiques dans le bassin de la Saône. Il s'avère donc que la répartition de ces « sous-espèces » est en réalité assez vaste, et de ce fait les cas de chevauchement entre les différentes aires sont fréquents. Il est alors difficile de croire qu'il s'agisse de sous-espèces puisqu'on admet par principe que deux sous-espèces ne se superposent pas. Mais, parmi les arguments en faveur de l'hétérogénéité spécifique de *P. cavaticus*, il faut citer la découverte de deux sous-espèces vivant

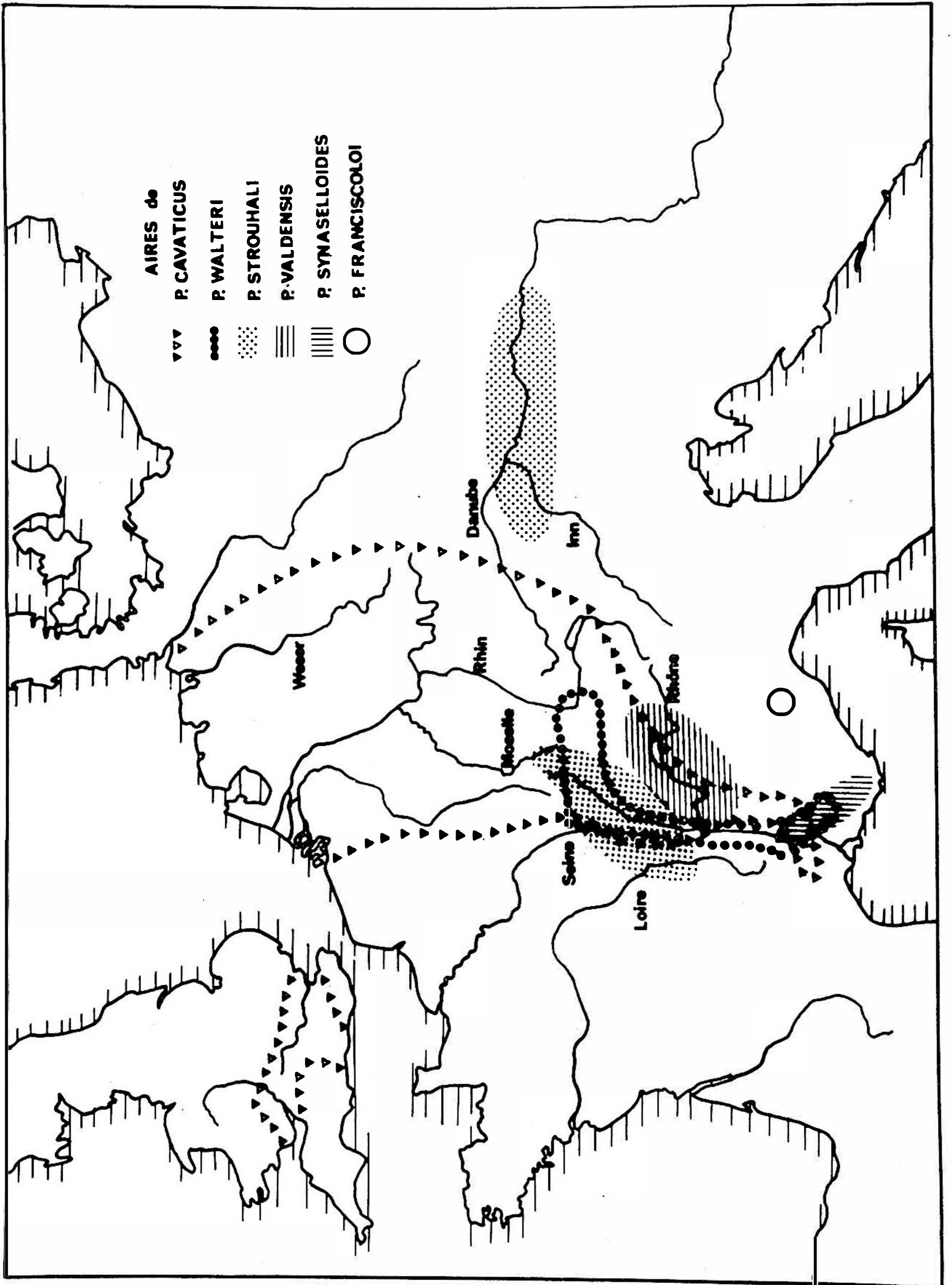


Fig. 2.

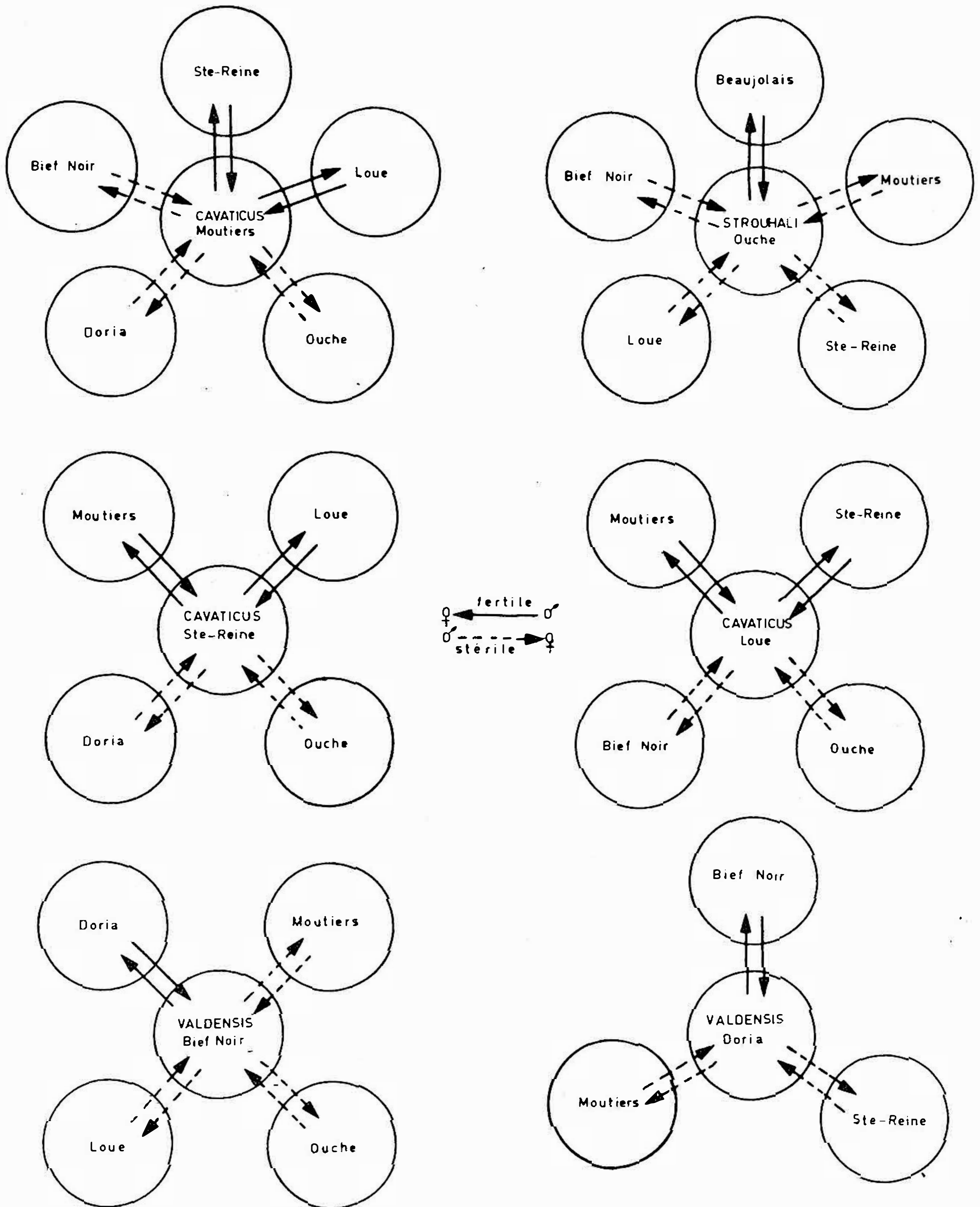


Fig. 3.

ensemble sans s'interpénétrer. J'ai pu faire cette observation à deux reprises : la première dans le sous-écoulement d'un affluent de la Saône où vivent ensemble *P. cavaticus puteanus* et *P. cavaticus walteri*; la seconde dans la Loue où il s'agit cette fois de *P. cavaticus cavaticus* et *P. cavaticus walteri*. Or, on sait que deux sous-espèces d'une même forme ne peuvent cohabiter dans le même biotope; ces deux associations indiquent donc nettement que chacune des formes

appartient à une espèce distincte. On parvient au même résultat en étudiant la répartition de *valdensis* dont l'aire s'imbrique également avec celle de *cavaticus* s. str.

3. **Expériences d'hybridation** : ces cohabitations naturelles m'amènèrent à réaliser des croisements expérimentaux qui se révélèrent très significatifs sur la spécificité des formes en présence. Les essais d'hybridation ont porté principalement sur 7 populations différentes : j'ai croisé entre elles des populations géographiquement isolées l'une de l'autre, mais dont les caractères anatomiques fondamentaux étaient identiques; j'ai tenté également des croisements entre « sous-espèces » morphologiquement bien différentes. L'ensemble des expériences d'hybridation est regroupé sous forme de diagrammes dans la fig. 3.

On voit donc qu'il y a impossibilité de croiser expérimentalement entre elles ces « sous-espèces » présumées de *cavaticus*. Seul un isolement spécifique permet d'expliquer ces échecs, ce qui confirme pleinement les données précédentes.

En résumé, les résultats convergents fournis par tous les critères utilisés démontrent qu'il est fondé de scinder l'espèce polytypique *Proasellus cavaticus* en quatre espèces distinctes. L'ancienne espèce *P. cavaticus* (Leydig) s'articule donc maintenant ainsi :

- Proasellus cavaticus
- Proasellus valdensis
- Proasellus strouhali
- Proasellus walteri

P. cavaticus est l'espèce la plus répandue; elle est confinée dans les eaux souterraines des massifs karstiques, mais elle est capable également de coloniser certains réseaux hydrographiques. *P. valdensis* est une espèce surtout cavernicole qui semble endémique des massifs karstiques du Jura et des Alpes dauphinoises. *P. strouhali* possède actuellement une aire disjointe; elle colonise en effet les nappes phréatiques et alluviales du bassin du Danube et de celui de la Saône. Enfin, *P. walteri* est une forme interstitielle des bassins hydrographiques du Rhône et de la Saône.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPPUIS P. A., 1949 : Les Asellides d'Europe et pays limitrophes. Arch. Zool. exp. gén. Paris, 86, 78 — 94.
- HENRY J.-P., 1966 : Remarques sur l'espèce *Asellus cavaticus* et description d'une sous-espèce nouvelle. Int. J. Spéléol. 2, 29 — 42.
- 1971 : Contribution à l'étude du genre *Proasellus* : le groupe *cavaticus*. Vie Milieu 22, 33 — 77.
- MAGNIEZ G., 1970 : Contribution à la systématique des Asellides. Ann. Spéléol. Paris, 25, 335 — 367.
- RACOVITZA E. G., 1920 : Notes sur les Isopodes : 7 : les pléopodes I et II des Asellides. Arch. Zool. exp. gén. 4, 79 — 115.
- STROUHAL H., 1957 : *Asellus* im nördlichen Osterreich. Ann. natur. Mus. Wien, 62, 263 — 283.

Db 015

SUR LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE TROGLOCARIS ANOPHTHALMUS

L. Juberthie-Jupeau

Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis, France

Les Troglocaris, Décapodes nageurs appartenant à la famille des Atyidae vivant tous en eau douce, sont connus des grandes régions karstiques de la France méridionale, de l'Italie du nord, de la Yougoslavie et de la région occidentale de la Transcaucasie.

Ces Décapodes peuplent les eaux souterraines telles que rivières souterraines à courant lent ou nul, laisses d'eau après les crues, zone noyée de certains karsts dans lesquels les accès sont soit des cavités naturelles (grottes et puits) soit des creusements artificiels (puits). Dans l'immense majorité des cas ces animaux sont trouvés dans la zone obscure.

La biologie de *Troglocaris anophthalmus* est restée pendant longtemps totalement inconnue; les premiers renseignements obtenus ont trait à son développement post-embryonnaire et sont dus à Muller (1931), à Stammer (1932) et surtout à Matjasic (1958). Les processus biologiques chez ces animaux étant extrêmement lents, des captures occasionnelles n'en permettent pas l'étude. La réalisation d'un élevage s'est donc imposée de façon impérative. Celui-ci a été entrepris en 1967 et 1968 avec des animaux en provenance de la grotte de Planina (Yougoslavie) appartenant à la sous-espèce *T. a. planinensis* Birstein (1948). Cet élevage, actuellement poursuivi, a permis de faire de multiples observations sur certains phénomènes biologiques essentiels; les modalités de la conduite de cet élevage ont déjà été relatées (Juberthie-Jupeau 1971).

Les renseignements obtenus en cinq années d'élevage permettent actuellement de mieux connaître, chez *Troglocaris*, certaines modalités des phénomènes de la reproduction et d'évaluer la durée minimum de vie de ces animaux.

PHÉNOMÈNES PRÉCÉDANT L'OVIPOSITION

Vitellogenèse

Les *Troglocaris* possèdent un tégument mince, totalement dépourvu de pigment, qui offre l'avantage de laisser transparaître certaines structures internes et en particulier l'ovaire. La vitellogenèse a ainsi été observée sur des femelles vivantes.

L'ovaire, au début de la phase de dépôt du vitellus, forme dans la partie postérieure du céphalothorax un mince liseré relativement transparent à l'arrière de l'hépatopancreas. Ce liseré devient plus épais formant un bourrelet dont

la transparence diminue. Il forme ensuite une masse blanchâtre compacte, tassée et assez superficielle tandis qu'il apparaît à l'arrière de ce lobe, un lobe postérieur situé plus profondément qui se devine d'abord par sa semi-transparence puis qui devient blanchâtre comme le lobe antérieur. L'ensemble grossit devient de plus en plus opaque et de plus en plus net du fait qu'il finit par acquérir une teinte franchement blanche. A partir d'un certain stade les ovules sont visibles comme de minuscules points blancs qui grossissent, l'ovaire occupant alors un grand volume. Avant la ponte c'est une énorme masse qui appuie vers l'avant sur l'hépatopancréas et qui a gagné les faces latérales et se prolonge loin vers l'arrière. Les ovules sont alors tassés et semblent de ce fait polyédriques.

Le dépôt de vitellus est un phénomène extrêmement lent. Dans mes élevages les durées observées sont de 15 mois et demi en moyenne et varient de 11 à 22 mois.

Les durées les plus longues observées réclament un examen critique. Il se peut que ces temps soient parfaitement normaux du fait que tous les animaux sont élevés dans les mêmes conditions, reçoivent les mêmes soins et la même nourriture; il se peut aussi qu'il s'agisse de femelles âgées (car ces résultats ont été tous obtenus avec des femelles capturées adultes) ou qui présentent pour une raison indéterminée soit une vitellogenèse beaucoup plus lente que d'autres soit des arrêts de ce phénomène, soit une rétention plus ou moins longue des œufs avant la ponte. Ces remarques appellent des observations complémentaires (en cours d'étude chez de jeunes femelles obtenues en élevage) et posent en plus le délicat problème du déterminisme de la ponte.

Mue de parturition

Environ 24 h avant la ponte la femelle effectue sa mue de parturition grâce à laquelle apparaît la poche incubatrice; après cette exuviation, en particulier, les épimères du deuxième segment se sont élargis et les soies ovigères sont apparues.

Accouplement

L'accouplement se produit peu de temps après l'exuviation qui précède la ponte. En présence d'une femelle venant d'effectuer sa mue, les mâles font montre d'une agitation extrême et la recherchent activement; ils nagent rapidement par à coups, changeant brusquement de direction puis ayant repéré la femelle passent dessus, dessous en essayant de l'attraper. Ces préliminaires à l'accouplement sont très courts et durent à peu près 2 minutes. Le mâle se dispose sous la femelle, face ventrale vers le haut, son corps étant presque perpendiculaire à celui de sa partenaire. L'accouplement dure peu de temps, à peine une minute. Pendant la copulation l'abdomen du mâle s'arque plusieurs fois, très violemment. Une femelle peut s'accoupler au moins deux fois.

Le rapprochement des sexes se fait donc chez *Troglocaris* sans appariage initial. Un comportement identique a été observé par L. Nouvel (1940) chez de nombreuses crevettes et en particulier chez *Atyaephyra desmaresti*.

ÉTUDE DES PONTES

Modalités de l'oviposition

Les femelles sur le point de pondre s'installent sur l'un des morceaux de roche calcaire, placés dans leur bac d'élevage. Ses trois paires de péréiopodes postérieurs sont solidement agrippés sur le rocher et très écartés les uns des autres. Les femelles arquent ensuite la partie antérieure du pléon, la partie postérieure demeurant droite. Les pléopodes se placent perpendiculairement à l'abdomen, surtout les plus antérieurs, dégageant ainsi la poche incubatrice. Les œufs sont pondus un à un à une cadence assez rapide, la totalité de la ponte s'effectuant en une vingtaine de minutes environ. Les œufs pondus forment dans la poche incubatrice une masse compacte dont le volume augmente nettement dans les 24 heures qui suivent la ponte, du fait que les œufs subissent un gonflement notable. Chez des femelles ayant conservé peu d'œufs après leur ponte on peut observer que ceux-ci, collés aux oostégites, n'adhèrent pas entre eux.

Fréquence des pontes

Dans mes élevages, la plupart des femelles ont pondu deux fois, l'une d'elles trois fois. L'intervalle qui sépare deux pontes consécutives varie de 22 à 32 mois et dure en moyenne 25 mois $\frac{1}{2}$.

On constate que la valeur obtenue est toujours supérieure à la durée d'une vitellogenèse. La raison en est que chez les femelles incubantes la vitellogenèse ne se produit pas. Elle ne commence au plus tôt qu'au moment de la mue postérieure à la parturition, c'est-à-dire 8 mois au minimum après la précédente oviposition. L'ovaire apparaît alors comme un mince liseré à peine perceptible. Vitellogenèse lente ne se produisant qu'après la fin du développement embryonnaire, développement embryonnaire lui-même long, concourent à espacer le nombre des pontes chez cette espèce et sont des facteurs réduisant la fécondité.

Distribution des pontes dans l'année

Les résultats rapportés ici concernent les pontes, obtenues à partir de femelles mises en élevage, le 5 septembre 1968, certaines ayant été capturées avec des ovaires très avancés dans leur développement. Au total en 4 ans 40 pontes ont été obtenues qui se répartissent ainsi (tab. 1).

Tab. 1

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Nombre de pontes	5	1	1	0	0	3	5	2	3	7	7	6

De février à mai on compte très peu de pontes, 3 seulement, de juin jusqu'en septembre 13 pontes, d'octobre à janvier 24. Ce phénomène semble passer par un maximum en octobre, novembre et décembre et par un minimum au printemps. Il semble donc, bien que l'ovogenèse s'étale sur plus d'une année qu'il y ait époque préférencielle de ponte dans l'année.

INFLUENCE DE LA PONTE SUR LA BIOLOGIE DES FEMELLES

S'il m'a été donné d'observer en élevage, l'ovogenèse, la ponte, l'incubation et l'éclosion des jeunes, séquence normale de la reproduction, j'ai pu constater aussi des anomalies dans cette séquence, anomalies desquelles il convient de tirer des enseignements. Trois cas sont à considérer :

La ponte est suivie de l'incubation normale des œufs

La durée de l'intermue de parturition est très longue ainsi que je l'ai déjà montré (1969). Cet intermue dure en moyenne 8 mois, un intermue normal requérant en moyenne 2 mois.

La ponte est suivie de la perte totale des œufs

Dans une dizaine de cas pour une raison non reconnue, des femelles ont perdu entièrement leurs œufs, soit d'emblée tous après l'oviposition, soit les uns après les autres selon un laps de temps plus ou moins long pouvant demander un mois. Dans tous les cas les femelles effectuent leur mue postparturiale 8 mois après la ponte, exactement comme si l'incubation des œufs avait eu lieu. La présence ou l'absence des œufs dans la poche incubatrice semble donc sans action sur la durée de l'intermue. Ce cas n'est pas général, Vernet (1958) ayant en effet montré que si on enlève les œufs de *Pachygrapsus* la durée de l'intermue est plus court que chez les témoins portant normalement leurs œufs.

La mue de parturition se produit mais la ponte n'est pas effectuée

Dans 4 cas les femelles ont effectué une mue de parturition normale; elles présentent une poche incubatrice bien développée cependant la ponte n'est pas effectuée et l'ovaire entre en dégénérescence. La mue suivante, qui entraîne la disparition des caractères transitoires liés à l'incubation, s'est effectuée chez les femelles observées respectivement après 5 mois 14 jours, 5 mois 6 jours et 4 mois 15 jours, 3 mois 3 jours. La durée de l'intermue est alors variable plus longue jusqu'à deux fois qu'un intermue normal mais nettement plus courte qu'un intermue dans lequel s'est effectuée une ponte. Il semble donc que, si le fait d'incuber ou non des œufs est sans action sur la durée de l'intermue, la rétention anormale des œufs accompagnée de la régression de l'ovaire induise un raccourcissement notable de l'intermue. Il y a donc dans ce cas une levée de l'inhibition de la mue observée dans le premier et le deuxième cas. L'une des femelles observées a effectué une ponte 12 mois et 12 jours après l'exuviation

qui avait les caractères d'une mue post-partuviale, soit 16 mois et 27 jours après le moment où aurait dû être effectuée la première ponte. Il s'est produit dans ce cas une deuxième vitellogenèse de durée relativement courte (12 mois $\frac{1}{2}$ environ) si elle a commencé d'après la mue « post-parturiale » ou de durée normale (17 mois environ) si elle a débuté au commencement de la dégénérescence de l'ovaire. Une tache blanche toujours présente bien que très réduite au moment de la mue « post-parturiale » ayant toujours été présente dans l'ovaire on ne peut trancher en faveur de l'une ou de l'autre hypothèse. Dans la deuxième hypothèse l'ovogenèse se serait déroulée en partie durant l'intermue pendant lequel la femelle aurait été ovigère si la ponte avait été effectuée. Ceci autoriserait à penser que l'induction d'une mue de type parturial sans ponte léverait l'inhibition de la vitellogenèse qui semblerait exister lorsque les œufs sont pondus et normalement incubés.

MATURATION DES OVAIRES AU COURS DU DEVELOPPEMENT

Les jeunes obtenus en élevage ont été élevés individuellement en groupes. A ce jour 16 femelles ont des ovaires visibles. Leur vitellogenèse a commencé lorsque les femelles ont atteint l'âge moyen de 31 mois, les plus jeunes ayant 27 mois les plus âgées 38 mois. A ce jour certaines ont des ovaires en développement depuis un an mais aucune n'a pondu.

CONCLUSIONS

La réalisation d'un élevage de *Troglocaris anophthalmus* a permis l'observation de phénomènes non décrits à ce jour, à savoir la ponte et l'accouplement. Il a permis d'apporter également des données sur la vitellogenèse relativement longue et de mettre en évidence les relations existant entre la physiologie des ovaires, la ponte, la mue de parturition et d'aborder le problème du déterminisme de la durée de cette dernière. La ponte, que les œufs soient incubés ou non, induit la durée de l'intermue de parturition. La vitellogenèse ne s'effectue pas pendant cet intermue; le fonctionnement de l'ovaire est donc discontinu. Joint à un dépôt de vitellus très lent ce phénomène intervient pour réduire la fécondité de cette espèce. Le recensement des pontes effectuées au Laboratoire montre que celles-ci s'effectuent en plus grand nombre de juin à janvier.

BIBLIOGRAPHIE

- JUBERTHIE-JUPEAU L., 1969 : Données sur la reproduction d'un Crustacé Décapode des eaux souterraines, *Troglocaris anophthalmus*. C. R. Acad. Sci. 269, 1111–1113.
— 1971 : Elevage d'un Décapode souterrain, *Troglocaris anophthalmus* en laboratoire. Coll. Spéléol., Bucarest-Cluj (à paraître).
MATJASIC J. 1958 : Postembrionalni razvoj jamske kozice *Troglocaris*. Biol. Vest. Jugosl. 6, 76–79.
MULLER G., 1931 : Sopra due Crostacei delle nostre acque carsiche (*Troglocaris schmidti* Dorm. e *Sphaeromides virei* Brian) Atti. Mus. Stor. nat. Trieste, 11, 206–216.

STAMMER H. J., 1932 : Die Fauna des Timavo. Ein Beitrag zur Kenntnis der Höhlengewässer, des Süß- und Brackwassers im Karst. Zool. Jb. Syst. 63.

VERNET-CORNUBERT G., 1958 : Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). Arch. Zool. Exp. Gén. 96, 101–276.

Db 016

GLOWWORM - ARACHNOCAMPA LUMINOSA

Les Kermode

NZ Geological Survey, Otago, New Zealand

INTRODUCTION

At Waitomo New Zealand's best known tourist cave derives its most important attraction not from the geological or mineral features, but from the biological uniqueness of an insect that luminesces during most of its life cycle. The troglonecenic *Arachnocampa luminosa* (Skuse) is a fungus gnat (Diptera, Mycetophilidae) of the subfamily Ceroplatinae (Fig. 1). It is closely related to the geographically distant Australian species *Arachnocampa tasmaniensis* (Ferguson).

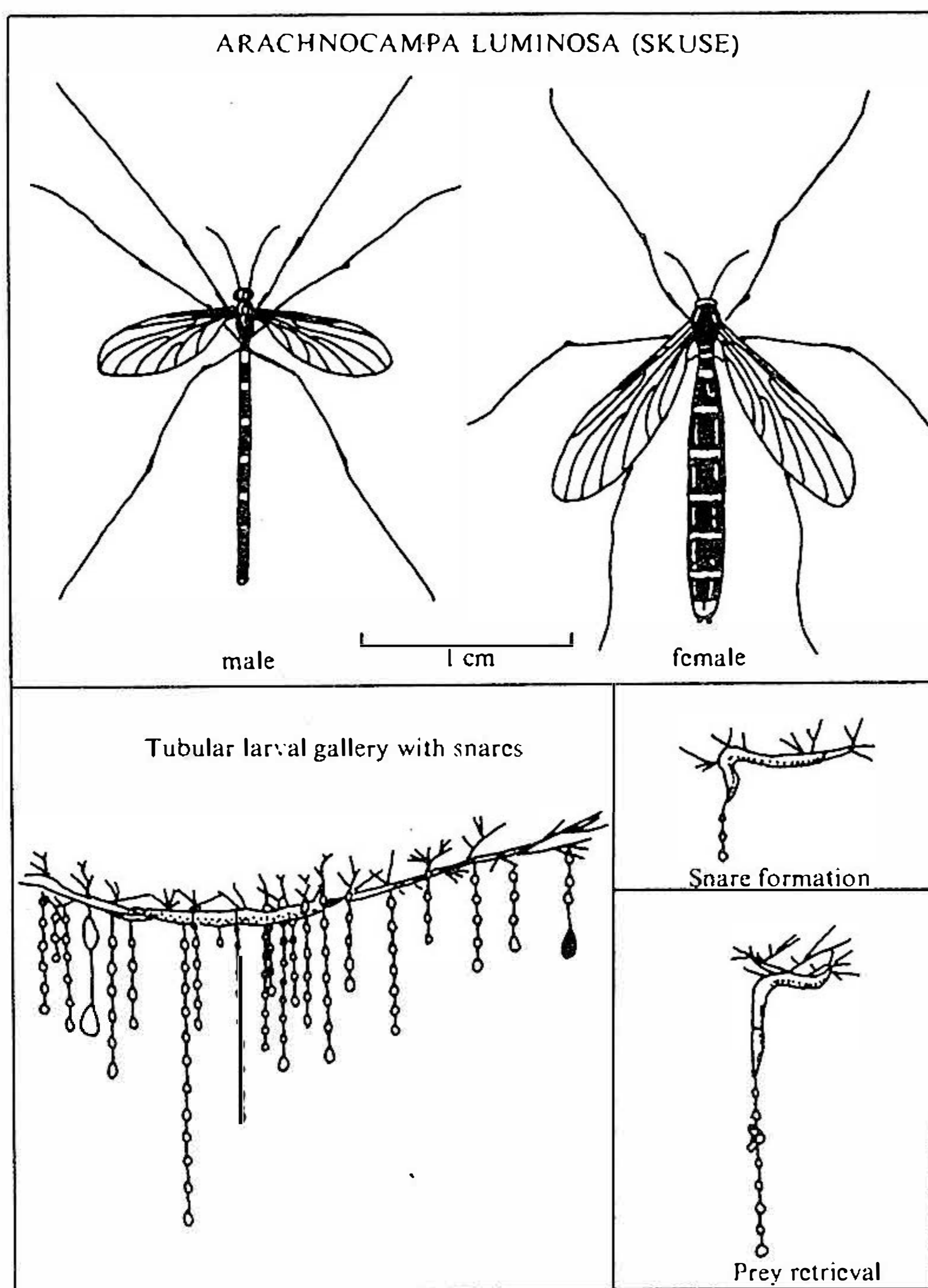


Fig. 1. *Arachnocampa luminosa* (Skuse).

HABITAT

Glowworms are found throughout New Zealand in forests, tunnels, and caves wherever high humidity, damp overhanging surfaces in deep shade or darkness, and streams, pools or sodden vegetation are common. Limestone caves and rarely visited tunnels have provided most of the collecting grounds.

The best displays of glowworms are found in cave chambers about 10 m across and 5 m high having complete darkness, a free-surface stream entering from forest or farmland, pools of calm water, no air currents, and thick banks of mud or silt deposited by occasional floods. Such ideal ecological conditions are found in several North Island caves especially in Glowworm Cave, Waitomo, where, however, there are fewer large larvae luminescing during winter, because of floods and scarcity of food. At Te Ana-au in southern South Island the more rigorous seasonal changes have a noticeable effect on the glowworm displays.

At Waitomo the relative humidity in the stream passage of Glowworm Cave is 94 to 100 per cent and the air temperature 13 to 16 °C. Glowworms also live in a much larger, drier cave nearby where the air temperature is 5 to 17 °C, but their numbers are not constant throughout the year.

The relative humidity in the forest at Waitomo is always high (70 to 100 per cent) and the measured air temperatures ranged from 8 to 21°C.

DESCRIPTION AND LIFE CYCLE

Arachnocampa luminosa is a luminous species of fungus gnat. The adult has a body length of 9 to 16 mm and 0.5 to 1.5 mm wide. The wing span is 6 to 12 mm and 2 to 3 mm wide. Females are usually larger than males. The abdominal segments are dark brown merging to yellow on the anterior margin. The wings are clear with dark brown veins. The antennae are about 3 mm long. Each leg is slender and about equal in length to the body. Both male and female flies are intermittently luminescent at the distal tip of their abdomens.

The 0.75 mm egg is spherical and coloured pale yellow changing to reddish brown before hatching. Incubation takes 20 to 24 days.

The newly hatched larva is cylindrical, 3 to 5 mm long, 0.3 mm wide, and segmented. It is creamy white with a brown head and a bluish green luminescent tip to its abdomen. After several months it has grown to 30 to 40 mm long, 1.0 to 1.5 mm wide, and is translucent with visible internal organs.

The pupa also glows and is 10 to 18 mm long with visible sex differences. The adult emerges after 12 to 13 days.

There are infraspecific variations in the size of adults, pupae, and larvae from forests and from caves. The constancy of the cave environment and the ample food supply is thought to cause the cave specimens to be larger by about 20 per cent.

BEHAVIOUR

The pupa is inactive, but is able to glow. The female often glows brilliantly but intermittently just before emerging and thus attracts males to the pupal case.

The emerging adult female is awaited by one or more males and mating takes place immediately the abdomen is free. After a single copulation the female flies sluggishly for a short distance to an unselected site and lays between 80 and 170 single eggs within a period of about 24 hours. Unfertilised females can lay eggs, but parthenogenesis does not occur. The female dies immediately after oviposition, 1 to 3 days from emerging. The male lives for 1 to 4 days and is more commonly seen than the female. Both adult flies can glow and they tend to be diurnal in habit.

The egg adheres to the limestone wall but does not glow.

The larval stage is the longest in the life cycle. It lasts for several months and gives the common name to the species. Within 20 minutes it can build a nest consisting of a hollow tubular gallery of mucus and silk exuded from the mouth. The larva suspends itself (on its back) from a shelf or ceiling by a web of fine silk threads. This gallery is 2 to 3 times the length of the larva and is very plastic and enables the larva to glide rapidly back and forth. It can turn around in its gallery by folding back on itself.

From the nest hangs a curtain of closely spaced strings of sticky droplets which snare the prey. There might be as many as 70 strings ranging from 1 to 50 cm in length. Bush glowworms produce short snares and thus avoid entanglement by the wind. The droplets vary in size from 0.5 to 1.5 mm in diameter and are spaced about one diameter apart along the snare line. The first droplet is the largest and succeeding ones are produced about every 15 seconds in very humid conditions. Snare formation is a continuous process in which the larva moves along the gallery gradually lengthening each string of droplets. The forest dwelling specimens tend to be nocturnal in their snare building. The commonest victim attracted to the larval lights in caves is the midge *Anatopynia debilis* (4 × 3.5 mm) which breeds in the mudbanks and shallow water of the cave stream. Ensnaring and cannibalism of adult flies also occurs, and in laboratory situations glowworms will feed on flies, moths, ants, millipedes and small snails. The prey snared in flight is jerkily hauled up like a fishing line, and quickly bitten to prevent struggling. The glowworm eats its prey (not merely sucks it dry) and large victims are kept suspended for several meals. The remains of meals and excretory droplets are lowered on threads and then dropped.

The larva rarely leaves its nest. If two nests are close together fighting and cannibalism does occur, so the nests of mature larvae tend to be spaced about 10 to 15 cm apart. There are tens of thousands of glowworms in the Grotto of Waitomo Cave.

LUMINESCENCE

In forests at dusk and dawn glowing does not occur when the reflected light intensity is greater than 10 lux, and at its best when it is less than 0.5 lux. In caves luminescence is continuous.

The blue green light (487 nm) is produced in the distal (eleventh) segment of the abdomen. The light organ is formed from the dilated tips of four excretory tubules within a layer of respiratory tissue that acts as a reflector. There is so far no conclusive evidence of an analogy with the American firefly which produces light by the interaction of luciferin, an oxidisable substance and an enzyme luciferase. However, the presence of ADP and ATP (adenosine phosphates) does augment luminescence.

The glowworm does douse its light. The mechanism is not understood but possibly a sheath like membrane obscures the light, or the luminescent reactions are dissociated. Pyrophosphate inhibits luminescence. The larvae glow to attract food and use up waste energy. Pupae and adults glow to attract the opposite sex.

Air currents entangle the snares and cave glowworms spend much time unlighted repairing the snare lines. Glowworms do not react to noise as such because they nest close to noisy underground streams and waterfalls, and in road cuttings near to passing traffic. Noises to which they are unaccustomed such as confined petrol motors might cause temporary dousing. The natural increases in lighting do influence bush glowworms, and artificial lighting might also cause dousing. Glowworms just above the heads of talkative cave visitors will gradually douse their lights possibly because of the prolonged noise, or the increase in temperature, or the change in carbon dioxide concentration.

The well known publicity photograph of Glowworm Grotto shows thousands of short trails of light. This is because the points of light have moved along the galleries during the very long time exposure of three hours. Glowworm light will register on colour film (25 ASA) in a few minutes at f8.

PREDATORS

In Waitomo Cave two species of opiliones attack glowworms. *Megalopsalis tumida* (Forster) eats the easily caught adult flies, and *Hendea myersi cavernicola* (Forster) attacks the larvae.

Moist conditions are suitable for a species of *Beauveria* (Moniliaceae) of Fungi Imperfecta to attack the larvae and pupae. Flooding during any season (up to 3 m above normal) and food shortages are more serious hazards.

There is a territorial segregation between *Arachnocampa luminosa* and the raphidophorid (cave cricket) *Pallidoplectron turneri* (Richards) in Waitomo Glowworm Cave. The boundary is about 1.5 m above water level. The raphidophorids avoid entangling their very long delicate antennae in the sticky snares of the glowworm larvae.

CONCLUSION

The thousands of tiny blue lights reflected in the still water of the darkened grotto and viewed by silent visitors is an experience unequalled in tourist caves of the world. The glowworm is also a fascinating insect that deserves further study.

BIBLIOGRAPHY

- GOEDE A., 1967: Tasmanian cave fauna: character and distribution. *Helictite* 5 (4): 71—86.
- HARRISON R. A., 1961: Notes on the taxonomy of the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (Dipt. Mycetophilidae). *Trans. Roy. Soc. NZ (Zool.)* 1 (14): 197—201.
- HUDSON G. V., 1890: The habits and life history of the New Zealand glowworm. *Trans. NZ Inst.* 23: 43—9.
- HUDSON G. V., 1928: The New Zealand glowworm. *Trans. NZ Inst.* 59: 426—9.
- MAY B. M., 1963: By the light of the glowworm. *N. Z. Speleol. Bull.* 3 (46): 169—72.
- RICHARDS A. M., 1960: Observations on the New Zealand Glowworm *Arachnocampa luminosa* (Skuse) 1890. *Trans. Roy. Soc. NZ* 88 (3): 559—74.
- RICHARDS A. M., 1964: The New Zealand glowworm. *Studie. Speleol.* 1 (1): 38—41.
- SHIMOMURA O., JOHNSON F. H., HENEDA Y., 1966: Observations on the biochemistry of luminescence in the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa*. "Bioluminescence in Progress". Princeton Univ. Press.
- STRINGER I. A. N., 1967: The larval behaviour of the New Zealand Glowworm *Arachnocampa luminosa*. *Tane* 13: 107—17.
- TONNOIR A. L., EDWARDS F. W., 1927: New Zealand fungus gnats (Diptera, Mycetophilidae). *Trans. NZ Inst.* 57: 747—878.

Db 017

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DES STENASELLIDAE (CRUSTACEA ISOPODA ASELLOTA DES EAUX SOUTERRAINES)

Guy Magniez

Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences de la Vie et de l'Environnement,
Dijon, France

LA FAMILLE DES STENASELLIDAE

Dans les eaux douces, les Asellotes sont représentés par plusieurs groupes qui ont colonisé ce milieu indépendamment les uns des autres. Les Asellidae sont les plus connus, car ils comprennent à la fois des espèces épigées et hypogées, de taille notable, localisées dans les régions boréales du globe, dont la faune dulçaquicole a été étudiée depuis longtemps. Les Parasellidae se sont parfois installés dans des eaux douces proches de la mer, surtout dans les terres et îles de l'hémisphère austral. Les Microparasellidae comptent de nombreuses espèces psammiques, les unes marines littorales, les autres continentales, mais toutes de faible taille. Les Stenasellidae enfin, longtemps confondus avec les Asellidae, s'en distinguent à la fois par des caractères morphologiques particuliers et par une répartition géographique nettement plus méridionale. Les Sténasellides sont tous anophtalmes. Leur taille est moyenne ou forte (plus de 25 mm pour *Stenasellus costai* de Somalie). Tous sont inféodés aux eaux souterraines douces ou minéralisées (eaux libres des massifs karstiques, eaux phréatiques ou même eaux thermales).

Au 5^e Congrès International de Spéléologie, j'ai résumé l'état des connaissances sur ces Isopodes hypogés, donné une définition de la famille renouvelant celle d'Arcangeli (1938) et indiqué que le groupe devait comporter des formes encore inconnues. La liste d'espèces citées en 1969 demande à être complétée ainsi :

- a) Une nouvelle espèce, appartenant vraisemblablement au genre *Stenasellus sensu stricto*, a été signalée dans des grottes du Sud-Ouest du Cambodge (Boutin 1971), ce qui porte à 18 le nombre d'espèces de ce genre.
- b) La découverte de *Magniezia laticarpa* (Birstein, 1972) dans des puits du bassin du Niger, porte à 4 le nombre d'espèces de ce genre ouest-africain (Côte d'Ivoire, Guinée, Mali, Sénégal).
- c) La description de *Metastenasellus wikkiensis* Lincoln, 1972, de sources chaudes de la Nigéria orientale, porte à 4 le nombre des espèces de ce genre centre-africain.

d) Connus depuis peu de temps dans le Nouveau Monde, par la seule espèce *Mexistenasellus coahuila* Cole et Minckley, les Stenasellidae se sont enrichis de 3 espèces nouvelles des eaux souterraines du Mexique central et méridional (*Mexistenasellus parzefalli* Magniez, *M. wilkensi* Magniez et *M. sp. nov.* Argano).

Nous constatons donc, à mesure que les découvertes se succèdent, que les Stenasellidae, d'abord connus par des espèces karstiques de l'Europe moyenne et méridionale, qui faisaient figure de relictés thermophiles, se révèlent être aussi un constituant normal de la faune des eaux souterraines interstitielles ou karstiques des régions nord-tropicales du globe : Amérique centrale, Afrique occidentale, centrale et somalienne, péninsule Indochinoise. C'est dire que les problèmes biogéographiques liés à cette répartition des Sténaselles ne doivent pas être confondus avec ceux des Asellidae, faune boréale à répartition typiquement nord-méditerranéenne, mais se rapprochent plutôt de ceux des Cirolanides ou des Poissons cavernicoles.

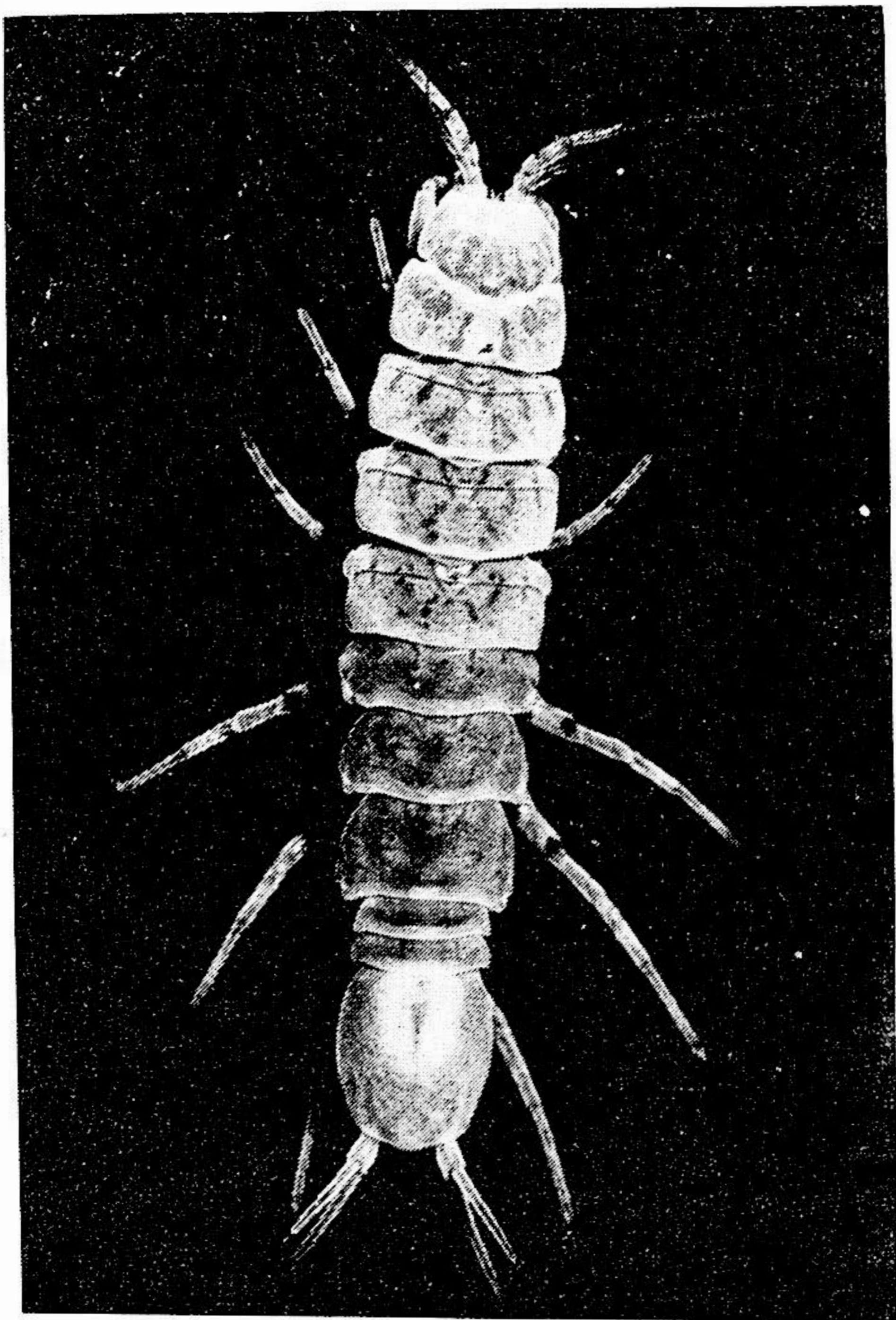


Fig. 1. *Stenasellus virei* Dollfus, subsp. *hussoni* Magniez : *St. v.* est la plus répandue des 3 espèces françaises, en particulier dans de nombreuses grottes des Pyrénées centrales (Ariège, Haute-Garonne et Hautes-Pyrénées). Le ♂ atteint environ 9 mm au maximum et la ♀ 12 mm.

L'espèce franco-espagnole *Stenasellus virei* Dollfus reste la mieux connue, car des prospections intensives ont permis d'en découvrir plus de 100 stations. 70 d'entre-elles sont des grottes dénoyées ou des réseaux actifs ou encore des émergences pérennes ou temporaires. Les autres stations sont soit des nappes éluviales (8) alimentant des sources vraies, soit, le plus souvent, les nappes alluviales et le sous-écoulement du réseau hydrographique actuel du système Garonne-Dordogne. On peut penser que les populations visibles dans les grottes ne représentent que de petits lots d'individus, plus ou moins isolés d'un peuplement d'ensemble qui existe dans le système aquifère permanent du massif karstique considéré. De même, les stations interstitielles sont les témoins de l'existence d'un peuplement d'ensemble des nappes des vallées alluviales du réseau de la Garonne.

Quatre sous-espèces de *Stenasellus virei* (*St. v. boui*, *St. v. buchneri*, *St. v. hussoni* et *St. v. virei*) ayant été maintenues en élevage à la grotte-laboratoire de Moulis et à la Faculté des Sciences de Dijon durant de longues années (12 ans, pour *St. virei hussoni*; fig. 2), un certain nombre d'observations biologiques ont été faites sur l'espèce. Je les résume très brièvement ainsi :

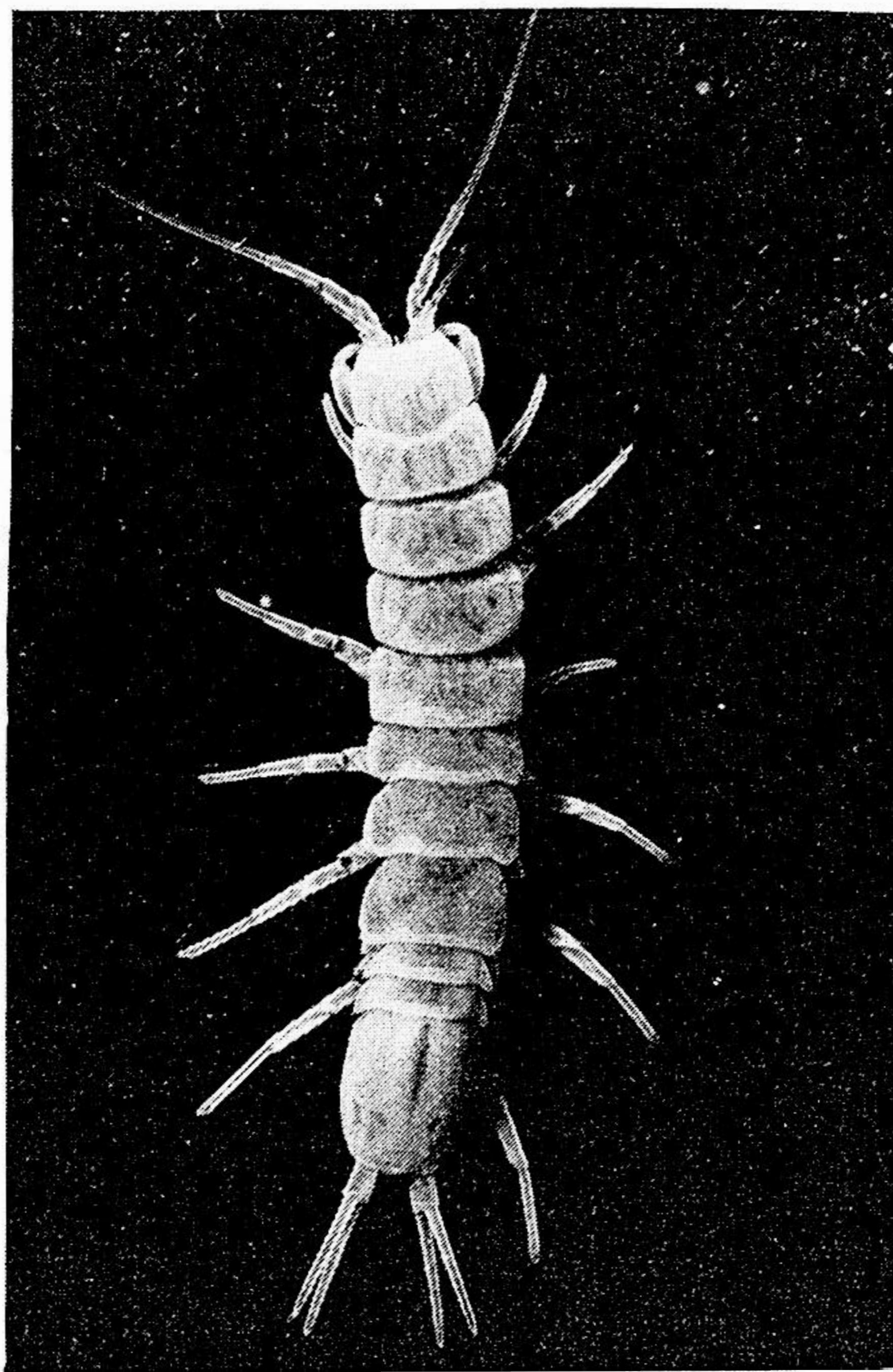


Fig. 2. *Stenasellus buili* Remy : la plus grande des 3 espèces françaises de genre (la ♂ atteint 14 mm et la ♀ 16 mm). On le trouve dans les eaux permanentes des massifs karstiques du Languedoc méditerranéen (départements de l'Aude, de l'Hérault et des Pyrénées-Orientales).

COMPORTEMENT FOUISSEUR DES STENASELLES

Ces Isopodes creusent en permanence des terriers durables, tant dans leurs biotopes naturels qu'en élevage sur argile de grotte (Husson 1957). Lorsqu'ils ont à leur disposition des masses d'argile suffisamment épaisses, les terriers ne sont pas de courts abris superficiels, mais des réseaux de plus en plus complexes de galeries anastomosées qui se développent progressivement, jusqu'à l'utilisation complète de la masse minérale disponible. Les adultes ne sont pas les seuls à fouir ainsi : les jeunes, dès leur libération par la mère, s'enfouissent dans de profondes galeries. Tous sont capables de creuser, non seulement le limon meuble du fond des gours, mais aussi l'argile compacte et cohérente. Une telle activité ne correspond pas à une nécessité vitale absolue, pour des cavernicoles aquatiques. Je pense qu'il faut plutôt y voir le comportement atavique de Crustacés fondamentalement fousseurs, dont les lignées ont vécu, durant de longues périodes géologiques, dans les nappes phréatiques continentales, creusant leurs galeries dans les matériaux d'altération de la même manière que les Lombrics le font dans les sols végétaux.

Compte tenu de leur parenté probable avec des Asellotes marins (*Parastenotrioidea*) et de leur forte tolérance aux eaux salines, on peut estimer que l'installation des Sténasellides dans les eaux douces souterraines s'est faite d'une manière active, par migration, depuis les graviers littoraux, dans les nappes fluviales, puis, vers l'amont, dans les eaux des nappes éluviales ou des massifs karstiques. Il n'est donc pas utile de faire intervenir des transgressions marines du passé pour expliquer la présence des Sténaselles dans les sites de leurs biotopes actuels. Autrement dit, si l'origine est marine, l'histoire continentale du groupe est fort ancienne. Elle a dû comporter une première phase d'invasions et d'installations, très largement antéquatenaire et absolument indépendante des conditions climatiques et de l'aspect géographique actuels, puis, des fluctuations dont les plus récentes sont liées aux dernières variations du climat quaternaire en Europe. Pour *Stenasellus virei*, par exemple, une partie de l'aire de répartition actuelle doit être considérée comme un territoire de recolonisation postglaciaire, liée au réchauffement climatique et au développement des circulations souterraines.

DONNÉES SUR LA CHRONOLOGIE DU CYCLE VITAL

- a) *Durée des mues* : Chez les Isopodes, la mue se produit en deux temps : la cuticule de la moitié postérieure de l'individu (les 3 péréionites postérieures plus le pléotelson), est d'abord rejetée. Le Crustacé ne quitte sa demi-exuvie antérieure que quelque temps après. On peut donc définir, chez les Isopodes, une période d'intramue, correspondant au temps qui sépare les deux phénomènes.

Chez *Asellus aquaticus*, Asellide de taille très comparable à celle de *St. virei*, mais menant une vie épigée, l'intramue ne dure que quelques

heures, exceptionnellement 1 jour $\frac{1}{2}$ pour les plus vieux individus (Balesdent 1964). Mais, chez *St. virei*, cette période est de l'ordre de deux semaines pour les adultes : 13 — 14 jours pour les ♂, 8 — 13 jours pour les mues normales des ♀ et même 12 — 16 jours pour leurs mues parturielles. On constate donc que, dans des conditions très voisines, le même phénomène dure de 10 à 15 fois plus longtemps chez la forme hypogée que chez une forme épigée de taille similaire.

- b) **Durée des intermues** : en effectuant la même comparaison, on constate que les intermues normales des adultes durent environ 16 jours chez *A. aquaticus*, mais très couramment 9—12 mois chez *St. virei*. De même, les intermues parturielles de *A. aquaticus* ♀ sont d'environ 30 jours, tandis qu'elles atteignent 12 à 18 mois chez *St. virei* ♀. La même intermue, chez la forme hypogée est donc 10, 15 et même 20 fois plus longue que chez l'épigée.
- c) **Longévité des Sténaselles** : comme on peut s'y attendre pour un Crustacé dont le rythme des mues est quasi-annuel et dont le nombre de mues est élevé, la longévité doit être considérable. Par des recoupements entre de multiples observations réalisées à la fois sur des jeunes et sur des adultes, maintenus en élevage durant des années, ou observés dans les biotopes naturels, j'ai pu arriver à la conclusion que la durée normale de vie des formes cavernicoles (*St. virei hussoni*, *St. v. buchneri*, *St. breuili*), doit être égale ou supérieure à quelques 12 ans pour les ♂ et même 15 ans pour les ♀. Ces longévités sont certainement plus élevées encore pour les grandes espèces karstiques, comme *Stenasellus buili* (fig. 2). Chez les Asellides épigés, le cycle vital semble se dérouler en général, sur une période égale ou légèrement supérieure à une année (du printemps d'une année à l'été de l'année suivante, pour *Asellus aquaticus*, par exemple). La longévité des Sténaselles est donc 10 — 15 fois supérieure à celle d'Asellotes épigés de taille similaire.
- d) **Durée de la vie intramarsupiale** : les observations concordent avec les précédentes. Le développement intramarsupial (phase embryonnaire + phase larvaire marsupiale), demande 9 à 10 mois dans le cas de *St. virei*, aussi bien en élevage que dans les biotopes naturels. Dans des conditions voisines, le développement intramarsupial d'*A. aquaticus* se déroule en 3 semaines environ, soit 13 — 14 fois moins.

CONCLUSIONS

A mesure que progresse leur étude, il apparaît que les Stenasellidae sont profondément différents des autres Asellotes. Cette originalité qui les caractérise se retrouve dans plusieurs domaines. Elle existe sur le plan morphologique, avec le grand développement des pléonites I et II, par exemple. Elle se répète sur le plan écologique et biogéographique, avec une localisation uniquement hypogée d'espèces toutes anophtalmes, groupées dans les régions nord-tropicales de

l'Ancien et du Nouveau Mondes. Elle se précise enfin au niveau biologique, avec l'excessive lenteur qui caractérise leur cycle vital, depuis les premiers stades embryonnaires.

Il reste à vérifier que ces particularités biologiques existent, non seulement chez les espèces nord-méditerranéennes, adaptées à la vie dans les eaux souterraines fraîches, mais également dans les lignées tropicales, qui sont demeurées en permanence dans des biotopes souterrains aquatiques à température élevée, et qui représentent les lignées conservatrices du groupe.

BIBLIOGRAPHIE

- BALESDENT M. L., 1964 : Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). Th. Fac. Sci. Univ., Nancy, 1—231.
- BIRSTEIN J. A., 1972 : Une nouvelle espèce africaine du genre *Stenasellus* (Crustacea Isopoda Asellota) du bassin du Niger. Int. J. Spéléol. 4, 9—18.
- BOUTIN Cl., 1971 : Observations biospéologiques en Asie du Sud-Est. Ann. Fac. Sci., Phnom-Penh, 4, 168—186.
- COLE, G. A., MINCKLEY W. L., 1972 : *Stenasellid* Isopod Crustaceans in the western hemisphere — A new genus and species from Mexico — With a review of other north american freshwater Isopod genera. Proc. Biol. Soc., Washington 84, 39, 313—326.
- HUSSON R., 1957 : A propos de la biologie du Crustacé troglobie *Stenasellus virei* Dollfus. Ann. Univ. Saraviensis, Saarbrücken, VI, 4/1, 259—268.
- LINCOLN R. J., 1972 : *Metastenasellus wikkiensis* sp. n., from warm-water springs in north-eastern Nigeria (Asellota Asellidae Stenasellinae). Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 24, 3, 213—221.
- MAGNIEZ G., 1972 : Deux *Stenasellidae* cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale : *Mexistenasellus parzefalli* n. sp. et *Mexistenasellus willkensi* n. sp. (Crustacea Isopoda Asellota). Int. J. Speleol. 4, 19—31.

Db 018

ERFASSUNG EINES KLEINHÖHLENBIOTOPS AM BEISPIEL DER MÖNCHSBERG-TROPFSTEINHÖHLE IN SALZBURG (ÖSTERREICH)

Karel Mais

Bundesdenkmalamt, Wien, Österreich

EINLEITUNG

Die Mönchsbergtropfsteinhöhle liegt direkt im Stadtgebiet von Salzburg. Sie ist eine kleine Höhle mit nur einem Raum und erreicht mit den kaum befahrbaren Seitennischen eine Länge von 10–15 Metern (siehe Abb. 1). Trotzdem besitzt sie eine besondere geospeleologische Bedeutung, da sie in mindel-riß-eiszeitlichen Konglomeraten angelegt und mit beachtenswerten Sinterbildungen ausgeschmückt ist. Die Höhle wurde wegen dieser Besonderheiten im Jahre 1970 zum Naturdenkmal erklärt.

Ein Projekt zur Errichtung eines Garagenhochhauses im Bereich der Höhle gefährdete anfänglich ihren Bestand, doch konnte sie schließlich in der Auffahrtsschnecke, die von Stockwerk zu Stockwerk führt, als Atraktion eingeplant werden. Diese Maßnahme hätte ihre Existenz wohl nicht gefährdet, doch zu einer Isolation vom Mönchsberg geführt, durch die sicher die ursprünglichen klimatologischen und biologischen Verhältnisse in der Höhle wesentlich verändert worden wären.

Nach dem Bekanntwerden dieser geplanten Veränderungen hat das Bundesdenkmalamt-Wien sofort ein Untersuchungsprogramm ausgearbeitet und eingeleitet. An der Realisierung arbeiteten auch Salzburger Höhlenforscher mit (G. Abel, A. Morocutti, G. Peters). Durch das Programm sollten die klimatologischen Verhältnisse und der biologische Bestand im noch ungestörten Verband Höhle-Mönchsberg erfaßt werden. In der Folge war vorgesehen auch die Änderungen während und nach dem Garagenbau zu beobachten und zu vergleichen. Vor kurzer Zeit ist jedoch das Garagenprojekt aus finanziellen Gründen zurückgestellt worden.

ERFASSUNG DER ÖKOLOGISCHEN FAKTOREN

Vor dem Anlaufen des Programmes lagen keine Angaben über die zu untersuchenden Verhältnisse vor. Die Erfassung der ökologischen Faktoren stieß in dem kleinen Höhlenraum auch auf eine Reihe von Problemen.

Die ersten Beobachtungen zeigten, daß ein kurzes Offenhalten der nach nordwesten exponierten Höhlentüre bereits eine starke Beeinträchtigung der Lufttemperatur und der Luftfeuchtigkeit mit sich brachte. Nach dem Schließen der Türe kehrten die Werte bald wieder an den Normalstand zurück. Es konnte

auch festgestellt werden, daß die Anwesenheit einer Beobachtungsperson in der Höhle zu einer wesentlichen Beeinflussung der Temperatur führte. Die Beeinflussung stand proportional zur Verweildauer der Beobachtungsperson.

Aus diesen Gründen mußte eine Luftschleuse errichtet werden, durch die die Außenluft beim Betreten und Verlassen der Höhle abgehalten werden

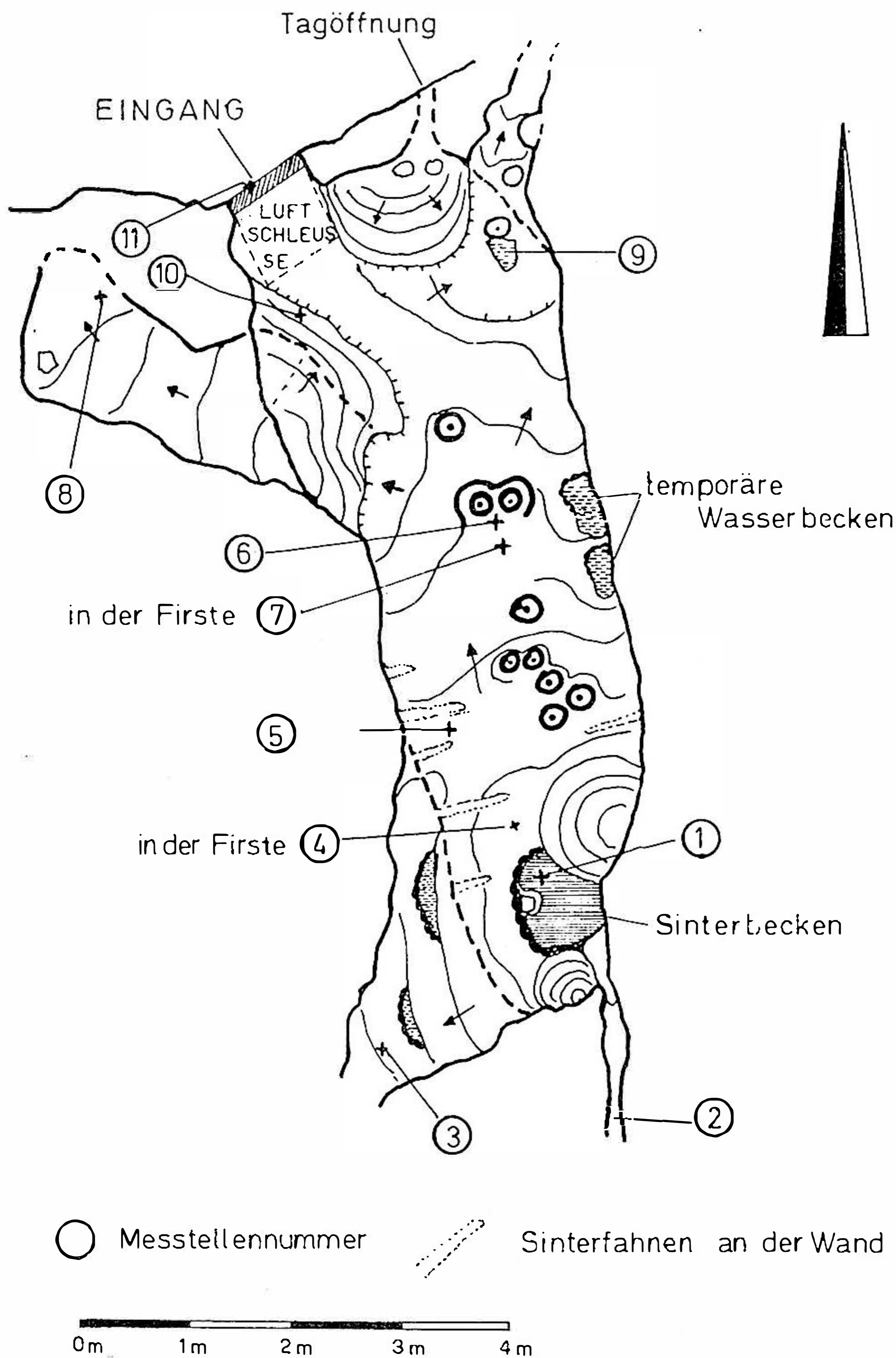


Abb. 1. Die Mönchsbergtropfsteinhöhle im Stadtgebiet von Salzburg.

konnte. Hierzu wurde eine Kunststoffolie über einen, an den Türstock anschließenden Holzrahmen gespannt. Ein Folienvorhang schloß den Schleusenraum gegen das Höhleninnere ab. Diese einfache Vorrichtung erfüllte auch bei längerem Offenstehen der Eingangstüre oder längerem Verbleiben der Beobachtungsperson im Schleusenraum ihren Zweck vollkommen. Im Höhlenraum selbst kam es nur zu geringen klimatischen Veränderungen.

Der Schleusenraum bot bei geschlossener Höhlentüre gerade soviel Platz, daß eine Person an einem Meßpult arbeiten konnte. An diesem Pult liefen die Leitungen einer Fernmeßeinrichtung zusammen, durch die an 20 verschiedenen Stellen der Höhle fast gleichzeitig Temperaturwerte ermittelt wurden. Als Meßfühler dienten scheibenförmige temperaturabhängige Widerstände, die durch unterschiedlich lange Meßleitungen an einem Meßumschalter angeschlossen waren. Die Widerstandswerte wurden mit einer kleinen Meßbrücke (Norma-meter R-1 der Fa. Norma Wien) gemessen.

Vom tagfernten Punkt bis zum Höhleneingang waren an möglichst charakteristischen Stellen der Höhle Meßpunkte verteilt. In der Regel wurden an einer Stelle sowohl Luft- als auch Bodentemperaturen gemessen, bei Vorliegen einer Wasserstelle wurde diese und nicht die Bodentemperatur gewählt. Siehe Skizze.

Temperaturkontrollen erfolgten mehrmals pro Woche, hauptsächlich am frühen Nachmittag. Von Zeit zu Zeit wurden auch Tagesgänge erfaßt. Vom Spätherbst 1970 bis Ende 1972 liegen weit über 400 einzelne Meßreihen vor. Mit dem Jahre 1973 konnte das Meßprogramm reduziert und mit Ende des ersten Halbjahres vorläufig eingestellt werden.

An den einzelnen Meßstellen waren die Temperaturen deutlich unterschiedlich. An hoch gelegenen Stellen herrschten höhere Temperaturen als an nieder gelegenen. Die tiefstgelegene Meßstelle (Nr. 7) hatte meist auch die niedrigste Temperatur.

Die Temperaturen der Luft schwankten an den verschiedenen Meßstellen; so konnte bei einer Meßreihe, also praktisch zeitgleich, bei einer Aussentemperatur von rund 5,5 Grad C ein Differieren von 3,1 bis 8,3 Grad C, bei einem Mittelwert von 6,5 Grad C (8 Meßpunkte) ermittelt werden; Beobachtungstag: 22. 12. 1970.

Die Tagesgänge zeigen, daß die Tagsüberschwankungen an einer Meßstelle beachtliche Werte erreichen können. So konnte, ebenfalls am 22.12. 1970, für die Lufttemperatur oberhalb des Sinterbeckens (siehe Skizze) eine Schwankung von 4,9, bis 7,2 Grad C. bei einem Mittelwert von 6,4 Grad ermittelt werden.

Diese relativ hohen Temperaturunterschiede, besonders der Luft, dürften auf nachhaltige Luftzirkulationen zurückzuführen sein, die dem Beobachter unmerklich sind. Die Zirkulationen finden zwischen einer etwa handteller-großen Tagöffnung im oberen Teil des Höhlenraumes, in der Nähe des Einganges, und einer wetterwegsamen Stelle am tiefsten Punkt der Höhle statt und beziehen auch den Höhlenraum mit ein. Die räumlich kleine Mönchsberg-tropfsteinhöhle gehört damit zum Typ der dynamischen Wetterhöhlen.

Der Temperaturverlauf wurde in der Höhle jedoch nicht nur durch die zahlreichen Einzelmessungen, sondern auch durch Thermographen aufgezeichnet. Es standen zwei Geräte vom Typ Thermoscript (Fa. Goerz-Wien) zur Verfügung. Die Temperatureaufnahme erfolgte bei ihnen über das Spritzgußgehäuse. Die Temperaturdiagramme zeigen einen ausgeglichenen Verlauf. Die Bodentemperaturen (Meßstelle 5) erscheinen weitgehend konstant, die Lufttemperaturen (Meßstelle 4) spiegeln den Einfluß des Außenklimas stark abgeschwächt wieder.

Weitgehend ausgeglichen erscheint auch die relative Luftfeuchtigkeit, soweit dies mit einem geeichten Haarhygrometer festgestellt werden konnte. Gemessen wurde an der Höhlensohle, in einer Entfernung von rund 5 Meter Entfernung vom Eingang (Meßstelle 6). Die Geräteskala zeigte meist einen Wert von 100 % rel. Feuchte an. Beim Offenhalten der Eingangstüre und der Luftschleuse änderte er sich zusehends und sank dabei bisweilen bis auf 75 % ab; gleichzeitig kam es zu einer abrupten Temperaturerhöhung. Während der Trockenphasen in der Höhle sanken die Werte oft auf 96 % ab.

Tropfstellen und feuchte Partien sind unterschiedlich verteilt. Deutlich festzustellen ist eine trockenere Zone im nordwestlichen Teil der Höhle, in dem es zu den erwähnten Luftbewegungen kommt. Die einzige ständige Wasserstelle der Höhle ist ein Sinterbecken im Hintergrund der Höhle. Der Wasserstand unterliegt saisonbedingten Schwankungen. In der trockenen Phase sinkt er bis zu 10 cm ab, während er in der feuchten über die Randpartien ansteigt und Wasser überfließt.

BIOSPELÄOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

Die Beobachtungen und Aufsammlungen erfolgten in etwa monatlichen Intervallen und liessen erkennen, dass die trockeneren Höhlenteile einen deutlich geringeren Tierbesatz aufwiesen. Es waren dort bisweilen nur Spinnen mit Kokkons anzutreffen und ausnahmsweise Collembolen (*Lepidocyrtus*, selten *Tomocerus*).

Von großem Interesse sind Beobachtungen an der Oberfläche des Sinterbeckens gewesen. Das Oberflächenhäutchen besitzt in der trockenen Phase einen zunehmend stärker werdenden Überzug mit einer grauen Schichte, die schließlich ölig-schlierig erscheint. In der feuchten Phase rinnt diese Schichte mit dem überfließenden Wasser ab, sie bildet sich jedoch bald wieder.

Dieser Erscheinung kommt auch eine Bedeutung für die Bewertung als Biotop zu. Auf dem normalen, sauberen Oberflächenhäutchen und einem nur dünnen Überzug können sich Collembolen noch ungehindert bewegen. Sie sinken jedoch bei einem stärkeren Überzug, je nach ihrem Gewicht ein; zuerst die großen *Tomocerus*, später auch *Lepidocyrtus* Individuen. Eingesunkene Sminthuriden konnten nicht beobachtet werden. Einsinkende Tiere liegen schräg am Oberflächenhäutchen und bewegen sich in der Regel nicht. Bei Berührungen, wie sie beim Aufsammeln mit einer Nadel oder Pinselspitze vorkommen, tritt heftiges Furca-Schlagen und Beinbewegen ein.

Setzt man derartig „ingesunkene“ Tiere auf eine feste Unterlage, so zeigen die Tiere durchaus normale Bewegungen. Sie laufen herum und springen ungehindert. Landen sie danach wieder auf dem Oberflächenhäutchen oder setzt man sie wieder darauf, so zeigen sie wieder ein Einsinken unter das Häutchen. Sie können sich nicht an der Oberfläche halten und bewegen.

Es hat den Anschein, als ob die eingesunkenen Tiere sich nicht mehr aus ihrer Lage selbst befreien könnten und nach einigem Krabbeln in eine lethargische Bewegungslosigkeit fallen. Aus diesem Verhalten kann geschlossen werden, dass durch den „öiligen“ Überzug die Oberflächenspannung des Wasserhäutchens herabgesetzt wird und so die Collembolenbeine die Oberfläche durchstossen. Es könnte jedoch auch die Unbesetzbarkeit der Beine aufgehoben werden. Diesem Phänomen fallen auch kleine Fliegen und Campodeiden zum Opfer. Eine Klärung dieses Problems, besonders was die Herkunft des Überzuges betrifft, kann erst nach einer eingehenden Untersuchung erreicht werden.

Die faunistischen Ergebnisse sollen hier nicht besprochen werden. Es sei nur auf den Fund einer *Koenenia austriaca* hingewiesen werden, über den bereits berichtet worden ist (Mais 1971). Dieser Fund hat das Problem der eiszeitlichen Überdauerung durch Bodentiere wieder aufgeworfen. Eine Überdauerung in dem Höhlenmuttergestein das aus dem Mindel-Riß stammt, scheint nicht möglich. Es müssen entsprechende Migrationen erfolgt sein. An der Begleitfauna von *Koenenia* konnten einstweilen keine ähnlichen Relikte aus der „Voreiszeit“ festgestellt werden.

Erschwerend zur Bewertung der Höhlenfunde tritt hinzu, daß Salzburg pedozoologisch kaum erforscht ist. Es wurden daher in der Umgebung der Höhle Bodenproben entnommen und einer Untersuchung auf ihre Tierwelt durchgeführt, auch konnten Aufsammlungen in den ausgedehnten Stollen des Mönchsberges vorgenommen werden (diese Untersuchungen stehen erst am Anfang). Wegen der Fülle des Materials liegen noch keine zusammenfassende Ergebnisse vor, die einen bodenzoologischen Überblick gewähren und so Besonderheiten der Fauna aus der Mönchsbergtropfsteinhöhle hervorstechen lassen.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Stadtgebiet von Salzburg liegt die Höhle in eiszeitlichen Konglomeraten. Sie besitzt eine Länge von 10 bis 15 Meter. Seit dem Jahre 1970 erfolgen dort systematische Untersuchungen, die die klimatischen Verhältnisse und den biospeläologischen Bestand umfassen. Methoden und Ergebnisse werden dargestellt. Die tiergeographische Bedeutung des Fundes von *Koenenia austriaca* wird kurz diskutiert. Vergleichsaufsammlungen im Edaphon der Höhlenumgebung und in benachbarten ehemaligen Luftschutzstollen sollen das Bild abrunden.

LITERATUR

MAIS K., 1971: Ein neuer Palpigradenfund in Österreich. Die Höhle, 22. Jg., Wien, p. 62—71.

Db 019

ESSAI DE CLASSIFICATION DES COLLEMBOLES « CAVERNICOLES » EUROPÉENS

Z. Massoud, J. M. Thibaud

Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle,
Brunoy, France

Toute classification nécessite une terminologie précise et, de préférence acceptée par le plus grand nombre de spécialistes.

Racovitza, dès 1907, dans son « essai sur les problèmes biospéologiques » rappelait que le nom « cavernicole » signifiait « u n i q u e m e n t ceci : êtres vivant dans le domaine souterrain. La seule chose que ces êtres ont de commun entre eux c'est leur habitat. La faune cavernicole est, en effet, un mélange absolument hétérogène de formes très différentes . . . Il faut donc se méfier, à p r i o r i, des généralisations, étudier chaque espèce en particulier, et ne généraliser qu'après un travail complet d'analyses minutieuses. »

Plusieurs classifications ont été proposées pour la division des animaux « cavernicoles ». Certaines sont uniquement basées sur les conditions d'éclairément et la nature du substrat (Schiodte, 1849 et Joseph, 1882), d'autres sur l'habitat (Schiner, 1854, modifiée par Racovitza, 1907), et d'autres enfin, plus récentes, sur certains aspects biologiques en particulier la reproduction (Tomaselli, 1955 et 1956; Pavan, 1950 et 1958).

Ces trois types de classifications basées chacune sur un seul aspect de la vie dans le domaine souterrain, sont valables mais aussi théoriques. La classification de Schiner, pouvant contenir celle de Schiodte, on peut donc tenir compte de deux classifications : l'une écologique, basée surtout sur l'habitat, l'autre biologique basée sur la reproduction et les développements embryonnaire et postembryonnaire.

Pour les Collembolés, nous adoptons donc la classification de Schiner, modifiée par Racovitza en troglobies, troglaphiles et troglaxènes. Nous faisons néanmoins les remarques suivantes :

S'il est assez aisé de distinguer les troglobies des deux autres groupes, il n'en est pas de même pour la différenciation entre troglaphiles et troglaxènes. En effet, les Collembolés pouvant pratiquement se reproduire dans tous les milieux, il est difficile de déceler un troglaxène, sauf peut être dans le cas où une espèce a été trouvée en un seul spécimen et une seule fois dans une grotte alors qu'elle est très abondante dans d'autres biotopes. Sauf réserves, nous ne distinguerons donc que des troglobies et des troglaphiles définis comme suit :

- Troglobies : formes strictement inféodées aux grottes;
- Troglaphiles : formes fréquentant les grottes, s'y reproduisant, mais se reconstruant également du dehors. Nous inclurons dans cette catégorie les guano-

bies : formes vivant dans les grottes, quasi-exclusivement dans le guano de Chauve-souris et qui sont, pour la plupart, aussi des pholéophiles (formes commensales vivant de préférence dans les terriers).

Il est certain qu'une connaissance précise de la biologie des espèces nous aiderait à confirmer leur place au sein de cette classification. Malheureusement, nos connaissances dans ce domaine sont réduites à quelques rares exemples.

Chez les Collemboles, la morphologie, contrairement à ce que pensent certains auteurs, ne nous permet pas la distinction entre les troglobies et les autres. En effet, dans ce groupe, la morphologie des espèces vivant dans le sol (euédaphiques) et celle des espèces troglobies sont souvent semblables. Elle est caractérisée par une dépigmentation et par une réduction du nombre de cornéules, réduction allant parfois jusqu'à l'anophtalmie. Ces deux caractères sont donc, si l'on veut, nécessaires mais non suffisants pour différencier une espèce troglobie.

Pour l'établissement de cet inventaire, nous nous sommes donc basés sur la présence d'une espèce exclusivement dans les grottes (troglobie) ou sa présence dans les grottes et au dehors (troglophile).

Il est certain, qu'au fur et à mesure que l'on découvre en dehors des grottes, des espèces signalées ici comme troglobies, la liste des troglophiles s'allonge au dépens de celle des troglobies. Cette même liste s'allonge également quand on découvre dans les grottes les espèces connues à l'heure actuelle uniquement en dehors des grottes.

Nous sommes conscients que cet inventaire ne peut donc être ni précis ni définitif; mais vu nos connaissances très fragmentaires de la biologie des espèces « cavernicoles », il nous semble que cette manière de procéder est la seule permettant, au moins provisoirement, de fixer une place, en ce qui concerne le domaine cavernicol, aux espèces de Collemboles.

Après un bref rappel historique des travaux consacrés aux Collemboles « cavernicoles » d'Europe, nous donnerons la liste, famille par famille, des espèces troglobies et troglophiles.

HISTORIQUE

Dans sa « faune cavernicole de la France » Jeannel en 1926, se basant sur les travaux de Denis (1923 et 1924) et de Willem (1902), dénombre 28 espèces « cavernicoles » pour la France et la Belgique dont 5 troglobies : *Folsomia candida*, *Pseudosinella virei*, *P. vandeli*, *P. cavernarum* et *P. sollaudi*.

En 1931, Bonet, dans son travail de synthèse : « Estudios sobre colémbolos cavernicolos con especial referencia a los de la fauna española » recense la liste mondiale des Collemboles « cavernicoles » avec 67 espèces troglobies, 18 troglophiles et 70 troglaxènes.

Jeannel dans son ouvrage : « Les fossiles vivants des cavernes » (1945) et Vandel dans « Biospéologie — la biologie des animaux cavernicoles » (1964), résument les principaux caractères des Collemboles « cavernicoles ».

Dans sa faune d'Europe des Collemboles, Gisin, 1960, indique sommairement l'habitat de chaque espèce. Sur 844 espèces connues à l'époque, près de 20 % sont « cavernicoles » (14,5 % trouvées exclusivement dans les grottes).

INVENTAIRE DES ESPÈCES

A – Poduromorphes

Il existe dans cette section 4 familles : Poduridae, Onychiuridae, Hypogastruridae et Neanuridae.

L'unique espèce de la famille des Poduridae, *Podura aquatica* L., 1758, est aquatique et n'existe pas dans les grottes.

O n y c h i u r i d a e :

Animaux toujours dépigmentés (à l'exception du genre *Tetrodontophora*), dépourvus d'yeux, caractérisés par la présence : d'organes spéciaux appelés pseudocelles, et de papilles protectrices sur l'organe antennaire III.

Espèces connues actuellement en Europe = 225, (152 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 94, soit 41,78 %, (33,5 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 53, soit 23,56 %, (23 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 41, soit 18,22 %, (10,5 % en 1960 Gisin).

T r o g l o b i e s :

Les espèces troglobies appartiennent toutes au genre *Onychiurus* Gervais, 1841. Les pays d'Europe dans lesquelles elles ont été trouvées sont : la Suisse (9 espèces), l'Italie (8), l'Autriche (8), la Roumanie (7), la France (6), la Yougoslavie (6), la Bulgarie (3), la Hongrie (3), l'Espagne (2), le Portugal (1), la Belgique (1), l'Allemagne (1), la Tchécoslovaquie (1), la Pologne (1) et l'Algérie (1).

La méconnaissance quasiment totale de grottes de vastes régions d'Europe*), et la connaissance très partielle des Collemboles de surface de ces régions nous empêchent d'effectuer des synthèses biogéographiques. Le tab. 1 composé pour le genre *Onychiurus* nous permet néanmoins de faire les remarques suivantes :

Aucune espèce d'*Onychiurus* n'est encore connue des grottes de la Russie.

C'est en Suisse qu'on a trouvé le plus grand nombre d'*Onychiurus* troglobies : 9 espèces. Est-ce réellement les grottes de ce pays qui hébergent le plus grand nombre d'*Onychiurus*, ou est-ce tout simplement la présence d'un spécialiste comme Gisin en Suisse qui expliquerait cette abondance. C'est là tout le problème de la biogéographie et de la répartition des groupes insuffisamment connus.

T r o g l o p h i l e s :

Sur les 41 espèces troglaphiles :

38 appartiennent au genre *Onychiurus* Gervais, 1841, soit 92,68 %,

*) Dans ce travail, nous avons inclus à la faune d'Europe, celle du Maghreb, de la Libye, de la Turquie et du Liban. La partie européenne de l'Union Soviétique s'arrête, dans ce travail, au Caucase et à la Volga. Notre intention étant de rester conformes à la faune d'Europe de Gisin (1960) que nous considérons comme ouvrage de base.

2 appartiennent au genre *Tullbergia* Lubbock, 1876, soit 4,88 %,
 1 appartient au genre *Tetrodontophora* Reuter, 1882, soit 2,44 %.
 Les espèces troglaphiles sont :

Tab. I	Portugal	Espagne	France	Belgique	Suisse	Allemagne	Italie	Autriche	Yougoslavie	Hongrie	Č.S.S.R.	Pologne	Bulgarie	Roumanie	Algérie
<i>O. confugiens</i> Gama, 1962	2														
<i>O. boneti</i> Gisin, 1953		3													
<i>O. paranemoratus</i> Selga, 1962		1													
<i>O. cebennarius</i> Gisin, 1956			2												
<i>O. ortus</i> Denis, 1935			1												
<i>O. antheuilli</i> Denis, 1935			1												
<i>O. cavernicolus</i> Stach, 1934			1					3							
<i>O. penetrans</i> Gisin, 1952			1												
<i>O. insinuans</i> Gisin, 1952			1												
<i>O. handschini</i> Denis, 1924			4		4										
<i>O. severini</i> Willem, 1902				6											
<i>O. inferni</i> Gisin, 1956					1										
<i>O. fistulosus</i> Gisin, 1956					11										
<i>O. cribrosus</i> Gisin, 1957					1										
<i>O. subcribrosus</i> Gisin, 1957					1										
<i>O. triparallatus</i> Gisin, 1960					1										
<i>O. populosus</i> Gisin, 1964					1										
<i>O. ambulans</i> (L.) Stach, 1934						10									
<i>O. franconianus</i> Gisin, 1961						2									
<i>O. bergamarius</i> Gisin, 1956							1								
<i>O. papillaeferus</i> Stach, 1946							1	1							
<i>O. canzianus</i> Stach, 1934							1		3						
<i>O. sipolae</i> Massera, 1949							1								
<i>O. lenticularius</i> Gisin, 1962							1								
<i>O. subcirculans</i> Gisin, 1962							1								
<i>O. ossarius</i> Gisin, 1964							1								
<i>O. defensarius</i> Gisin, 1964							1								
<i>O. vornatscheri</i> Stach, 1946								2					1		
<i>O. haybachae</i> Gisin, 1962								1							
<i>O. arminiarus</i> Gisin, 1961								1							
<i>O. austriarius</i> Gisin, 1962								1							
<i>O. trisylyvarius</i> Gisin, 1962								1							
<i>O. quadrisylyvarius</i> Gisin, 1962								1							
<i>O. anellii</i> Denis, 1938									1						
<i>O. boldorii</i> Denis, 1938									1					1	
<i>O. stachianus</i> Bagnall, 1939									1						
<i>O. giganteus</i> Absolon, 1900									1						
<i>O. stillicidii</i> (Schiodte, 1849) Stach, 1934									1						
<i>O. pseudosibiricus</i> Stach, 1954										1					
<i>O. kadici</i> Loksa, 1967										2					
<i>O. schönviszkyi</i> Loksa, 1967										1					
<i>O. kratochvili</i> Nosek, 1962											1				
<i>O. paxi</i> Stach, 1939												1			
<i>O. sensitivus</i> Handschin, 1928															
<i>O. beroni</i> Gruia, 1972															
<i>O. romanicus</i> Gruia, 1965															5
<i>O. closanicus</i> Gruia, 1965															18
<i>O. banaticus</i> Gruia, 1965															1
<i>O. orghidani</i> Gruia, 1967															1
<i>O. ancae</i> Gruia, 1971															7
<i>O. meziadicus</i> Gruia, 1972															1
<i>O. saccardy</i> Denis, 1935															1

Onychiurus schoetti (Lie Pettersen, 1896), Stach, 1947, *O. burmeisteri* Lubbock, 1873, *O. fimatus* Gisin, 1952, *O. armatus* (Tullberg, 1862), *O. alticola* Bagnall, 1935, *O. strasseri* Stach, 1934, *O. terricola* Kos, 1940, *O. variotuberculatus* Stach, 1934, *O. sibiricus* (Tullberg, 1876), *O. dissimulans* Gisin, 1952, *O. denisi* Stach, 1934, *O. argus* Denis, 1923, *O. ghidinii* Denis, 1938, *O. silvarius* Gisin, 1952, *O. imperfectus* Denis, 1938, *O. bureschi* Handschin, 1928, *O. granulatus* Stach, 1930, *O. minutus* Denis, 1932, *O. pseudogranulosus* Gisin, 1951, *O. subgranulosus* Gama, 1964, *O. rectopapilatus* Stach, 1933, *O. glebatus* Gisin, 1952, *O. rectospinatus* Stach, 1922, *O. circulans* Gisin, 1952, *O. fimetarius* L., 1766 sensu Denis, 1938, *O. postumicus* Bonet, 1931, *O. carpaticus* Stach, 1954, *O. paucituberculatus* Stach, 1930, *O. doinae* Gruia, 1972, *O. insubrarius* Gisin, 1952, *O. dunarius* Gisin, 1956, *O. prolatus* Gisin, 1956, *O. hategani* Gruia, 1971, *O. closanicus* Gruia, 1965, *O. austriacus* Butschek, 1948, *O. quadriocellatus* Gisin, 1947, *O. uliginatus* Gisin, 1952, *O. gisini* Haybach, 1960, *Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901), *T. duplex* Gama, 1962, *Tetrodontophora bielensis* (Waga, 1842).

La répartition générique des 94 espèces « cavernicoles » d'Onychiuridae s'établit de la manière suivante :

91 espèces dans le genre *Onychiurus*, soit 96,81 %,

2 espèces dans le genre *Tullbergia*, soit 2,13 %,

1 espèce dans le genre *Tetrodontophora*, soit 1,06 %.

Hypogastruridae :

Animaux souvent pigmentés en violet foncé, mais certaines espèces sont dépigmentées. De 8 + 8 à 0 + 0 cornéules. Caractérisés par l'absence de papilles protectrices à l'organe antennaire III et de pseudocelles. Pièces buccales de type broyeur.

Espèces connues en Europe = 151 (113 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 53, soit 35,10 % (24,77 % en 1960, Gisin).

Espèces troglobies = 14, soit 9,27 % (20,35 % en 1960, Gisin).

Espèces troglaphiles ou guanobies = 39, soit 25,82 % (4,42 % en 1960, Gisin).

Troglobies :

Sur les 14 espèces troglobies :

7 appartiennent au genre *Typhlogastrura* Bonet, 1930, soit 50 %,

3 appartiennent au genre *Pseudacherontides* Djanaschvili, 1971, soit 21,42 %,

2 appartiennent au genre *Mesachorutes* s. l. Absolon, 1900, soit 14,28 %,

1 appartient au genre *Acherontides* Bonet, 1945, soit 7,14 %,

1 appartient au genre *Schaefferia* Absolon, 1900, soit 7,14 %.

Les deux seuls genres troglobies sont *Typhlogastrura* Bonet, 1930 et *Pseudacherontides* Djanaschvili, 1971; les autres espèces troglobies appartiennent à des genres en général guanobies : *Acherontiella* Absolon, 1913, *Mesachorutes* Absolon, 1900 et *Mesogastrura* Bonet, 1930, et à un genre surtout euédaphique-troglaphile : *Schaefferia* Absolon, 1900.

Les pays d'Europe dans lesquels elles ont été trouvées sont : l'Italie (4 espèces), l'U.R.S.S. (3), la France (2), l'Espagne (2), la Suisse (1), l'Allemagne (1), l'Autriche (1), la Yougoslavie (1) et le Maroc (1).

Les espèces troglobies sont :

Acherontiella cavernicola Tarsia in Curia, 1941 — 1 grotte d'Italie*).

Mesachorutes cionii Denis, 1934 : 3 grottes d'Italie.*)

Mesogastrura boneti (Tarsia in Curia, 1941) — 2 grottes d'Italie — 1 grotte de France.*)

Schaefferia quadrioculata (Stach, 1939) — 3 grottes d'Allemagne — 1 grotte de France (Ardèche).**)

Pseudacherontides birsteini Djanaschvili, 1971 — grottes du Caucase, U.R.S.S.

Pseudacherontides trisetosus Djanaschvili, 1971 — grottes du Caucase, U.R.S.S.

Pseudacherontides zenkevitchi Djanaschvili, 1971 — grottes du Caucase, U.R.S.S.

Typhlogastrura atlantea (Gisin, 1952) — 2 grottes du Maroc.

Typhlogastrura balazuci Delamare, 1951 — 1 grotte de France (Ardèche).

Typhlogastrura breuili Thibaud, 1967 — 1 grotte d'Espagne.

Typhlogastrura mendizabali (Bonet, 1930) — 3 grottes d'Espagne.

Typhlogastrura spelicola (Gisin, 1964) — 1 grotte d'Autriche.

Typhlogastrura subterranea (Carl, 1906) — 2 grottes d'Italie, 3 grottes de Suisse.

Typhlogastrura topali (Loksa et Bogojevic, 1967) — 2 grottes de Yougoslavie.

T r o g l o p h i l e s :

Sur les 39 espèces troglaphiles ou guanobies :

16 appartiennent au genre *Hypogastrura* Bourlet, 1839, soit 41,02 %,

7 appartiennent au genre *Schaefferia* Absolon, 1900, soit 17,94 %,

5 appartiennent au genre *Acherontiella* Absolon, 1913, soit 12,82 %,

3 appartiennent au genre *Mesogastrura* Bonet, 1930, soit 7,70 %,

2 appartiennent au genre *Acherontides* Bonet, 1945, soit 5,13 %,

2 appartiennent au genre *Willemia* Börner, 1901, soit 5,13 %,

1 appartient au genre *Mesachorutes*, Absolon, 1900, soit 2,56 %,

1 appartient au genre *Schoettella* Schaeffer, 1896, soit 2,56 %,

1 appartient au genre *Triacanthella* Schaeffer, 1897, soit 2,56 %,

1 appartient au genre *Xenylla* Tullberg, 1869, soit 2,56 %.

Les espèces troglaphiles et guanobies sont :

*) Ces 3 espèces ont été décrites sans précision de substrat ; par ailleurs, les espèces Européennes de ces trois genres étant guanobies et (ou) endogées, nous les désignons comme troglaphies « douteuses ».

***) Les espèces européennes du genre *Schaefferia* sont troglaphiles et (ou) euédaphiques ; la biologie du genre commence à être bien connue et ne révèle pas de différences avec les espèces hémi- ou euédaphiques. Pour ces deux raisons nous considérons *S. quadrioculata* comme une troglaphie « douteuse ».

Acherontides spelaea (Ionesco, 1922), Bonet, 1946, *A. tanasachiae* (Gruia, 1969), *Acherontiella bougisi* Cassagnau et Delamare, 1955, *A. cassagnai* Thibaud, 1967, *A. onychiuriformis* Absolon, 1913, *A. variabilis* Delamare, 1948, *A. xenylliformis* Gisin, 1951, *Hypogastrura* (*Ceratophysella*) *armata* (Nicolet, 1841), *H. (C.) bengtssoni* (Ågren, 1904), *H. (C.) cavicola* (Börner, 1901), *H. (H.) crassaegranulata* (Stach, 1949), *H. (C.) denticulata* (Bagnall, 1941), *H. (C.) gibbosa* (Bagnall, 1940), *H. (C.) granulata* (Stach, 1949), *H. (C.) ionescui* (Börner, 1922), *H. (C.) luteospina* Stach, 1920, *H. (H.) purpurescens* (Lubbock, 1867), *H. (H.) ripperi* Gisin, 1952, *H. (C.) sigillata* (Uzel, 1891), *H. (H.) socialis* (Uzel, 1891), *H. (H.) tullbergi* (Schaeffer, 1900), *H. (H.) vernalis* (Carl, 1901), *H. (H.) viatica* (Tullberg, 1872), *Mesachorutes quadriocellatus* Absolon, 1900, *Mesogastrura coeca* Cassagnau, 1959, *M. libyca* (Caroli, 1914), *M. ojcoviensis* Stach, 1919, *Schaefferia coeca* (Cassagnau, 1959), *S. decemculata* (Stach, 1939), *S. emucronata* Absolon, 1900, *S. lindbergi* Gama, 1962, *S. pouadensis* Delamare, 1945, *S. sexoculata* (Gisin, 1947), *S. willemi* (Bonet, 1930), *Schoettella inermis* (Tullberg, 1871), *Triacanthella perfecta* Denis, 1926, *Willemia anophthalma* Börner, 1901, *W. buddenbrocki* Hüther, 1959, *Xenylla brevicauda* Tullberg, 1869.

La répartition générique des 53 espèces cavernicoles d'hypogastruridae s'établit de la manière suivante :

- 16 espèces dans le genre *Hypogastrura* Bourlet, 1839, soit 30,19 %,
- 8 espèces dans le genre *Schaefferia* Absolon, 1900, soit 15,09 %,
- 7 espèces dans le genre *Typhlogastrura* Bonet, 1930, soit 13,19 %,
- 6 espèces dans le genre *Acherontiella* Absolon, 1913, soit 11,32 %,
- 4 espèces dans le genre *Mesogastrura* Bonet, 1930, soit 7,54 %,
- 3 espèces dans le genre *Pseudacherontides* Djanaschvili, 1971, soit 5,66 %,
- 2 espèces dans le genre *Acherontides* Bonet, 1945, soit 3,77 %,
- 2 espèces dans le genre *Mesachorutes* Absolon, 1900, soit 3,77 %,
- 2 espèces dans le genre *Willemia* Börner, 1901, soit 3,77 %,
- 1 espèce dans le genre *Schoettella* Schaeffer, 1896, soit 1,89 %,
- 1 espèce dans le genre *Tricanthella* Schaeffer, 1897, soit 1,89 %,
- 1 espèce dans le genre *Xenylla* Tullberg, 1869, soit 1,89 %.

N e a n u r i d a e :

Animaux en général pigmentés en bleu, ou exceptionnellement en orange, pouvant perdre leur pigmentation. De 8 + 8 à 0 + 0 cornéules. Caractérisés, par rapport aux Hypogastruridae, par la modification des pièces buccales.

Espèces connues en Europe = 164 (128 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 15, soit 9,14 % (1,56 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 4, soit 2,43 % (0,78 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 11, soit 6,70 % (0,78 % en 1960 : Gisin).

T r o g l o b i e s :

Sur les 4 espèces troglobies :

2 appartiennent au genre *Neanura* MacGillivray, 1893, soit 50 %,

1 appartient au genre *Friesea* Dalla Torre, 1895, soit 25 %,

1 appartient au genre *Gisinea* Massoud, 1965, soit 25 %.

Les espèces troglobies sont :

Friesea troglaphila (Cassagnau, 1958) — 1 grotte de France (Ariège),

Gisinea delhezi Massoud, 1965 — 2 grottes de Belgique,
Neanura anophthalma Massoud et Thibaud, 1968 — 1 grotte de France
(Ardèche),

Neanura dudichi Loksa, 1967 — 1 grotte de Hongrie.

Il est à noter qu'à l'heure actuelle, nous connaissons un nombre très restreint de représentants de Neanuridae troglobies. En outre, la répartition des 4 espèces connues est également très localisée : 2 en France, 1 en Belgique et 1 en Hongrie.

T r o g l o p h i l e s :

Sur les 11 espèces troglaphiles :

5 appartiennent à l'ensemble *Neanura-Lathriopyga-Thaumanura*, soit 45,45 %,

2 appartiennent au genre *Anurida* Laboulbène, 1865, soit 18,18 %,

1 appartient au genre *Friesea* Dalla Torre, 1895, soit 9,09 %,

1 appartient au genre *Brachystomella* Agren, 1903, soit 9,09 %,

1 appartient au genre *Microgastrura* Stach, 1922, soit 0,09 %,

1 appartient au genre *Morulina* Börner, 1906, soit 9,09 %.

Les espèces troglaphiles sont :

Microgastrura duodecimoculata Stach, 1922, *Friesea duodecimoculata* Denis, 1926, *Brachystomella parvula* (Schaeffer, 1896), *Neanura muscorum* (Templeton, 1835), *Lathriopyga conjuncta* (Stach, 1926), *L. phlegraea* (Caroli, 1912), *L. sinistra* (Denis, 1935), *Thaumanura carolii* (Stach, 1920), *Morulina verrucosa* (Börner, 1903), *Anurida granulata* (Agrell, 1943), *A. granaria* (Nicolet, 1847).

La répartition générique des 15 espèces cavernicoles de Neanuridae s'établit de la manière suivante :

7 espèces dans les genres *Neanura-Lathriopyga-Thaumanura*, soit 46,66 %,

2 espèces dans le genre *Friesea*, soit 13,33 %,

2 espèces dans le genre *Anurida*, soit 13,33 %,

1 espèce dans le genre *Gisinea*, soit 6,66 %,

1 espèce dans le genre *Brachystomella*, soit 6,66 %,

1 espèce dans le genre *Microgastrura*, soit 6,66 %,

1 espèce dans le genre *Morulina*, soit 6,66 %.

B – Entomobryomorphes

En Europe, il existe dans cette section deux grands groupes : *Isotomidae* et *Entomobryidae*.

I s o t o m i d a e :

Animaux présentant une teinte en général foncée, parfois partiellement ou totalement dépigmentés et présentant de 8 + 8 à 0 + 0 cornéules.

Espèces connues en Europe = 258 (188 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 34, soit 13,17 % (2,12 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 3, soit 1,16 % (1,06 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 31, soit 12,01 % (1,06 % en 1960 : Gisin).

T r o g l o b i e s :

Sur les 3 espèces troglobies :

2 appartiennent au genre *Folsomia* soit 66,66 %,

1 appartient au genre *Isotomurus*, soit 33,33 %.

Les espèces troglobies sont :

Folsomia contrapunctata Xeneman, 1950 — 1 grotte d'Autriche et 1 grotte de Suisse.

Folsomia antricola Loksa, 1959 — 1 grotte de Hongrie.

Isotomurus subterraneus Stach, 1946 — 1 grotte de Yougoslavie.

Peu d'Isotomidae sont donc troglobies. Les 3 espèces connues sont de l'Europe centrale.

T r o g l o p h i l e s

Sur les 31 espèces troglaphiles :

9 appartiennent au genre *Isotoma* Bourlet, 1839, soit 29,03 %,

8 appartiennent au genre *Folsomia* Willem, 1902, soit 25,80 %,

4 appartiennent au genre *Proisotoma* Börner, 1901, soit 12,89 %,

2 appartiennent au genre *Cryptopygus* Willem, 1902, soit 6,45 %,

2 appartiennent au genre *Vertagopus* Börner, 1906, soit 6,45 %,

2 appartiennent au genre *Isotomurus* Börner, 1903, soit 6,45 %,

1 appartient au genre *Anurophorus* Nicolet, 1842, soit 3,22 %,

1 appartient au genre *Uzelia*, Absolon 1901, soit 3,22 %,

1 appartient au genre *Proctostephanus* Börner, 1902, soit 3,22 %,

1 appartient au genre *Isotomiella* Bagnall, 1939, soit 3,22 %.

Les espèces troglaphiles sont :

Anurophorus laricis Nicolet, 1842, *Uzelia setifera* Absolon, 1901, *Proctostephanus stuckeni* Börner, 1902, *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871), *P. minima* (Absolon, 1901), *P. gisini* Gama, 1964, *P. granulata* Stach, 1947, *Cryptopygus ponticus* (Stach, 1947), *C. bipunctatus* (Axelson, 1903), *Folsomia spinosa* Kseneman, 1936, *F. inoculata* Stach, 1947, *F. abchasica* Martynova, 1964, *F. candida* Willem, 1902, *F. listeri* Bagnall, 1939, *F. quadrioculata* (Tul., 1871), *F. multisetata* Stach, 1947, *F. fimetaria* (L., 1758), *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), *Vertagopus cinereus* Nic., 1841, *V. arboreus* (L., 1758), *Isotoma maritima* Tul., 1871, *I. violacea* Tullberg, 1876, *I. fennica*, Reuter, 1895, *I. nivalis* Carl, 1910, *I. olivacea* Tullberg, 1871, *I. notabilis* Schaeffer, 1896, *I. sensibilis* (Tullberg, 1876), *I. propingua* Axelson, 1902, *I. viridis* Bourlet, 1839, *Isotomurus palustris* (Müller, 1776), *I. alticolus* (Carl, 1899).

La répartition générique des 34 espèces cavernicoles d'Isotomidae s'établit de la manière suivante :

10 espèces dans le genre *Folsomia* Willem, 1902, soit 29,41 %,

9 espèces dans le genre *Isotoma* Bourlet, 1839, soit 26,47 %,

4 espèces dans le genre *Proisotoma* Börner, 1901, soit 11,76 %,

3 espèces dans le genre *Isotomurus* Börner, 1903, soit 8,82 %,

2 espèces dans le genre *Cryptopygus* Willem, 1902, soit 5,88 %,

2 espèces dans le genre *Vertagopus* Börner, 1906, soit 5,88 %,

- 1 espèce dans le genre *Anurophorus* Nicolet, 1842, soit 2,94 ‰,
- 1 espèce dans le genre *Uzelia* Absolon, 1901, soit 2,94 ‰,
- 1 espèce dans le genre *Proctostephanus* Börner, 1902, soit 2,94 ‰,
- 1 espèce dans le genre *Isotomiella* Bagnall, 1939, soit 2,94 ‰.

E n t o m o b r y i d a e :

Animaux présentant une teinte en général foncée, parfois partiellement ou totalement dépigmentés, et présentant de 8 + 8 à 0 + 0 cornéules; avec ou sans écaille; furca toujours très développée.

Espèces connues en Europe = 253 (151 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 153, soit 60,47 ‰ (39,06 ‰ en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 97, soit 38,33 ‰ (30,46 ‰ en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 56, soit 22,13 ‰ (8,60 ‰ en 1960 : Gisin).

T r o g l o b i e s :

Sur les 97 espèces troglobies :

69 appartiennent au genre *Pseudosinella* Schaeffer, 1900, soit 70,40 ‰,

8 appartiennent au genre *Troglopedetes* Absolon, 1907, soit 8,16 ‰,

6 appartiennent au genre *Oncopodura* Carl et Lebedinsky, 1905, soit 6,12 ‰,

6 appartiennent au genre *Tomocerus* Nicolet, 1841, soit 6,12 ‰,

4 appartiennent au genre *Verhoeffiella* Absolon, 1900, soit 4,08 ‰,

2 appartiennent au genre *Tritomurus* Frauenfeld, 1854, soit 2,04 ‰,

1 appartient au genre *Orchesella* Templeton, 1835, soit 1,02 ‰,

1 appartient au genre *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839, soit 1,02 ‰.

Les espèces troglobies sont :

Verhoeffiella absoloni Kseneman, 1937 — 1 grotte de Yougoslavie,

Verhoeffiella longicornis, Absolon, 1900 — grottes de Yougoslavie,

Verhoeffiella cavicola Absolon, 1900 — 1 grotte de Yougoslavie,

Verhoeffiella hispanica Bonet, 1931 — 2 grottes d'Espagne,

Orchesella maledicta Denis, 1931 — 1 grotte d'Italie,

Tomocerus vasconicus Bonet, 1928 — 1 grotte d'Espagne,

Tomocerus problematicus Cassagnau, 1964 — 3 grottes de France,

Tomocerus catalanus Denis, 1924 — grottes de France — grottes d'Espagne

Tomocerus christianseni Stomp, 1965 — 1 grotte de Yougoslavie,

Tomocerus baschkiricus Skorikow, 1900 — 1 grotte de Russie — 3 grottes de Roumanie,

Tomocerus unidentatus Börner, 1902 — grottes de Yougoslavie — grottes d'Allemagne, grottes de France, 3 grottes de Suisse — 1 grotte d'Italie,

Tritomurus falcifer Cassagnau, 1958 — 2 grottes de France,

Tritomurus scutellatus Frauenfeld, 1854 — grottes de Yougoslavie,

Troglopedetes pallidus Absolon, 1907 — 2 grottes de Yougoslavie,

Troglopedetes absoloni Bonet, 1931 — 1 grotte d'Espagne,

Troglopedetes cavernicola Delamare, 1944 — 4 grottes du Portugal,

Troglopedetes machadoi Delamare, 1946 — 3 grottes du Portugal,

Troglopedetes ruffoi Delamare, 1951 — 1 grotte d'Italie,
Troglopedetes vandeli Cassagnau et Delamare, 1955 — 1 grotte du Liban,
Troglopedetes orientalis Cassagnau et Delamare, 1955 — 5 grottes du Liban,
Troglopedetes canis Christiansen, 1957 — 1 grotte du Liban,
Oncopodura yugoslavica Absolon et Kseneman, 1932 — grottes de Yougoslavie,

Oncopodura cavernarum Stach, 1934 — grottes de Yougoslavie,
Oncopodura occidentalis Bonet, 1931 — 2 grottes d'Espagne,
Oncopodura hamata Carl et Lebedinsky, 1905 — 1 grotte de Russie,
Oncopodura tricuspidata Cassagnau, 1964 — grottes de France,
Oncopodura egerszogensis Loksa, 1961 — 1 grotte de Hongrie,
Lepidocyrtus pseudosinelloides Gisin, 1967 — 1 grotte d'Espagne.

Pour le genre *Pseudosinella*, voir le tab. 2.

Plusieurs remarques s'imposent :

Deux genres sont intégralement troglobies, ce sont : *Verhoeffiella*, contenant 4 espèces, et *Tritomurus* avec 2 espèces en Europe.

Le genre *Orchesella* ayant, comme nous allons le voir plus loin, plusieurs espèces troglaphiles, n'a qu'une seule espèce troglobie.

Le genre *Entomobrya*, comme *Orchesella* possède plusieurs espèces troglaphiles, mais ne comporte aucun représentant troglobie.

Le genre *Lepidocyrtus* n'a qu'un seul représentant troglobie, et présente peu de troglaphiles, alors que *Pseudosinella*, qui probablement est issu de lui, comporte 69 espèces troglobies et 10 troglaphiles.

Les espèces troglobies du genre *Pseudosinella* ont été trouvées en France (35 espèces), Espagne (22), Suisse (4), Italie (4), Yougoslavie (4), Autriche (3), Hongrie (1), Roumanie (1), Bulgarie (1), Luxembourg (1), Maroc (1) et Angleterre (1).

9 de ces espèces ont été trouvées dans deux pays, les autres ont été récoltées une ou plusieurs fois, mais dans un seul pays.

T r o g l o p h i l e s :

Sur les 56 espèces troglaphiles :

- 11 appartiennent au genre *Orchesella* Templeton, 1835, soit 19,64 %,
- 10 appartiennent au genre *Pseudosinella* Schaeffer, 1897, soit 17,85 %,
- 9 appartiennent au genre *Entomobrya* Rondani, 1861, soit 16,07 %,
- 7 appartiennent au genre *Tomocerus* Nicolet, 1841, soit 12,50 %,
- 5 appartiennent au genre *Heteromurus* Wankel, 1860, soit 8,92 %,
- 5 appartiennent au genre *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839, soit 8,92 %,
- 3 appartiennent au genre *Willowsia* Shoebottom, 1917, soit 5,35 %,
- 2 appartiennent au genre *Oncopodura* Carl et Lebedinsky, 1905, soit 3,57 %,
- 2 appartiennent au genre *Cyphoderus* Nicolet, 1941, soit 3,57 %,
- 1 appartient au genre *Sinella* Brook, 1882, soit 1,78 %,
- 1 appartient au genre *Seira* Lubbock, 1869, soit 1,78 %.

Les espèces troglaphiles sont :

Sinella coeca (Schött, 1896), *Willowsia buski* (Lubbock, 1869), *W. nigromaculata* (Lubbock, 1873), *W. platani* (Nicolet, 1841), *Entomobrya nivalis* (L., 1758), *E. muscorum* (Nicolet, 1841), *E. arborea* (Tullberg, 1871), *E. puncteola* Uzel, 1891, *E. marginata* (Tullberg, 1871),

Tab. II.	Espagne	France	Suisse	Luxembourg	Italie	Autriche	Yougoslavie	Hongrie	Bulgarie	Roumanie	Angleterre	Maroc
<i>P. subvirei</i> Bonet, 1931	2											
<i>P. inflata</i> Bonet, 1931	1											
<i>P. tarraconensis</i> Bonet, 1929	nb.	1										
<i>P. unguiculata</i> Bonet, 1929	1											
<i>P. subterranea</i> Bonet, 1929	4											
<i>P. stygia</i> Bonet, 1931	1											
<i>P. pieltani</i> Bonet, 1929	4											
<i>P. antennata</i> Bonet, 1929	nb.											
<i>P. pyrenaea</i> Bonet, 1931	5											
<i>P. superduodecima</i> Gisin et Gama, 1970	1	nb.										
<i>P. infrequens</i> Gisin et Gama, 1969	1											
<i>P. barcelonensis</i> Gisin et Gama, 1969	1											
<i>P. subinflata</i> Gisin et Gama, 1969	1	3										
<i>P. centralis</i> Gisin et Gama, 1969	3											
<i>P. encrusae</i> Gisin et Gama, 1969	1											
<i>P. huescensis</i> Gisin et Gama, 1969	1											
<i>P. goughi</i> Gisin et Gama, 1972	1											
<i>P. superoculata</i> Gisin et Gama, 1972	1											
<i>P. substygia</i> Gisin et Gama, 1969	5											
<i>P. decepta</i> Gisin et Gama, 1969	2											
<i>P. intemerata</i> Gisin et Gama, 1969	1											
<i>P. duodecimoculata</i> Bonet, 1931	nb.	nb.										
<i>P. ocelata</i> Absolon, 1901		1										
<i>P. gineti</i> Cassagnau, 1955		1										
<i>P. vandeli</i> Denis, 1923		nb.	nb.									
<i>P. denisi</i> Gisin, 1954		2										
<i>P. cavernarum</i> (Moniez, 1893)		nb.										
<i>P. sollaudi</i> Denis, 1924		nb.										
<i>P. aspinata</i> Cassagnau, 1955		5										
<i>P. truncata</i> Cassagnau, 1955		3										
<i>P. vertamicoriensis</i> Gisin, 1963		4										
<i>P. carthusiana</i> Gisin, 1963		1										
<i>P. subduodecima</i> Gisin et Gama, 1970		2										
<i>P. subefficiens</i> Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. virei</i> Absolon, 1901		nb.										
<i>P. subdobati</i> Gisin et Gama, 1970		2		1								
<i>P. caladaïrensis</i> Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. lunaris</i> Gisin et Gama, 1970		2										
<i>P. stompi</i> Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. octophthalma</i> Gisin et Gama, 1970		2										
<i>P. astronomica</i> Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. impediens</i> Gisin et Gama, 1969		2										
<i>P. balazuci</i> Gisin et Gama, 1969		2										
<i>P. oxybarensis</i> Gisin et Gama, 1969		4										
<i>P. melatensis</i> Gisin et Gama, 1969		1										
<i>P. ksenemani</i> Gisin, 1944, Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. cassagnai</i> Gisin et Gama, 1970		1										
<i>P. dobati</i> Gisin, 1965		3										5
<i>P. delhezi</i> Stomp, 1971		1										
<i>P. dodecopsis</i> Gisin et Gama, 1969		nb.										
<i>P. dodecophthalma</i> Gisin et Gama, 1969		2										
<i>P. theodoridesi</i> Gisin et Gama, 1969		nb.										
<i>P. efficiens</i> Gisin et Gama, 1969		3										
<i>P. infernalis</i> Gisin, 1964			2									
<i>P. aneri</i> Gisin, 1964			1									
<i>P. insubrica</i> Gisin et Gama, 1969			nb.		2							
<i>P. concii</i> Gisin, 1950					1							
<i>P. feneriensis</i> Gisin, 1962					2							
<i>P. alpina</i> Gisin, 1950 (Gisin et Gama, 1970)					1							
<i>P. vornatscheri</i> Gisin, 1964												
<i>P. salisburgiana</i> Gisin et Gama, 1969						4						
<i>P. duodecimocellata</i> Handschin, 1928						2						
<i>P. problematica</i> Gisin et Gama, 1971						nb.				nb.		
<i>P. jeanneli</i> Gisin et Gama, 1971							1					
<i>P. dallaii</i> Gisin et Gama, 1970							1					
<i>P. joupami</i> Denis, 1933							1					
<i>P. heteromurina</i> Stach, 1930								1				
<i>P. racovitzai</i> Gisin et Gama, 1971										2		
<i>P. strinatii</i> Gisin, 1951												2

E. nicoleti (Lubbock, 1867), *E. lanuginosa* (Nicolet, 1841), *E. purpurascens* (Packard, 1873), *E. pazaristei* Denis, 1936, *Seira domestica* (Nicolet, 1841), *Lepidocyrtus curvicolis* Bourlet, 1839, *L. lanuginosus* (Gmelin, 1788), *L. cyaneus* Tullberg, 1871, *L. fimetarius* Gisin, 1964, *L. paradoxus* Uzel, 1890, *Pseudosinella duodecimpunctata* Denis, 1931, *P. alba* (Packard, 1873), *P. fallax* Börner, 1903, *P. sexoculata* Schott, 1902, *P. wahlgreni* (Börner, 1907), *P. monoculata* Denis, 1938, *P. suboculata* Bonet, 1931, *P. decipiens* Denis, 1924, *P. immaculata* (Lee-Petersen, 1896), *P. octopunctata* Börner, 1901, *Orchesella quinquefasciata* (Bourlet, 1843), *O. alticola* Uzel, 1890, *O. cincta* (L., 1758), *O. pseudobifasciata* Stach, 1960, *O. devergans* Handschin, 1924, *O. flavescens* (Bourlet, 1839), *O. pontica* (Ionesco, 1915) Stach, 1960, *O. orientalis* Stach, 1960, *O. balcanica* Stach, 1960, *O. maculosa* Ionesco, 1915, *O. carpatica* Ionesco, 1915, *Tomocerus minor* (Lubbock, 1862), *T. terrestralis* (Stach, 1922), *T. vulgaris* (Tullberg, 1871), *T. baudoti* Denis, 1932; *T. longicornis* (Müller, 1776), *T. flavescens* (Tullberg, 1871), *T. minutus* Tullberg, 1876, *Heteromurus hexophthalmus* Denis, 1948, *H. nitidus* (Templeton, 1835), *H. sexoculatus* Brown, 1926, *H. major* (Moniez, 1889), *H. tetraphthalmus* Börner, 1903, *Oncopodura crassicornis* Shobotham, 1911, *O. reyersdorffensis* Stach, 1936, *Cyphoderus albinus* Nicolet, 1841, *C. bidenticulatus* (Parona, 1888).

La répartition générique des 153 espèces cavernicoles d'Entomobryidae s'établit de la manière suivante :

- 79 espèces dans le genre *Pseudosinella*, soit 51,63 %,
- 13 espèces dans le genre *Tomocerus*, soit 8,49 %,
- 12 espèces dans le genre *Orchesella*, soit 7,84 %.

D – Symphypleones

Animaux globuleux, en général pigmentés, perdant assez rarement leur pigment; 8 + 8 cornéules, assez rarement moins.

Espèces connues en Europe = 134 (105 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 27, soit 20,89 % (16,2 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 16, soit 11,94 % (14,3 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 12, soit 8,95 % (1,9 % en 1960 : Gisin).

T r o g l o b i e s :

Sur les 16 espèces troglobies :

13 appartiennent au genre *Arrhopalites*, soit 81,25 %,

2 appartiennent à la famille des *Dicyrtomidae*, soit 12,50 %,

1 appartient au genre *Pararrhopalites*, soit 6,25 %.

Les espèces troglobies sont :

Arrhopalites tenuis Stach, 1945 — 1 grotte d'Allemagne.

Arrhopalites aggtelekensis Stach, 1930 — 1 grotte de Hongrie.

Arrhopalites boneti Stach, 1945 — 5 grottes d'Espagne.

Arrhopalites giovannensis Cassagnau et Delamare, 1953 — 1 grotte de Sardaigne (Italie).

Arrhopalites subboneti Cassagnau et Delamare, 1953 — 1 grotte de France — 3 grottes de Roumanie.

Arrhopalites hungaricus Loksa, 1967 — 2 grottes de Hongrie.

9 espèces dans le genre *Entomobrya*, soit 5,88 %,

8 espèces dans le genre *Troglopedetes*, soit 5,23 %.

8 espèces dans le genre *Oncopodura*, soit 5,23 %,
6 espèces dans le genre *Lepidocyrtus*, soit 3,92 %,
5 espèces dans le genre *Heteromurus*, soit 3,27 %,
4 espèces dans le genre *Verhoeffiella*, soit 2,61 %,
3 espèces dans le genre *Willowsia*, soit 1,96 %,
2 espèces dans le genre *Tritomurus*, soit 1,30 %,
2 espèces dans le genre *Cyphoderus*, soit 1,30 %,
1 espèce dans le genre *Sinella*, soit 0,65 %,
1 espèce dans le genre *Seira*, soit 0,65 %.

C - Neelipleones

Animaux globuleux, de très petite taille, dépigmentés et anophtalmes.

Espèces connues en Europe = 6 (6 en 1960 : Gisin).

Espèces trouvées exclusivement dans les grottes ou dans le sol et dans les grottes = 3, soit 50 % (16,7 % en 1960 : Gisin).

Espèces troglobies = 0 (0 en 1960 : Gisin).

Espèces troglaphiles = 3, soit 50 % (16,7 % en 1960 : Gisin).

Les 3 espèces troglaphiles sont : *Neelus murinus* Folsom, 1896, *Megalothorax minimus* Willem, 1900 et *M. incertus*, Börner, 1903.

Arrhopalites furcatus Stach, 1945 — 1 grotte d'Espagne — 1 grotte de Hongrie.

Arrhopalites chopardi Cassagnau et Delamare, 1955 — 1 grotte du Liban.

Arrhopalites bifidus Stach, 1945 — 8 grottes d'Allemagne — 2 grottes de Russie.

Arrhopalites jeanneli Cassagnau et Delamare, 1955 — 1 grotte du Liban.

Arrhopalites longicornis Cassagnau et Delamare, 1953 — 2 grottes de France.

Arrhopalites postumicus Stach, 1945 — 1 grotte de Yougoslavie.

Arrhopalites canzianus Stach, 1945 — 1 grotte de Yougoslavie.

Pararrhopalites patrizii Cassagnau et Delamare, 1953 — 1 grotte de France — 2 grottes d'Italie — 1 grotte de Crète — 1 grotte d'Angleterre.

Dicyrtoma cavicola Cassagnau et Delamare, 1955 — 1 grotte du Liban.

Ptenothrix kuraschvelii Djanashvili, 1970 — 1 grotte de l'U.R.S.S. (Georgie).

Remarques :

Les espèces du genre *Arrhopalites*, qu'elles soient troglobies, troglaphiles ou édaphiques sont toutes partiellement ou totalement dépigmentées.

Les deux espèces de la famille des *Dicyrtomidae* ont une pigmentation dense, comparable à celle des espèces épigées. La présence d'ailleurs de ces espèces dans les grottes est surprenante. Nous signalons à toutes fins utiles que *D. cavicola* a été trouvée une seule fois et en un seul exemplaire.

T r o g l o p h i l e s :

Sur les 12 espèces troglaphiles :

6 appartiennent au genre *Arrhopalites* Börner, 1906, soit 50,00 %,

4 appartiennent aux genres *Dicyrtoma* Bourlet, 1842, ou *Dicyrtomina* Börner, 1903, soit 33,33 %,

1 appartient au genre *Sminthurus* Latreille, 1804, soit 8,33 %,

1 appartient au genre *Sphyrotheca* Börner, 1906, soit 8,33 %.

Les espèces troglaphiles sont :

Arrhopalites coecus (Tullberg, 1871), *A. serricus* Gisin, 1947, *A. ornatus* Stach, 1945, *A. pygmaeus* (Wankel, 1860), *A. principalis* Stach, 1945, *A. elegans* Cassagnau et Delamare, 1953, *Dicyrtoma atra* (L., 1758), *D. fusca* (Lucas, 1842), *D. setosa* (Krausbauer, 1898), *Dicyrtomina minuta* (O. Fabricius, 1783), *Sminthurus marginatus* Schott, 1893, *Sphyrotheca lubbocki* Tullberg, 1872.

La répartition générique des 28 espèces cavernicoles des Symphypléones s'établit de la manière suivante :

19 espèces dans le genre *Arrhopalites*, soit 67,89 %,

6 espèces dans la famille des *Dicyrtomidae*, soit 21,42 %,

1 espèce dans le genre *Pararrhopalites*, soit 3,57 %,

1 espèce dans le genre *Sminthurus*, soit 3,57 %,

1 espèce dans le genre *Sphyrotheca*, soit 3,57 %.

CONCLUSIONS

Cet inventaire, famille par famille, des Collemboles nous montre que dans ce groupe, la proportion des « cavernicoles » est assez importante (31,9 % des espèces), mais par contre, celle des troglobies est beaucoup plus réduite (15,7 %).

Nous avons recensé, en Mai 1973, 1192 espèces d'Europe (en 1960, Gisin en recensait 844).*) Sur ce nombre, 187 espèces peuvent être considérées comme troglobies (soit 15,7 %), et 193 espèces sont troglaphiles, y compris les guanobies (soit 16,2 %). D'après la faune d'Europe de Gisin nous avons trouvé qu'en 1960 il y avait 14,5 % d'espèces troglobies et seulement 4,7 % de troglaphiles-guanobies.

Ceci confirme l'hypothèse énoncée au début de ce travail à savoir, que le nombre des troglaphiles irait en augmentant. Par contre, nous pensons qu'au fur et à mesure que la biologie, l'écophysiologie et la biogéographie, seront mieux connues, le nombre des espèces troglobies ira en régressant.

Ainsi, certains genres comme : *Typhlogastrura*, *Pseudacherontides*, *Verhoeffiella*, *Tritomurus*, *Troglopedetes*, *Oncopodura*, *Pseudosinella* et *Arrhopalites*, en totalité ou en partie pour les 4 derniers, sont bien établis comme troglobies. Par contre, d'autres comme *Onychiurus*, et probablement *Tomocerus*, verraient leur nombre d'espèces troglobies diminuer.

*) Les espèces considérées par Gisin comme douteuses ou méconnaissables ne sont pas incluses dans cet inventaire.

RÉSUMÉ

La terme « cavernicoles » étant trop vague, nous nous proposons d'y apporter quelques précisions, en classant les Collemboles en troglaxènes, troglaphiles et troglabies. Nous redonnons la définition de ces termes.

Si dans certains groupes la classification est aisée, chez les Collemboles, à côté d'espèces troglabies ou épigées, il en existe un grand nombre, trouvées dans les grottes, désignées sous le nom de « cavernicoles » sans autres précisions. Nous essayons de placer ceux-ci, familles après familles, dans les catégories susnommées.

Pour les espèces dont la biologie et l'habitat exacts sont bien connus, cette classification est assez facile. Par contre, pour la plupart la biologie étant inconnue ou très mal connue, nous nous basons sur l'habitat, secondairement sur la morphologie. Il est en effet aléatoire, pour les Collemboles, de tenir uniquement compte des caractères morphologiques (cornéules et pigmentation) pour les classer. Les caractères biologiques, physiologiques et écologiques, beaucoup moins connus, sont plus significatifs.

Nous constatons enfin qu'il y a peu d'espèces troglabies dans ce groupe (15,7 %).

Z. Massoud, J. M. Thibaud

ESSAY OF EUROPEAN "CAVERNICOLOUS" COLLEMBOLA INSECTA'S CLASSIFICATION

SUMMARY

The word "cavernicolous" is so loose that we try to give some precision and to classify the Collembola in troglaxene, troglaphile and troglabie. We give again the definition of these words.

If in certain groups, the classification is easy, the Collembola present, beside the troglabic and epigeous species, a great number, found in the caves, and called cavernicolous without any more precision. We try to classify each family in one of the divisions given before.

For the species well known about biology and habitat, this classification is easy. But for many of them, the biology is unknown, so that we must care about the habitat and secondarily about the morphology. It seems very hazardous indeed to classify the Collembola only on the morphological characters (corneula and pigmentation). The biologic, physiologic and ecologic characters, which are nearly unknown, are more significant.

We notice at last that there is a few number of troglabic species in this group (15,7 %).

BIBLIOGRAPHIE

Nous ne citerons, pour les Collemboles, que les ouvrages généraux. Pour les autres travaux, nous renvoyons le lecteur au livre de A. Vandel (1964), où la bibliographie sur les animaux cavernicoles est complète.

BONET F., 1931 : Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española. Mem. Soc. Esp. Hist. Nat. XIX : 231—403.

JEANNEL R., 1926 : Faune cavernicole de la France. Encycl. Entomol. VII (Chevalier Ed.), 1—334.

— 1934 : Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, 6^o rd., 1946, 1—321.

- CASSAGNAU P., DELAMARE CL., 1953 : Les Arrhopalites et Pararrhopalites d'Europe. Notes Biospéléol., 133–147.
- GISIN H., 1960 : Collembolenfauna Europas. Genève, 1–312.
- GAMA M. da, 1969 : Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles. Rev. Suisse Zool. 76 : 143–181.
 - GAMA M. da, 1970 : Pseudosinella cavernicoles de France. Rev. Suisse Zool. 77 : 161–188.
 - GAMA M. da, 1972 : Pseudosinella cavernicoles d'Espagne. Rev. Suisse Zool. 79 : 261–278.
- MASSOUD Z., 1967 : Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. Biol. Am. Austr. III, C.N.R.S., 1–399.
- RACOVITZA E.-G., 1907 : Essai sur les problèmes biospéléologiques. Arch. Zool. Exp. Gén. IV° S, T, VI : 371–488.
- THIBAUD J.-M., 1970 : Biologie et écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. Mem. Mus.
- 1972 : Révision du genre Scharfferia Absolon, 1900 (Insectes, Collemboles). Ann. Spéléol. 27 : 363–394.
- VANDEL A., 1964 : Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris, 1–619.

Db 020

ON THE NATURE OF SOME ORGANIC COVERS ON THE CAVE-WALLS

Megušar F., Sket, B.
University of Ljubljana, Jugoslavia

Some kind of a cover on the cave walls that produces a silver and golden shining when illuminated by artificial light is known to slovenian speleologists for years. A closer look reveals a thin disconnected layer, supposed to be of organic nature in whitish or yellowish shades often bearing droplets on its surface. It is hard to expect such covers to be unique in the caves in Slovenia only, but since there is no published material concerning features like these — as far as we known it — we decided to look a bit closer at this natural cave phenomenon. However, it is stimulating to know, the light effect of the covers contributes also to the esthetic appeal of the cave.

The covers appear predominantly or even exclusively in the caves containing the sinking river. They can never be found along the river banks close to the stream itself but rather in the side channels where there is no direct contact with the streaming water. The temperature of such environments can vary what is not the case with the humidity that was always found high. There is never a trace of the daylight in such caves.

The covers are the most frequently found on the nude calcareous rocks but sometimes also on the dripstones and old clay deposits. The area bearing the structures varies from a very limited spot to the one measuring several square meters. So far we found the slightly inclined walls as the most favourite places for the covers to appear.

The material for a laboratory investigation was collected from the “Tiha jama” (Silent Cave), this is how a side-channel of Planinska jama near Planina is called. The sampling spot is in a distance of 280 m from the cave entrance and some 30 m above the riverbed. Some 50 m of the rock separates the channel from the surface. The walls are built of calcareous rocks. Several water streams are found during the rainy periods containing water well saturated with O₂ (almost 100 %), having an 8,5 to 9,5 dH, with very small amounts of organic matter. Further, BSB-5 is as high as 2 mg/l. There were also small amounts of mineral nitrogen in ionic forms found by employing the routine techniques. Besides organic residues of various origine spread off throughout the channel in smaller amounts there is no other visible energy material. The surface area of the covers in the side channel explored is rather limited giving an approximate figure of few m² in total. The features of similar appearance were also detected in the main corridor of the cave but in this case of a different colour shade.



Fig. 1. These lumps are easily detectable in the cover with approximately 1,5 mm along the longitudinal axys.

In a closer look (fig. 1) even macroscopically lumps are easily detectable in the cover with approximately 1,5 mm along the longitudinal axys. Not so infrequent bigger clusters are found composed by merged lumps. The lumps of clear yellow predominate, followed by white features that often tend to change into slight pink shades in some places. Grey-blue forms were also found. The yellow lumps are mostly of cylinder or sausage like forms with a diameter from 0,1—0,3 mm and with a rough surface. The lumps merged in bigger clusters are of brownish shade. In general, also the white lumps are of a similar shape, but often still thinner and also with a more pronounced tendency to form clusters. The surface of the forms appearing in a white colour is mostly smooth. The brief morfology as found under the binocular lens cannot be applied to all the covers observed. Intermediate types were often found but in no case they seem to be derived from the white or yellow forms. All the structures were found homogenic and hydrophobic as evidenced by droplets of water or may be an exudate on the very surface.

The extraction of the lumps in methanol, chloroform etc. revealed the organic nature of the lumps. It is also to mention that one very often finds some deteriorated rock material underneath the structures what would provide a glance on the lump — basic rock relationships.

My making stained smears and by utilizing a more powerful microscope to reveal some of the details within the structures not much is achieved. The lumps proved to be very deteriorable giving under the oil immersion a high number of small fragments of Y, rod shaped and also coccoid forms. The Y forms were found more frequent with the yellow and white lumps and the coccoid elements seem to be more characteristic with the grey-blue forms. The particles are predominantly Gram positive with an average diameter of 0,8 to 1,0 μm . In spite of lack of the more comprehensive evidence one might expect to have met an organism very closely resembling an actinomyces.

In an attempt to cultivate the lumps under the laboratory conditions a variety of microorganisms was isolated by employing the organotrophic substrates. By a repeated procedure the following isolates proved to be constantly present and are identical to the description of:

Bacteria:	Microfungi:
Bacillus subtilis	Penicillium sp.
Bacillus cereus var. myocides	Aspergillus sp.
Bacterium brevis	

Since the cultural characteristics of the above mentioned isolates in no way resemble the lumps even when cultivated on the media particularly utilized for the growth of actinomycetes they are supposed to be contaminants in more or less dormant forms of the lumps themselves or of their very surroundings. However, all of them are known as very common isolates from the soil.

The true identity of the lumps remains still uncertain. Might be a partial explanation of the features can be expected in further studying an further isolate that was also isolated from the lump structures and is somehow resembling the grey-blue lumps. A direct isolation from the lump gave in addition a mesophilic, aerobic, organotrophic organism, growing under the laboratory conditions in pink-grey colonies becoming white with the age and producing soluble brown and black pigments. Not taking in account small discrepancies with some of its biochemical characteristics we found the isolate identical to the description of *Proactinomyces polychromogenes*, Jensen, 1931. Further work will provide additional information on the relationship of such an isolate to the grey-blue lumps. Untill now all the attempts to recolonise the sterilized rock material incubated at 8 °C in humid chamber for several months failed. In spite of an unrevealed exact identity the lumps described in this communication provide enough evidence to be presented as macrocolonies of some actinomyces in pure or mixed cultures adapted or even bound to the particular cave environment, what is rather rare with a procariotic organism under natural conditions. However, even when people are not particularly interested in microbes the described lumps with their particular colour and droplets contribute a substantial part to the play of colours whenever the light enters the everdark cave world.

Db 021

DESCRIPTION D'UNE STATION DE MESOPHYLAX IMPUNCTATUS (INSECTES TRICOPTÈRES, LIMNEPHILIDAE) DU TASSILI N'AJJER (SAHARA ORIENTAL); REDESCRIPTION DE LA LARVE

Elvire Michalon

Biologie Souterraine, Université Claude-Bernard, Lyon, France

Le groupe de *Stenophylax* (Trichoptères, Limnephilidae) colonise principalement l'Europe centrale et occidentale (Schmid, 1955). Il renferme les seules espèces véritablement cavernicoles de Trichoptères (Schmid, 1957). Les conditions d'environnement indispensables à leur vie imaginaire sont celles des grottes et cavernes, ou du moins de « microbiotopes susceptibles de les héberger » (Bournaud, 1971). En effet, ils paraissent rechercher une obscurité à peu près totale, des températures voisines de 10 °C, une humidité atmosphérique toujours supérieure à 95 %. Or, ce sont ces mêmes Insectes qui ont été trouvés sur le plateau aride du Tassili, lors d'une expédition organisée en Avril 1973¹⁾.

Dans nos régions, les larves de Trichoptères cavernicoles peuplent les cours d'eau épigés proches des grottes. Le développement larvaire se déroule de Novembre à Mars-Avril (Bouvet, 1971); pendant cette période la température de l'eau avoisine 8 °C. Les températures des gueltas²⁾ du Tassili³⁾ N'Ajjer, où ont été récoltées les larves du groupe de *Stenophylax* peuvent atteindre 19 °C fin Mars. C'est pourquoi, étant donné ces différences importantes il a semblé intéressant d'étudier les Trichoptères vivant dans ce milieu.

Le Tassili N'Ajjer s'étend de la Lybie à la vallée de l'Oued Igharghar; sa largeur varie de 60 à 150 km et son altitude moyenne est de 1 200 m. Ce plateau est constitué de grès; curieusement découpées, les masses gréseuses peuvent prendre un aspect ruiniforme ou ressembler à des aiguilles ou à des champignons. Ce plateau est creusé de profonds canyons, très étroits, dont les perois peuvent atteindre 100 à 200 m de hauteur. Le Tassili possède quelques points d'eau : les gueltas qui peuvent mesurer de quelques mètres à une centaine de mètres de longueur. Le soleil provoque une évaporation intense de l'eau; aussi la surface de ces gueltas est-elle très variable suivant la période considérée. Le niveau est toujours plus haut en hiver où la chaleur est moins forte qu'en été même s'il

¹⁾ Je tiens à remercier Madame Y. Bouvet pour son aide à la préparation et sa participation à cette expédition ainsi que pour ses conseils donnés tout au long de l'étude de ce milieu inhabituel.

²⁾ Guelta signifie point d'eau permanent.

³⁾ En Touareg, le terme de Tassili est synonyme de plateau.

n'a pas plus entre temps (Lhote, 1955) : cette observation laisse supposer que ces points d'eau, accessibles à l'homme, sont en liaison avec une réserve d'eau souterraine.

La rareté de l'eau et les fortes températures⁴⁾ expliquent que la végétation soit présente plus particulièrement près des gueltas. L'arbuste le plus courant est le laurier rose (*Nerium oleander*). Il faut aussi citer, dans la région de Tamrit, un conifère de la famille des cyprès : *Cupressus dupreziana* qui constitue l'une des curiosités botaniques du Sahara. Ailleurs, la végétation est surtout caractérisée par des épineux bien adaptés à des périodes de sécheresse prolongées (parfois une dizaine d'années).

Les gueltas énumérées dans le tableau sont celles où les larves de Trichoptères ont été récoltées. Parmi les trois stations étudiées, la guelta de Tamrit s'enfonce dans une petite grotte qui évite une trop forte évaporation et où l'eau abondante maintient une température et une humidité favorables. C'est de loin la plus importante tant par son volume d'eau que par son peuplement. Les deux autres stations n'offrent pas de cavernes typiques pénétrables par l'homme; cependant, les collections d'eau toujours abritées très largement par la roche, reçoivent peu ou pas de lumière et les fissures nombreuses offrent un refuge de type cavernicole à l'adulte. Les larves de Trichoptères qui y vivent, associées à une faune d'Arthropodes, subissent des conditions de milieu fort différentes de celles supportées par les mêmes espèces en Europe. Il paraît intéressant de les examiner.

Tab. 1

Lieu Date Heure	température	pH	O ₂	CO ₂	Ca + Mg	Ca
	en °C		en ppm	en ppm	en ppm de CO ₃ Ca	en ppm de CO ₃ Ca
TAMRIT 7-4-73 17 h 05	eau : 12° sable : 12°5	5,9	5	20	130	110
SEFAR : 1 ^{re} guelta 8-4-73 16 h 15	eau : 11° sable : 11°	5,9	8,5	17,5	100	80
SEFAR : 3 ^e guelta 9-4-73 8 h 30	eau : 12°5 sable : 14°	5,7	2	32,5	150	120

⁴⁾ Le 4 Avril 1969 la température relevée au voisinage de la guelta de Tamrit (particulièrement bien protégée du soleil) était de 36 °C.

Le 5 Avril 1969 à 15 h, à Séfar, la température était de 42 °C.

T e m p é r a t u r e : Les trois gueltas étudiées en Avril 1973 ne présentent pas de grandes différences de température. Elle se situe autour de 12 °C (Tab. 1). La température prise dans le sable immergé sur lequel rampent les larves de Trichoptères est légèrement supérieure, surtout dans la troisième guelta de Séfar où elle atteint 14 °C. Cependant, il faut noter que ces températures sont relativement basses pour la saison; en règle générale, la température de l'eau, fin mars, varie de 18 à 22 °C suivant les gueltas⁵⁾).

N a t u r e d u s u b s t r a t : Toutes les larves ont été récoltées sur le fond sableux des gueltas. Il s'agit d'un sable très fin de couleur roux doré. Les larves l'utilisent pour l'élaboration de leur fourreau auquel la granulométrie homogène des matériaux donne un aspect très régulier.

O x y g è n e⁶⁾ : Aux dates des prélèvements indiqués sur le tableau, (1^{re} guelta de Séfar) et 5,9 (3^e guelta de Séfar et guelta de Tamrit). Ce pH très bas est sans doute dû en partie à la quantité importante de gaz carbonique (tab. 1)⁸⁾ contenu dans l'eau.

D u r e t é⁹⁾ : Si l'on considère la dureté totale (tableau) on se rend compte la quantité d'oxygène dissous est relativement importante surtout dans les gueltas de Tamrit et de Séfar (1^{re} guelta) bien qu'il s'agisse d'une eau stagnante; la dernière pluie est tombée sur le plateau en hiver 1970 : il n'y a donc eu aucun brassage mécanique qui aurait permis une réoxygénation de l'eau.

p H⁷⁾ : Toutes les eaux considérées ont un pH acide compris entre 5,7 que l'on reste dans les limites d'une « eau de bonne qualité » (150 mg/l) (Rodier, 1960). Cette appréciation est confirmée par l'examen du taux de magnésium en liaison avec la teneur de l'eau en sulfates (Tamrit : 20 ppm de Mg pour 8 de sulfates) qui indique une eau potable.

P r é s e n c e d e m a t i è r e s o r g a n i q u e s : Ni tests, ni dosages de matières organiques n'ont été faits. Cependant, il faut signaler la présence de brindilles plus ou moins décomposées flottant à la surface de l'eau. D'autre part, l'apport dû aux animaux domestiques (ânes, dromadaires) n'est pas négligeable (crottin, urine, bave, etc. . . .).

F a u n e a s o c i é e : Ces points d'eau sont un milieu privilégié par rapport à l'environnement immédiat où les températures extrêmes (−4 °C en hiver, +50 °C en été), la présence de roche et de sable surchauffés (parfois plus de 80 °C) constituent de rudes conditions d'existence pour la vie animale et végétale. Aussi, y trouve-t-on une faune relativement abondante composée essentiellement d'Arthropodes.

⁵⁾ Lors d'un second passage à la guelta de Tamrit, le 10 Avril 1973 à 16 h, on a pu constater une baisse du niveau de l'eau et une élévation sensible de la température (14 °C).

Cette même guelta, le 4 Avril 1969, présentait un niveau encore plus bas et une température de 19 °C.

⁶⁾, ⁸⁾ Les dosages ont été réalisés sur le terrain à l'aide de la malette Hach.

⁷⁾ Les mesures ont été faites sur le terrain à l'aide du papier pH Merck.

⁹⁾ Les dosages ont été réalisés au laboratoire à l'aide de la malette Hach.

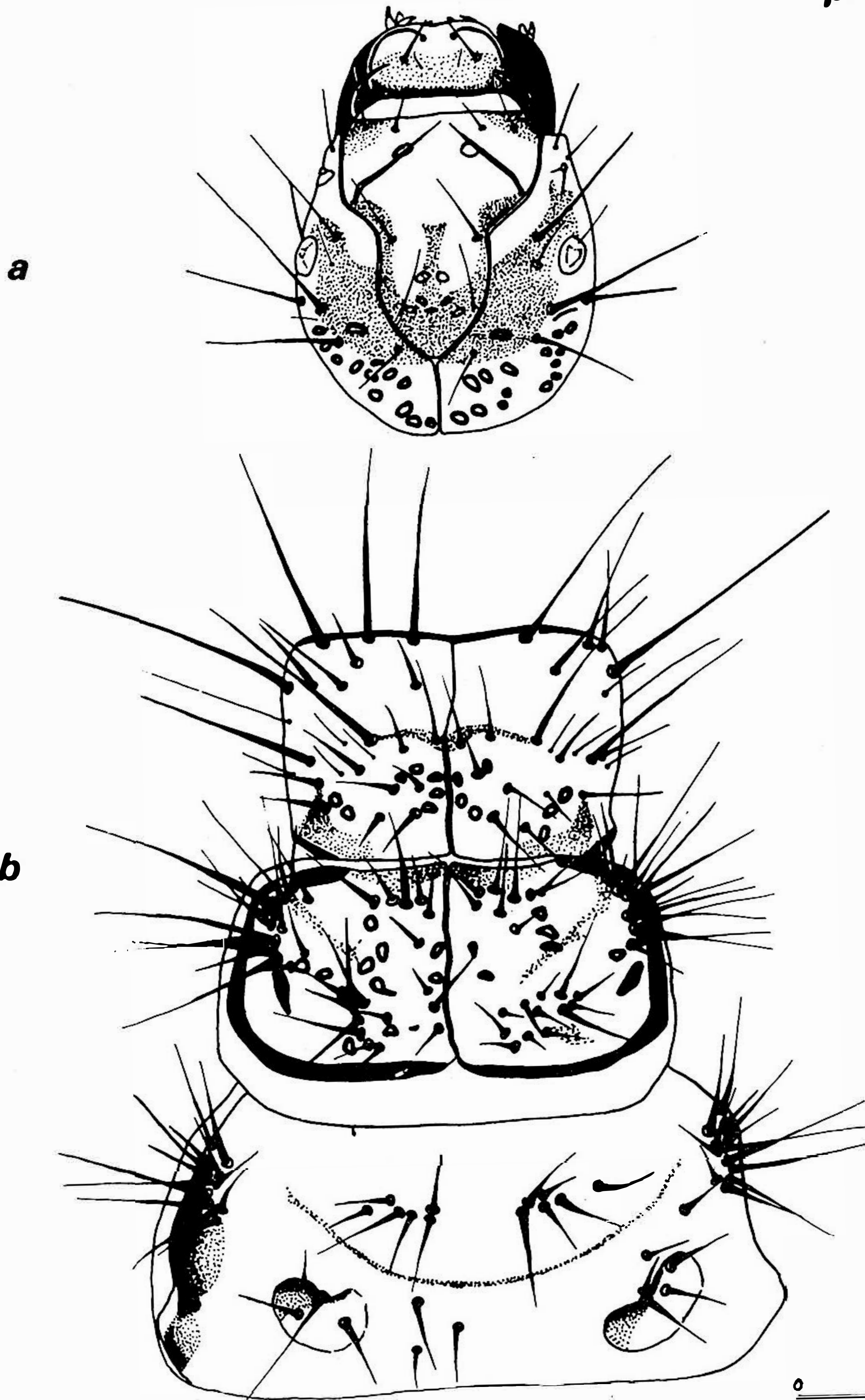
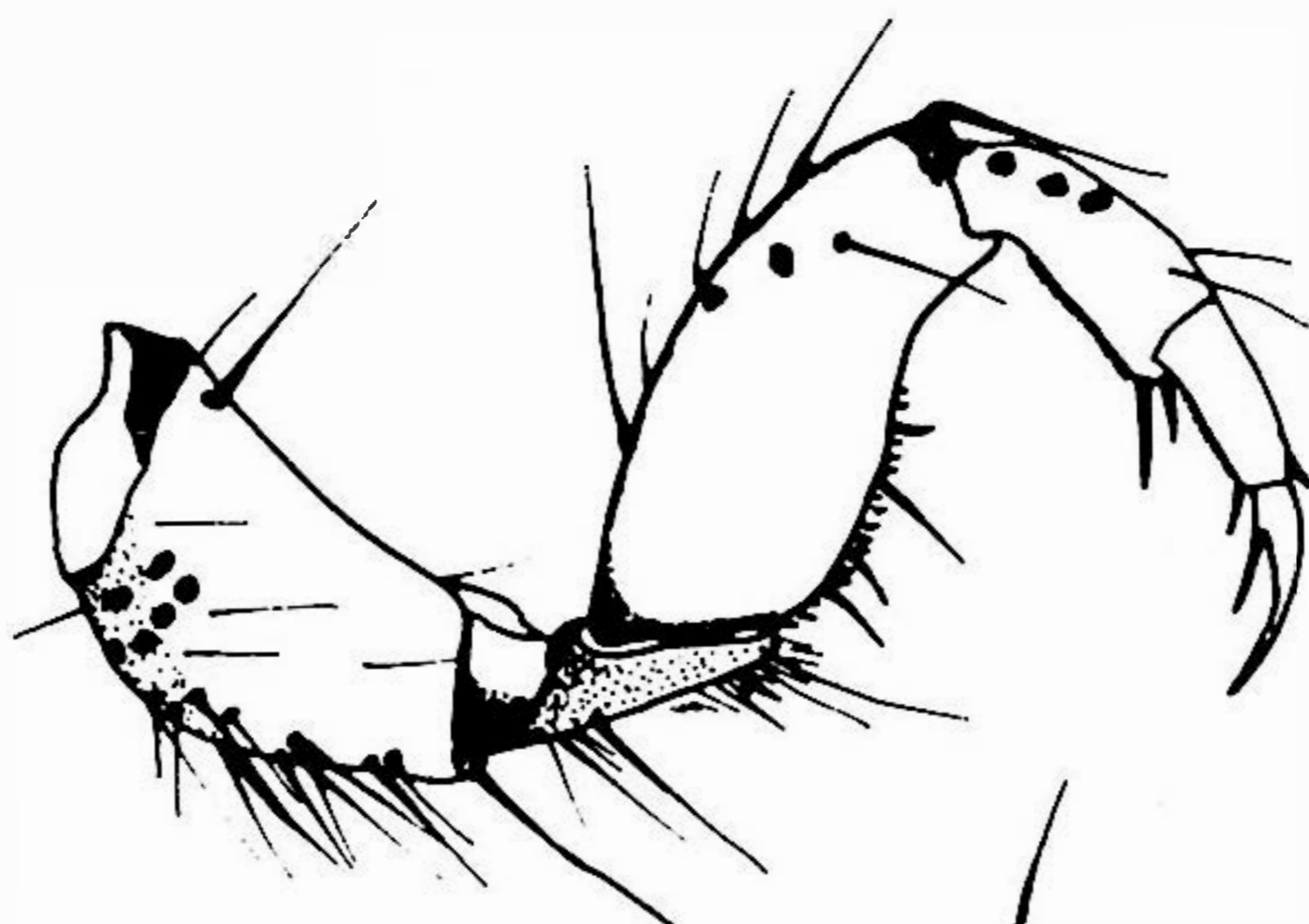
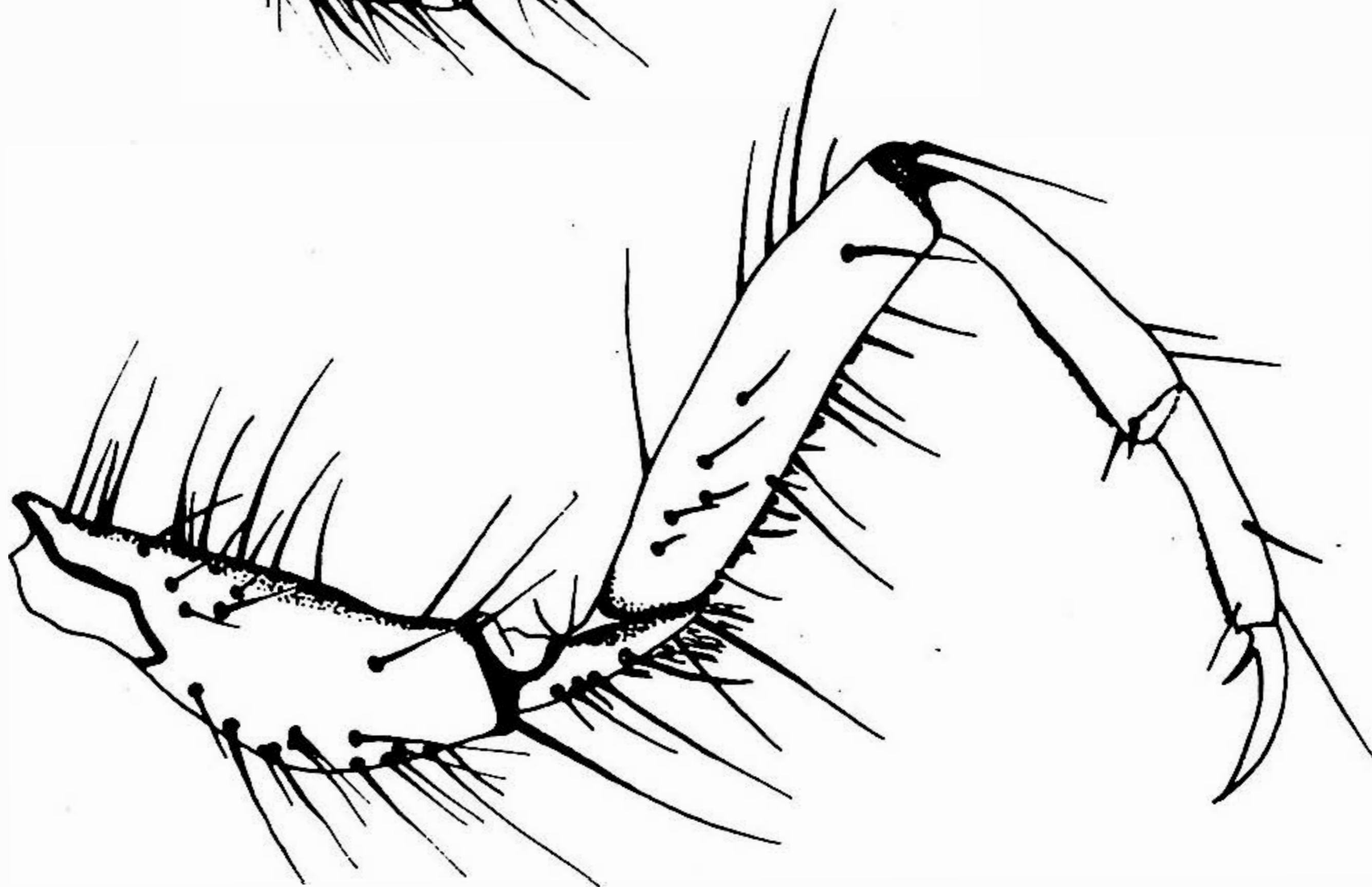


Fig. 1. Description d'une station de *Mesophylax impunctatus* du Tassili N'Ajjer; redescription de la larve (par Elvire Michalon).

a



b



c

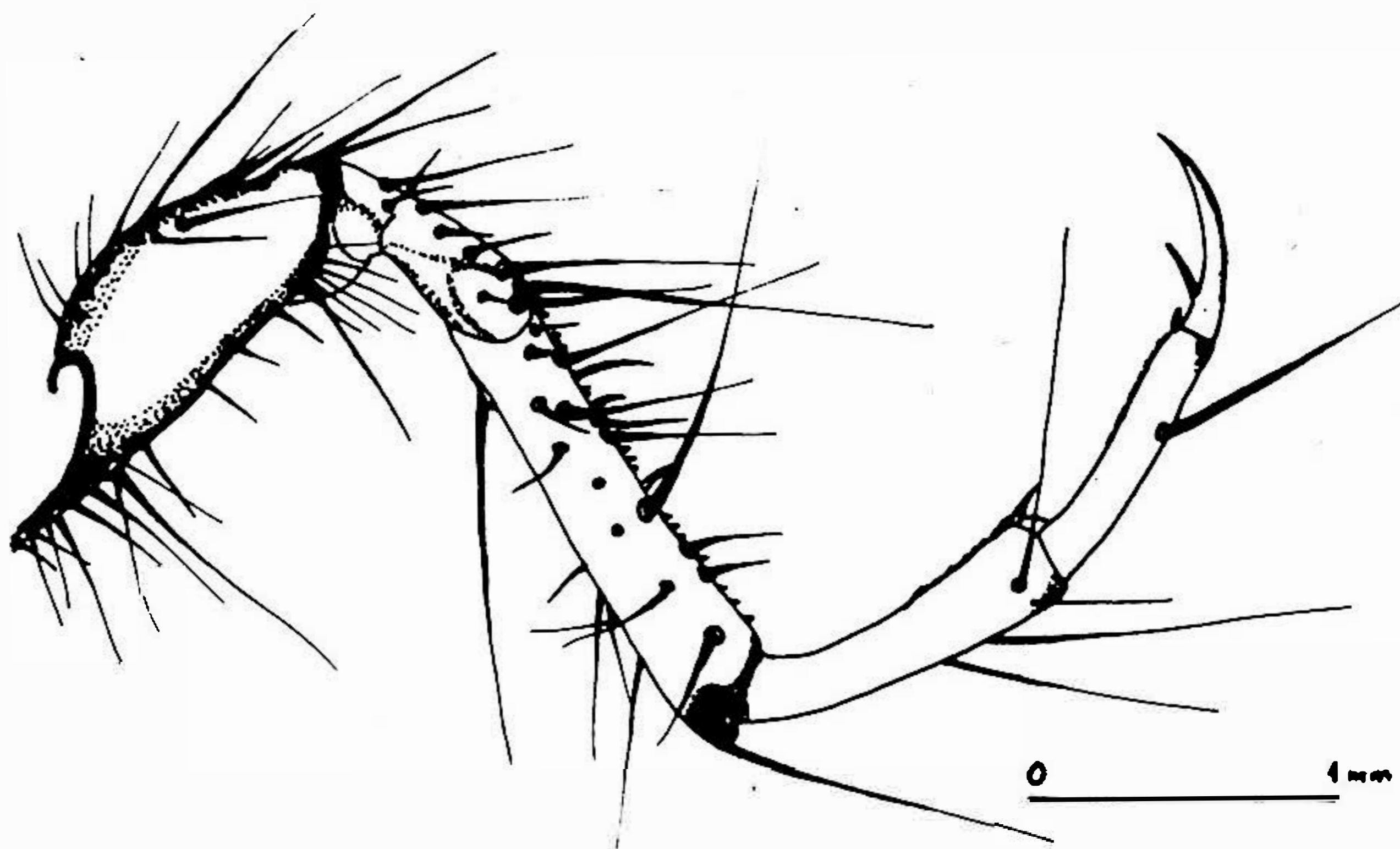


Fig. 2. Description d'une station de *Mesophylax impunctatus* du Tassili N'Ajjer ; redescription de la larve (par Elvire Michalon).

G u e l t a d e T a m r i t : Mollusques Gastéropodes Pulmonés; Arthropodes Arachnides (Acariens), Crustacés (Phyllopoies, Ostracodes, Cladocères, Copépodes), Insectes (larves d'Ephémères, de Nématocères, d'Hémiptères Corixidae, de Trichoptères, adultes de Dytiscidae, d'Hydrophilidae, de Corixidae).

G u e l t a d e S é f a r : Némathelminthes; Annélides; Mollusques; Arthropodes Insectes (Gyrinidae, Dytiscidae, larves d'Ephémères, de Nématocères), Crustacés (Phyllopoies, Ostracodes, Cladocères, Copépodes).

CONCLUSION

Les températures relativement hautes, la teneur élevée en gaz carbonique, la vie en eau stagnante et le substrat différent de celui des ruisseaux d'Europe font de ces gueltas des habitats bien différents des biotopes habituels des larves de Trichoptères en région tempérée. On rencontre cependant *Mésophylax* en abondance dans la guelta de Tamrit; le cycle larvaire se déroule en synchronisme avec celui des mêmes espèces européennes. La nymphose s'accomplit fin Avril et l'émergence intervient dans ces zones arides à la même époque qu'en France.

Ces particularités écologiques nécessitent une étude approfondie de l'adaptation physiologique des espèces rencontrées.

Il apparaît nécessaire, avant d'entreprendre ce travail, de décrire les larves qui vivent dans un tel milieu, les conditions supportées pouvant entraîner des modifications morphologiques ou physiologiques plus ou moins importantes.

Les déterminations spécifiques¹⁰⁾ ont été réalisées à partir des nymphes et des adultes récoltés dans les gueltas. Une seule espèce semble présente : *Mésophylax impunctatus*, bien que cette population paraisse posséder certains caractères de *M. aspersus* au niveau des genitalia.¹¹⁾

Description de la larve

T ê t e : l'allure générale de la capsule céphalique est ovoïde. D'aspect régulier dans sa partie antérieure, le fronto-clypeus présente un étranglement au niveau des yeux pour se terminer en forme d'ogive. La chétotaxie du fronto-clypeus est régulière : 4 soies courtes sur une même rangée pour la partie antérieure, puis en allant vers la partie postérieure, 2 soies moyennes transparentes, puis 2 soies courtes et plus épaisses au niveau des yeux, enfin 2 soies courtes et fines. Le fronto-clypeus de couleur brun-jaune, plus claire que le reste de la tête; les parties sombres se trouvent dans les angles et dans la partie postérieure. Les soies de la tête sont plus nombreuses, huit d'entre elles sont beaucoup plus longues que les autres. La plaque labrale, très sombre dans sa partie postérieure, porte six soies. La mandibule comporte 4 dents, 2 soies à la base externe et une épaisse touffe de soies sur le bord dorso-interne (planche 1a).

T h o r a x : (planche 2b). Seuls le pronotum et le mesonotum sont sclérifiés. Ils présentent une couleur brune plus foncée que le métanotum non sclérifié.

¹⁰⁾ Détermination Y. Bouvet.

¹¹⁾ Une analyse très précise des particularités morphologiques des genitalia sera publiée ultérieurement.

Le mésonotum est bordé d'une bande très sombre et porte de nombreuses soies. La densité des soies est moins importante sur le métanotum et les tâches brunes plus rares.

P a t t e s : (planche 2). Les pattes sont longues et grêles et portent de très nombreuses soies. Les rapports des longueurs des différents articles sont les suivants (en prenant comme unité le tarse de la 1^{re} patte)¹²⁾ (tab. 2):

Tab. 2	1 ^{re} patte (a)		2 ^e patte (b)		3 ^e patte (c)	
	droite	gauche	droite	gauche	droite	gauche
Tarse	1	1	2,5	2,5	2,8	2,7
Tibia	1,9	1,9	3,3	3,4	3,6	3,4
Férum	3,9	3,9	5,6	5,6	5	5
Trochanter	1,7	2,1	2,2	2,2	2,3	2,5
Hanche	2,8	2,6	4,5	4,6	4,7	4,6
Griffe	1,3	1,3	1,8	1,9	1,8	1,7

SUMMARY

La présence de larves de *M. impunctatus* dans cette région ne semble pas correspondre à la répartition géographique habituellement attribuée à cette espèce. En effet, elle colonise plus particulièrement l'Europe centrale et occidentale alors que *M. aspersus* est une espèce plus méridionale. Mais le climat méditerranéen peut être qualifié de tempéré alors que le climat désertique se rapproche davantage d'un climat continental avec des hivers rigoureux et des étés torrides. On comprend ainsi pourquoi les Trichoptères adultes fuyant ces températures élevées colonisent les grottes et les abris proches des points d'eau où ils pourront pondre et assurer la pérennité de l'espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURNAUD M., 1971 : Observations biologiques sur les Trichoptères cavernicoles Bull. Soc. linnéen. Lyon, 7, 196—211.
- BOUVET Y., 1971 : Ecologie et biologie des Trichoptères cavernicoles. Thèse 3^e cycle, Lyon, 57 p., 11 pl., 17 fig.
- LHOTE H., 1955 : Les Touaregs du Hoggar Ed. Payot, Paris, 467 p.
- RODIER J., 1960 : L'analyse chimique et physico-chimique de l'eau. Ed. Dunod, Paris, 358 p.
- SCHMID F., 1955 : Contribution à l'étude des Limnophilidae (Trichoptera). Thèse doctorat d'Etat, Université de Lausanne, 245 p.
- SCHMID F., 1957 : Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* McL. Museo Zool., II (2), Barcelona, 51 p.

¹²⁾ Les tarse de la première paire de patte sont égaux.

Db 022

INTROGRESSION BETWEEN THE MEXICAN EYELESS CHARACIN FISHES AND THEIR EPIGEAN ANCESTOR, *ASTYANAX MEXICANUS*

Robert W. Mitchell

Department of Biology and The Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas, USA

The purpose of this paper is to report several instances of input of epigean *Astyanax mexicanus* into cave waters containing populations of its derivative troglobite forms, to point out the extent to which hybridization occurs in each cave, and to suggest some possible causes in the different degrees of this hybridization between caves.

It is well known that the Mexican eyeless characin fishes, occurring in caves of the Huastecan Province, are derivatives of the epigean *Astyanax mexicanus*, a fish common in surface waters throughout the Province as well as elsewhere. It is likewise well known that the cave forms, which at present should probably be referred to only as cave derivatives of *A. mexicanus*, remain interfertile with their epigean ancestor.

The celebrated cave in which hybridization occurs is La Cueva Chica, the only such cave known prior to the beginning of our studies in the area. Cueva Chica, located in the southernmost part of the Sierra de El Abra, was the first eyeless characin cave discovered, and its fishes have been the subject of intensive study since the late 1930's. It is ironical and unfortunate that this cave and its fish population are the most atypical in the Huastecan Province. In La Cueva Chica hybridization is extensive; the characin population is essentially a hybrid swarm.

The occurrence of hybrid fishes in this cave was first reported by Bridges (1940) and Breder (1942). They reported that the abundance of eyed, epigean forms increased as one progressed farther from the entrance. This is entirely correct, but misinterpretations of their papers by others has led some to believe that La Cueva Chica represents an example of a cave population being more cave-adapted as one progresses farther into the cave. This is not true and this belief should be dispelled.

That eyed, epigean fishes are most common in the back of Cueva Chica owes to the fact that the fishes enter this cave not through its entrance which is accessible to man but rather through an indirect connection of the terminal part of the cave with the nearby Río Tampaón located 918 m to the south. The probability of a connection between river and cave was first mentioned by Bridges (1940) and expanded upon by Breder (1942). The connection is obviously not a direct one, as some have stated or implied, but is no doubt indirect. Briefly, at very high water the Río Tampaón apparently can overflow its banks,

its waters then communicating with those of a spring near its north bank. The waters of this spring probably are the same as those encountered in La Cueva Chica. Irrespective of the exact nature of the connection, there is obviously a source of plentiful input of large surface animals into the cave — and from the Río Tampaón — since, other than epigean *A. mexicanus*, we have found in the cave cichlid fishes and large prawns, *Macrobrachium carcinus*.

One might at first think that the epigean *A. mexicanus* entering La Cueva Chica would be ill-adapted to compete, especially for food, with the cave-adapted derivatives occurring there. In a more “typical” eyeless characin cave the epigean fishes would no doubt be poor competitors as will be evidenced later in this discussion. However, La Cueva Chica is a very unusual characin cave in that it contains two large bat roosts located directly over the waters inhabited by the fishes. There is thus a high energy input into the aquatic environment. Apparently this lessens competition for food permitting the epigean fishes to survive long enough to interbreed with the cave forms. In fact, epigean fishes seem to do quite well in the waters of Cueva Chica. It is thus understandable how the hybrid swarm persists in this cave.

El Sótano de Yerbaniz, 23 km north of Ciudad Valles, S. L. P., partially captures an arroyo which drains a total area of about 16 km². Farther downstream from the entrance of the Sótano de Yerbaniz the Sótano de Matapalma finally completes the capture of this drainage thus isolating it from all other surface drainages. This separated drainage system, though rather small, is still sufficiently large to support a sizable population of *A. mexicanus*.

Flooding of the Arroyo Yerbaniz brings about the input of epigean *A. mexicanus* into the Sótano de Yerbaniz, at times by the hundreds if not the thousands. Yet in this cave there is very limited hybridization, so limited in fact that several trips were made into the cave before any hybrid specimens at all were ever encountered, and then only two. There are two phenomena which probably account for this near lack of hybridization. First, blind fishes are exceedingly numerous in the cave. In the largest lake in the cave (96 m beneath the entrance) Mr. William Elliott used a two-census mark-recapture technique to estimate the total number of fishes in this one body of water. The estimate was 8,671 (with 95 % confidence limits, however, of 1,810 to 15,534). Contributing primarily to the lack of hybridization here is probably the relatively low energy input which derives chiefly from seasonal influx of flood detritus. Since cave-trapped epigean *A. mexicanus* in the Sótano de Yerbaniz have imposed upon them a poor and seasonal energy input and a high density of a better adapted competitor, they do not thrive well. As the dry season progresses, the epigean fishes develop signs of starvation and their numbers decline rapidly. In this cave it appears that epigean forms probably serve more as additional food for the blind fishes rather than serving as mates.

In the southern, low-lying portion of the Sierra de Guatemala near the town of Chamal, Tamaulipas, there is another cave in which hybridization occurs, El Sótano de Caballo Moro. We have not yet studied this cave in detail

but it appears that hybridization here is moderate, less than in La Cueva Chica but more than in the Sótano de Yerbaniz. The entrance pit of this deep (66 m) cave is so constructed that, in spite of its depth, the lake containing the fishes is dimly lighted during part of the day. The speculation is, then, that the presence of light is of sufficient value to the eyed fishes to permit them to survive long enough, and in good enough health, to mate with the blind forms. Much more study of this cave and of the surrounding area is necessary, however. It is disturbing that we do not yet know of any site of epigean *Astyanax* input into subterranean waters in the vicinity of this cave.

Surface fishes are also introduced into the caves located west of the Sierra de Colmena near the town of Micos, S. L. P. The first discovered of these caves was reported by Wilkens and Burns (1972). We have since found two other blind fish caves in this area but have not yet made good fish collections from any of them. Wilkens and Burns (1972) stated the belief that the cave fishes in La Cueva del Río Subterráneo are a population in "statu nascendi". They base this judgement on observing that the eye vestiges of these fishes are larger and more variable than those of the blind fishes of La Cueva de El Pachón and La Cueva de Los Sabinos (in the Sierra de El Abra) but smaller and less variable than those of fishes from the hybrid swarm in La Cueva Chica. They also state that "melanin pigment seems to be almost unaffected by regressive mutations." They may well be correct in this preliminary interpretation, but it seems just as likely to me that here again is just another example of introgression between epigean and hypogean forms, but forms derived from gene pools new to blind characin researchers.

Hybrid fishes have been found in a few other caves. In El Sótano de Mata-palma surface fishes are introduced whenever high flood waters move over the entrance of El sótano de Yerbaniz. Hybrids occur in Los Cuates, located near La Cueva Chica. Perhaps the waters of these two caves are associated. A few hybrids have appeared in the small number of fishes that we have been able to collect in Bee Cave in the southern Sierra de Guatemala near El Sótano de Caballo Moro. Perhaps the waters of these two caves are likewise associated.

This discussion of hybridization should quickly point up the magnitude of an evolutionary study of these cave fishes.

LITERATURE

- BREDER C. M., Jr., 1942: Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. *Zoologica*, New York 27(3): 7—15.
- BRIDGES W., 1940: The blind fish of La Cueva Chica. *Bull. New York Zool. Soc.* 43(3): 74—97.
- WILKENS H., BURNS R. J., 1972: A new *Anoptichthys* cave population (Characidae, Pisces). *Ann Spéléol.* 27: 263—270.

Db 023

PRELIMINARY MORPHOMETRIC COMPARISONS OF SEVERAL POPULATIONS OF MEXICAN EYELESS CHARACIN FISHES OF THE GENUS ASTYANAX

Robert W. Mitchell

Jerry W. Cooke

Department of Biology and The Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas, USA

The purpose of this paper is to report the results of some preliminary morphometric comparisons of eight populations of Mexican eyeless characin fishes and of three populations of their epigean ancestor, *Astyanax mexicanus*.

Fishes used in this study were preserved in 10 % formalin in the field. Most of the measurements employed were made prior to further treatment. Most counts of osteological features and quantification of suborbital bone characteristics, as well as a few measurements, were made after staining with Alizarin Red S and clearing using a technique outlined in detail in Mitchell and Smith (1972). Morphometric characteristics quantified included measurements of standard length, body depth, head length, head width, head depth, gape, mandibular length, maxillary length, caudal peduncle length and depth, anal fin length, distance to origin of dorsal fin, and counts of dorsal and ventral gill rakers, thoracic and caudal vertebrae, and rays of all fins. In the cave forms the nature of fragmentation and fusion of the suborbital bones was also quantified. Six such bones form the orbit ventrally and posteriorly, and in the cave forms they have begun to regress following regression of the eye. Fragmentations and fusions are rarely found among these bones in surface fishes, but the fact that there are at least a few such anomalies has permitted limited use of suborbital data in surface fish comparisons.

Through the use of multivariate statistical procedures we have tested for discreteness and, to an extent, degree of affinity of several populations. These first comparisons were made primarily to give us some initial appreciation of the extent of population divergence, if any, among the cave fishes and among surface fishes as well. To this end we compared eight cave populations among themselves. The caves sampled were La Cueva de El Pachón in the northern part of the Sierra de El Abra; El Sótano de Jos, El Sotanito de Montecillos, El Sótano de la Tinaja, El Sótano del Arroyo, El Sótano de Palma Seca, and El Sótano del Tigre, all caves located in the vicinity of the Rancho de Los Sabinos which is near Ciudad Valles, S. L. P.; and La Cueva de la Curva located also in the Sierra de El Abra to the east of Ciudad Valles and to the south of the "Los Sabinos" caves. This group was selected for analysis largely because it included fishes from several caves in close proximity in the Los Sabinos area,

another (Curva) removed a rather short distance from the Sabinos caves, and another (Pachón) removed a great distance from all of the others. Moreover, some of the Los Sabinos area populations were from waters at approximately the same elevation in the limestone while the others were from waters of different elevations. The Pachón waters are also the highest in the Huastecan Province to be inhabited by fishes. The structure of La Cueva de la Curva suggests that its fishes inhabit isolated, perched waters.

Three populations of surface fishes were compared among themselves. These included one from the southern portion of the Valle de Antiguo Morelos where the drainage is ultimately into the Río Pánuco System, one from near the Nacimiento del Río Mante where the drainage is into the Río Tamesí System, and the last from the Arroyo Yerbaniz which is isolated from other surface drainages.

We made our original fish collections with the intention of working with sample sizes of about 20 to 25 individuals irrespective of sex. Even though one acquainted with these fishes can usually identify the sexes superficially, there is little obvious sexual dimorphism. In fact, absolute decisions as to sex must finally lie in examination of the gonads or of the anterior anal fin rays which in the male bear small spines. Our first analyses for homogeneity of data between the sexes. In all populations the two sexes proved to be highly dimorphic, and interestingly the characteristics contributing to dimorphism were different among all populations. For example, in each of the eight cave populations the characteristic most contributing to discrimination was, respectively, maxillary length, total number of entire suborbital bones, number of ventral gill rakers, number of fragments of right suborbital bone 1, number of fragments of left suborbital bone 1, number of fragments of right suborbital bone 3, head width, and number of pectoral fin rays. The same was true the three surface populations tested, and the chief discriminating characteristic was, respectively, number of pectoral fin rays, number of thoracic vertebrae, and head length. Among all populations there were so many characteristics reflecting sexual dimorphism that it was not possible to eliminate these and consider then the remaining ones in pooled sex samples. Instead it became necessary to analyze the sexes separately. Before continuing, it should be noted that these preceding tests for intersex homogeneity already say a great deal about discreteness of the populations.

We have compared the preceding populations using a program (BMDO 7M) of stepwise discriminate analysis incorporating canonical analysis (Seal, 1964) combined with posterior probability classification procedures (Cooley and Lohnes, 1971). These analyses test for discreteness of populations and summarize phenetic similarities. Because sexes were separated in these comparisons, sample sizes were not as large as we had wished to use. Nevertheless, all populations proved to be discrete upon analysis of both male and female data. This discreteness is seen clearly in the following posterior probability classification matrices which summarize the numbers of fishes belonging to one population which "misclassify" into another population.

CAVE FEMALES (48 variables)

	Montecillos	Arroyo	Curva	Tigre	Jos	Palma Seca	Pachón	Tinaja
Montecillos	4	0	0	0	0	0	0	0
Arroyo	0	7	0	0	0	0	0	0
Curva	0	0	7	0	0	0	0	0
Tigre	0	0	0	15	0	0	0	0
Jos	0	0	0	0	18	0	0	0
Palma Seca	0	0	0	0	0	17	0	0
Pachón	0	0	0	0	0	0	12	0
Tanaja	0	0	0	0	0	0	0	20

CAVE MALES (48 variables)

	Montecillos	Arroyo	Curva	Tigre	Jos	Palma Seca	Pachón	Tinaja
Montecillos	5	0	0	0	0	0	0	0
Arroyo	0	8	0	0	0	0	0	0
Curva	0	0	6	0	0	0	0	0
Tigre	0	0	0	9	0	0	0	0
Jos	0	0	0	0	6	0	0	0
Palma Seca	0	0	0	0	0	6	0	0
Pachón	0	0	0	0	0	0	10	0
Tinaja	0	0	0	0	0	0	0	4

SURFACE FEMALES (14 variables)

	Tamesí drainage	Arroyo Yerbaniz	Pánuco drainage
Tamesí drainage	13	0	0
Arroyo Yerbaniz	0	10	0
Pánuco drainage	0	0	15

SURFACE MALES (10 variables)

	Tamesí drainage	Arroyo Yerbaniz	Pánuco drainage
Tamesí drainage	12	0	0
Arroyo Yerbaniz	0	11	0
Pánuco drainage	0	0	8

The classifications of the surface fishes were made using fewer variables than used for the cave fishes. This was partly due to the fact that there are more suborbital variables in the cave forms and partly to the fact that in analyses of the surface forms the analysis was programmed to delete variables making

lesser contributions to overall variation. Discreteness is obvious from the above summations since there was not a single misclassification.

These preliminary data have not yet been examined in detail statistically to determine degree of phenetic similarity and dissimilarity among the populations. The analyses suggest, however, that the populations from La Cueva de la Curva and La Cueva de El Pachón will be the most distinct.

Ultimately, many more populations of both cave and surface fishes will be compared. Adequate sample sizes can be obtained from most of the 29 known blind fish populations. We shall test for discreteness not only between populations but between samples taken from the same population after a lapse of a few years. It is entirely possible that rapid alteration may occur in the overall phenetic characteristics of a population through time.

LITERATURE

COOLEY W. W., LOHNES P. R., 1971: Multivariate data analysis. Wiley and Sons, New York, 364 p.

MITCHELL R. W., SMITH R. E., 1972: Some aspects of the osteology and evolution of the neotenic spring and cave salamanders (Eurycea, Plethodontidae) of central Texas. Texas J. Sci. 23: 343—362.

SEAL H., 1964: Multivariate statistical analysis for biologists. Methven, London, 209 p.

Db 024

THE HABITATS OF THE EYELESS CHARACIN FISHES OF THE GENUS ASTYANAX

Robert W. Mitchell
William R. Elliott

Department of Biology and The Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas, USA

The purpose of this paper is to provide an annotated listing of those caves in the Huastecan Province of México which are inhabited by populations of eyeless characin fishes, derivatives of the epigean *Astyanax mexicanus*.

For many years following the original eyeless characin discovery in La Cueva Chica (Hubbs and Innes, 1936), there were but five caves, all located in the Sierra de El Abra of Tamaulipas and San Luis Potosí, known to harbor populations of these blind fishes. In recent years, however, the efforts of those in our laboratory and of various persons in the Association for Mexican Cave Studies have led to the discovery of many additional eyeless characin caves. Some of the earlier hypotheses advanced to explain distribution and evolution of these eyeless fishes are thus rendered untenable by these later discoveries.

Such variety is demonstrated among the 29 characin caves that there is no type which can be regarded as a "typical" blind fish cave, unless it be the stream-capturing sótano or pit cave. The primary requisite for the finding of blind fish caves in the Huastecan Province is to find caves with water. There exist no more than four or five caves with water in this area which lack blind fishes.

We have done extensive field work in the Huastecan Province surveying and describing these blind fish caves. While many are now thoroughly described, the field work has not kept pace with recent discoveries and much work remains to be done. Many of the fish caves we know well, some only partly, others scarcely at all. We shall eventually publish complete descriptions of each.

CAVES IN THE SOUTHERN SIERRA DE EL ABRA (SAN LUIS POTOSI)

L o s C u a t e s . A cave with double entrances at 58 m elevation about 100 m of passage. Depth to water about 27 m. Two small pools, one near each entrance. Fishes few, eyeless and hybrid. Entrance takes no surface drainage. Epigean fishes no doubt enter cave via an indirect connection with the nearby Río Tampaón.

L a C u e v a C h i c a . A moderate-sized cave with horizontal entrance at 49 m elevation capturing small arroyo. Essentially one passage 435 m in length. Depth to first pool, 4 m; to last pool, 18 m. Several stepped pools between. Indirect connection with Río Tampaón beyond "end" of cave. Fishes

numerous, hybrid, and epigean. Population essentially a hybrid swarm, a feature recently demonstrated genetically by Wilkens (1972) which simply confirms an obvious a priori conclusion based upon examination of the cave and local hydrology. A fair description of this cave available in Bridges (1940) and Breder (1942). No epigean *A. mexicanus* in captured arroyo.

El Sótano del Toro. A very small cave with upper level dry passage and lower passage 11 m in length containing deep water 4.5 m beneath entrance. Entrance elevation, 92 m. Fishes rare, eyeless. Entrance takes no surface drainage.

La Cueva de la Curva. A small cave with horizontal entrance at 132 m elevation. Essentially one passage 214 m in length of which 183 m contains shallow water. Depth to water, 19 m. Fishes fairly numerous, eyeless. Entrance takes no surface drainage.

El Sótano de Palma Seca. A small cave with a vertical entrance at 151 m elevation. Captures a small arroyo, developed on El Abra Limestone outcrop, draining about 1 km². Entrance pit depth, 31 m. Total passage length, 148 m. Contains lake 21 × 8 m and stream passage 49 m in length. Depth to water, 52 m. Fishes numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de las Piedras. A moderate-sized cave with a vertical entrance at 145 m elevation capturing an arroyo developed primarily on San Felipe Formation but partly on El Abra Limestone. Arroyo drains about 4 km² but no more than 0.5 km² enters this cave because of another, nearly complete upstream capture. Entrance pit depth, 18 m. Cave a single passage about 425 m in length. First water at depth of 25 m, 100 m from entrance. Passage then slopes for 168 m to a 15 m diameter lake at a depth of 107 m. Several stepped pools along passage. Approximately 46 m beyond lake another comparable lake terminates cave. Fishes numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Jos. A moderate-sized cave with a vertical entrance at 176 m elevation capturing almost completely the drainage (about 3.5 km²) of arroyo earlier captured by downstream Sótano de las Piedras. Entrance pit depth, 27 m, followed by drops of 21 m and 16 m. Total passage length, 336 m. Depth to water, 84 m. Fishes numerous, eyeless. Surveyed by other; parts not yet well known to us. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Pichajumo. A large cave with a vertical entrance at 158 m capturing an arroyo draining about 6 km² of San Felipe substrate. Entrance an old, classical capture; depth 14 m. Cave fairly complex; developed on two levels. Total passage length, 1,330 m. Stream passages of upper level at depth of about 16 m. One of these connects with upstream Sotanito de Montecillos. Fishes not abundant, eyeless. Two eyed *A. mexicanus* taken here by V. Sbordoni and R. Argano; source unknown but must be discovered. Lower level containing large, deep lake at 89 m beneath entrance. Fishes numerous, eyeless. Cave surveyed by others; parts not yet well known by us. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sotanita de Montecillos. A large, complex cave with a very small entrance in bed of arroyo at 189 m elevation. Entrance represents very early stage in stream capture taking very little of the water carried by the arroyo. Arroyo same as that captured by El Sótano de Pichejumo. Entrance a vertical pit 35 m deep. Total passage length, 1,743 m. Long passages on different levels with pools and streams lying in depth from 52 m to 91 m beneath entrance. Cave surveyed by others; most not yet known well to us. Fishes numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Soyate. A deep cave with a small entrance at 293 m elevation. Notable in being the second deepest, accessible blind fish cave in the world. Entrance pit depth, 197 m. Large, deep lake at a depth of 238 m almost filling room 229 m in length. Depth of lake exceeds 30 m. Fishes numerous, eyeless. Entrance does not take surface drainage.

El Sótano de la Tinaja. An extensive cave with a horizontal entrance at 166 m elevation lying at the bottom of an immense, climable pit. Captures arroyo draining about 4.5 km². Probably oldest stream capture represented among the characin caves. Original capturing pit now in the form of a canyon about 60 m deep, erosion having progressed about 300 m upstream from entrance. One of the largest caves in México. Total surveyed passage, 4,250 m; incomplete. Many pools and lakes the deepest of which lies about 135 m beneath entrance, essentially at the elevation of the Nacimiento del Rio Choy to the east. Deepest water thus lies at the lowest elevation of that in any characin cave. Fishes fairly numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in drainage.

El Sótano del Arroyo. A vast cave with vertical entrance at 195 m elevation capturing deep (45 m) arroyo draining about 6.5 km². Entrance pit 18 m deep. Entrance an old, classical capture. The longest cave in the El Abra and one of the longest in México. Total surveyed passage over 6,400 m; incomplete. Recently discovered sections not yet well known by us. Deepest point in cave 76 m beneath entrance. Many lakes, pools, and stream passages at different levels. One passage of several thousand meters comes to within about 60 m of an upper level passage of El Sótano de la Tinaja; connection possible. Fishes numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

La Cueva de Los Sabinos. A large cave with horizontal entrance at 231 m elevation. Total surveyed passage about 1,500 m. Depth to water, 70 m. Stream passage about 460 m in length. Probably connects with Sótano del Arroyo. Fishes numerous, eyeless.

El Sótano de la Roca. A small cave with a very small entrance at 240 m elevation in the arroyo captured by El Sótano del Arroyo. Represents the earliest stage in stream capture seen among El Abra caves. Takes very little water and then only at flood stage. Entrance a vertical drop of 3 m followed by drop of about 40 m to low passage with shallow pool. Fishes not abundant, eyeless.

El Sótano del Tigre. A very large cave with vertical entrance at elevation capturing an arroyo draining about 2.5 km². Entrance a classical

capture. Depth of entrance pit, 76 m. Cave very complex, many passages developed on different levels. Total surveyed passages, about 3,000 m. Part of cave not yet well known to us. Major stream passages at depths of 96 m and 162 m, the cave's deepest point. Fishes numerous, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Japonés. A very large cave with a vertical entrance at about 245 m elevation capturing arroyo draining about 5 km². Depth of entrance, 21 m. Total surveyed length about 3,000 m most of which consists of one long passage at depth of about 90 m. Small lake near beginning of this passage containing fishes, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Matapalma. A large cave with a vertical entrance at about 235 m elevation completing capture of Arroyo Yerbaniz which is partially captured by upstream Sótano de Yerbaniz. Entrance pit depth about 55 m. Primarily one large, essentially level passage; depth beneath entrance, 86 m. Total passage length, 1,723 m. Several pools in main and secondary passages. Fishes not abundant, eyeless and hybrid. Probably *A. mexicanus* enters cave when high floodwaters are not completely captured by upstream Sótano de Yerbaniz.

El Sótano de Yerbaniz. A large cave with vertical entrance at 242 m elevation capturing most of the Arroyo Yerbaniz drainage of 16 km². Entrance pit depth, 63 m. Cave complex and developed on three levels. Total passage length 1,982 m. Greatest depth, 95 m. Many pools on all levels, large lake on last level. Fishes abundant; eyeless, hybrid, and epigean. Hybrids very rare. Epigean *A. mexicanus* may be swept by the hundreds into entrance during flooding of arroyo. Because of its biological interest, this cave is now the most thoroughly studied of any in the El Abra (see Mitchell, 1971; Reddell and Mitchell, 1971).

CAVES IN THE NORTHERN SIERRA DE EL ABRA (TAMAULIPAS)

El Sótano de Venadito. A large cave with vertical entrance at 312 m elevation capturing an arroyo draining about 5.5 km². Entrance depth, 46 m. Cave complex, developed on several levels. Total surveyed passage, 1,070 m, incomplete. Recently found portions of cave not yet known to us. Shallow pools at 143 m and water passage at about 180 m depth. Fishes fairly abundant, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

La Cueva de El Pachón. A small cave with a horizontal entrance at 211 m elevation. Appears to be a wet weather resurgence handling local subsurface drainage. One main passage about 174 m in length. Lake begins 116 m inside entrance and is 43 m in length and 8 m beneath entrance. Lake is highest characin-inhabited cave water at 203 m elevation. Fishes abundant, eyeless.

CAVES IN THE SOUTHERN SLOPES OF THE SIERRA DE GUATEMALA (TAMAULIPAS)

El Sótano de Caballo Moro. A fairly deep cave with a vertical entrance (elevation unknown but about 250 m) lying in the bottom of a steep-sided dolina about 60 m in depth. Entrance pit of 49 m drops to floor which slopes steeply to a large, deep lake (about 18 m × 90 m) at depth beneath entrance of 66 m. Some light penetrates to near margin of lake. Fishes fairly numerous, eyeless, hybrid, and epigean. Cave entrance takes no water except run-off from sides of dolina.

Bee Cave. An impressive pit with entrance (24 m × 52 m) on side of a small hill at 248 m elevation. Entrance depth, 88 m. One large passage 245 m in length. Water at deepest point, 119 m beneath entrance. Access to water very limited, less than 1 m². Fishes uncommonly seen, eyeless and hybrid. Entrance takes no surface drainage.

CAVES ON THE EASTERN FACE OF THE SIERRA DE GUATEMALA NEAR GOMEZ FARIAS (TAMAULIPAS)

El Sótano Escondido. A deep cave with entrance at 310 m elevation taking drainage of a small arroyo developed on Méndez Formation. Only about 150 m horizontal passage. Depth to pool about 150 m. Six drops to bottom. Fishes fairly dense but water limited. Cave probably deeper. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Molino. A deep cave with entrance at 277 m elevation taking drainage of well developed arroyo. Horizontal passage length, 163 m. Deepest point beneath entrance, 144 m. Nine drops to bottom. Water at lowest level. Fishes present, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

El Sótano de Jineo. A deep cave with entrance at about 300 m elevation taking drainage of fairly well developed arroyo. Horizontal passage length, 303 m. Deepest point beneath entrance, 144 m. Nine drops to bottom. Water at lowest level. Fishes present, eyeless. No *A. mexicanus* in arroyo drainage.

CAVES WEST OF THE SIERRA DE COLMENA NEAR MICOS (SAN LUIS POTOSI)

La Cueva del Lienzo. A small shelter cave with a fissure reaching water at a depth of about 12 m. Entrance elevation unknown. Fishes present, eyeless and epigean.

La Cueva del Río Subterráneo. A moderate-sized cave with horizontal entrance at unknown elevation. Entrance takes water from adjacent swamp inhabited by *A. mexicanus*. Total length of passages, 475 m. Several pools. Fishes rather numerous; eyeless, hybrid, epigean. Brief description and approximate map in Wilkens and Burns (1972).

La Cueva de la Ortiga. A small cave, near to the previous one,

with a short, vertical entrance at unknown elevation. Takes some water from adjacent swamp. Pool near entrance about 65 m in length. Passage continues about 300 m beyond pool until high CO₂ prevents further exploration. Fishes numerous; eyeless, hybrid, and epigean.

CAVE IN THE NORTHERN SIERRA DE NICOLAS PEREZ (TAMAULIPAS)

El Sótano de Vásquez. The most recently discovered eyeless characin cave and the deepest accessible blind fish cave in the world. Located near the top of the narrow Sierra de Nicolás Pérez about 6 km south of the merger between this range and the Sierra de Guatemala. Entrance of unknown elevation; does not capture surface drainage. Entrance pit about 104 m deep. Depth to fish-inhabited waters between 260 and 275 m. Fishes numerous, not yet collected.

Even though the number of eyeless characin caves has increased by a factor of six in recent years, there is little doubt that others await discovery. But the remaining blind fish caves are becoming increasingly difficult to discover since arduous field work is required in more and more remote and hostile terrain.

LITERATURE

- BREDER C. M., Jr., 1942: Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. *Zoologica*, New York 27(3): 7–15.
- BRIDGES W., 1940: The blind fish of La Cueva Chica. *Bull. New York Zool. Soc.* 43(3): 74–97.
- HUBBS C. L., INNES W. T., 1936: The first known blind fish of the family Characidae: A new genus from Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 342: 1–7.
- MITCHELL R. W., 1971: *Typhlochactas elliotti*, a new species of cave adapted scorpion from Mexico. *Ann. Spéléol.* 26: 135–148.
- REDDELL J. R., MITCHELL R. W., 1971: A check-list of the cave fauna of México. I Sierra de El Abra, Tamaulipas and San Luis Potosi, p. 137–180. In: J. R. Reddell and R. W. Mitchell (eds.), *Studies on the cavernicole fauna of México*. *Assn. Mexican Cave Studies*, Bull. 4, 239 p.
- WILKENS H., 1972: Zur phylogenetischen Rückbildung des Auges cavernicoler: Untersuchungen an *Anoptichthys jordani* (= *Astyanax mexicanus*), Characidae, Pisces. *Ann. Spéléol.* 24: 411–432.
- WILKENS, H., BURNS R. J., 1972: A new *Anoptichthys* cave population (Characidae, Pisces). *Ann. Spéléol.* 27: 263–270.

Db 025

RECENT STUDIES ON THE INVERTEBRATE FAUNA AND ECOLOGY OF SUB-TROPICAL AND TROPICAL AMERICAN CAVES

Stewart B. Peck

Department of Biology, Carleton University Ottawa, Ontario, Canada

A b s t r a c t . The invertebrate fauna of temperate North American caves is now fairly well known at a taxonomic level, through the efforts of several generations of investigators. In contrast, the intensive study of the fauna of sub-tropical and tropical American caves began comparatively recently. A review of the advances in knowledge of these faunas is presented, based on some of the literature combined with the author's field experiences and data in sub-tropical and tropical American caves. Special consideration is given to the North, Central, and South American continental localities of Florida, Texas, Mexico, the Yucatan Peninsula, Guatemala, British Honduras, Panama, Trinidad and Venezuela. The islands considered are Jamaica and Puerto Rico in the West Indies, and Hawaii and the Galapagos Islands. Generalizations are given on the ratios of troglobites to troglophiles, and aquatic to terrestrial species in the various areas, as well as aspects of guano ecology.

The fauna of sub-tropical North American caves is relatively well known. The fauna of tropical American caves is not yet well known. However, enough was known so that generalizations were made, stating that tropical aquatic troglobites are mostly all derived from marine rather than freshwater ancestors, and that tropical terrestrial troglobites are almost completely non-existent (Vandel, 1965: 271—276). Nicholas (1962) lists some of this fauna. In the light of more recently acquired data, the generalizations will have to be altered or entirely re-written, for the distribution and evolution of tropical American cave faunas is proving to be much more complicated than previously suspected.

The purpose of this paper is to review some of the progress that has been made in recent years in our knowledge of the invertebrate faunas of the caves of the American sub-tropics and tropics. The review is personal in that it is based heavily on my own experiences and acquaintances. It is also not comprehensive, in that no attempt has been made to seek out and include every paper on the subject, because of a lack of space. The goal is to make more widely known some of the faunal survey research that has recently been completed or is now underway and is not yet published, to encourage more of this research in poorly known regions, and to encourage more evolutionary and ecological syntheses of this information.

For purposes of organization the discussion will cover the cave regions in a north to south order. As will be seen, the use of the terms tropical and sub-tropical are used in a relative sense, and not as usually defined by geographers.

THE UNITED STATES

F l o r i d a . Eleven aquatic troglobites (all crustacea) are known from Florida. An amphipod, isopod, palaemonid shrimp and five crayfish were listed by Warren (1961), and three additional crayfish were added by Hobbs (1971) and Hobbs and Means (1972). Nineteen species of terrestrial invertebrates are known of which only one is a troglobite, a *Pseudosinella* collembolan. The *Islandiana* spider, reported as a troglobite (Peck, 1970), has since been found to be *I. unicornis*, also known from Texas. Fourteen species are troglaphiles and 3 species are troglaxenes (Peck, 1970).

G e o r g i a . Few caves occur in south Georgia. Most of the 130 species (24 to 27 troglobites) of invertebrates known from Georgia caves (Holsinger and Peck, 1971) occur in the northwest corner of the state. One aquatic troglobite species which occurs in the south (a crayfish) also occurs in Florida, and some of the troglaphiles are also shared with Florida.

A l a b a m a . Little is known of the cave fauna of South Alabama. A survey which I am compiling for the state lists about 300 species of invertebrates (only terrestrials and based on the work of others and my own collections from over 500 visits to over 200 caves) but few of these species are in the southern half of the state. The only southern troglobite is an undescribed amphipod. Many of the troglaphiles in the southern part of the state are the same species as in Florida and Georgia (personal data).

No caves are known from southern Mississippi or Louisiana.

T e x a s . A rich invertebrate fauna has been found in Texas, but in the more temperate elevated interior, not on the coastal plain. Reddell (1965, 1970a) has reported 298 species of noninsect invertebrates, with about 70 of these being troglobites. Reddell (1966, 1970b) has likewise reported 280 species of insects, of which about 15 are troglobitic. An analysis was not made by Reddell of the numbers of aquatic or terrestrial troglobites, but by Mitchell (1969), who, in comparing the cave fauna of Texas, considered as "temperate", totaled 36 aquatic and 59 terrestrial troglobites. This number was compared to a "tropical" region, the Sierra de El Abra of Mexico, with 10 aquatic and 6 terrestrial troglobites. The Texas faunas were again reviewed by Reddell and Mitchell (1969) and Mitchell and Reddell (1971); the total invertebrate fauna was raised to about 700 species, and the numbers of terrestrial and aquatic troglobites revised to 70 and 30 respectively.

Few detailed ecological studies on Texas troglaphiles or troglobites have been published. Aspects of ecology of the troglobitic agonine carabid beetle *Rhadine subterranea* (Mitchell, 1971a, 1971b, 1971c) and for two millipedes (Bull and Mitchell, 1972) are now known. The total number and density of several species of arthropod cavernicoles has been measured in a Texas bat cave. Mitchell (1970) calculated that the guano (and bodies?) of $4,984 \pm 3,391$ Mexican freetail bats supported a combined midsummer population of about 66813 crickets, bedbugs, and three species of beetles in one part of the cave only, in addition to population densities of up to 135 per dm² of fleas, pseudo-

scorpions, bedbugs and beetles. More such studies such as this are needed from temperate and tropical guano caves to evaluate the ecological hypotheses of Poulson (1972).

Summary explanation of lack of terrestrial troglobites on coastal plain of southern U. S. The troglobite fauna of central Texas, with a greater proportion of terrestrial species, occurs at the same latitude as the coastal plain of the southeastern U. S. where the fauna contains a greater proportion of aquatic troglobites. It is worth noting that this latitude is the same as that of the northern half of the Sahara Desert of Afrika. This comparison of Texas and the southeast shows that latitude itself is not the prime factor leading to a small terrestrial troglobite fauna in the southeast. The main factors are rather a comparative scarcity of suitable cavernous strata, combined with the eustatic low and high sea levels accompanying Pleistocene glacials and interglacials. More caves were drained and exposed, available for terrestrial colonization, during the low sea levels which occurred during times of glacial maxima. Any potentially troglobitic terrestrial colonists that occupied these caves in a late glacial or early interglacial were exposed during the late interglacial to the rigors of decreased, and finally no, genetic contact with epigeal populations. At the same time, terrestrial cave environments were being reduced in area by rising sea levels and water tables. Several of the present day terrestrial troglaphiles of Florida may already be genetically isolated populations because they are not known from the epigeal environment on the coastal plain. If this genetic isolation makes these species potential troglobites, their potential will likely not be realized if the caves are gradually flooded directly or indirectly by a continuing marine transgression. Through this mechanism we may expect that the Southeast coastal plain through the Pleistocene has not had a terrestrial troglobite fauna that persisted through a full cycle of glacial-interglacial sea level fluctuations. The presence of aquatic troglobites, however, shows that in at least the last interglacial high sea level "islands" of subterranean fresh water persisted, notably, in north and central Florida.

H a w a i i . F. G. Howarth has recently investigated the invertebrate fauna of over 50 lava tube caves in Hawaii, and found at least 20 species of cavernicoles, of which at least 5 are specialized species (Howarth, 1972, and personal communication).

MEXICO

It has long been known that Mexico has a cave fauna, but the luxuriance of this fauna has only recently been realized. One of the earlier attempts at surveying the fauna over a wide area was that of Pearse (1938). He found, for the Yucatan Peninsula, 261 species of invertebrates in the caves, of which 26 were considered to be troglobites, and of these, 6 species were aquatic. Pearse likewise analysed the fauna according to feeding habits (the trophic levels through which energy flows in the cave community) finding 31 species to be "vegetarian," 62 predators, 67 parasites, 71 scavengers and 13 coprophages.



Fig. 1. Map of Caribbean America, summarizing present knowledge of invertebrate cave faunas. The first number in a column is total number of invertebrate species known for the caves of the state, country, or region. The following figures refer only to troglobites. "T" signifies terrestrial species and "A" signifies aquatic species. The dark line in the southern United States represents the edge of the coastal plain.

More recent contributions have come mostly through the activities of members and associates of the Association for Mexican Cave Studies (AMCS), centered in Austin, Texas. Many of these contributions, as well as previously reported species, are listed by Reddell (1971), totaling 759 invertebrate species from Mexican caves, from a bibliographic compilation of 710 references (many of which deal exclusively with vertebrates). About 90 species are considered to be troglobites, and although this figure is not computed by Reddell, about 21 of these species are aquatic. Consequently, the whole of Mexico (in 1971) had a known fraction of 23 % of its troglobites being aquatic, (Yucatan also had 23 % aquatic troglobites), while the El Abra region (Mitchell, 1969) had 62 % aquatic troglobites.

These figures are unfortunately out of date now because of the new taxa of annelids, beetles, arachnids, and diplopods (including new troglobites), contained in the collection of papers edited by Reddell and Mitchell (1971).

Additional recent contributions have resulted from the 1969 expedition of Sbordoni and Argano (1972) to Mexico. New finds of troglobites not yet in press resulted from field work by Reddell and others in 1972 in the state of Oaxaca and in Yucatan in 1973. Some of this and other new Mexican (as well as for other areas of Central America) collections will be covered in Bulletin 5 of the AMCS to be published in mid 1973.

No ecological studies have been conducted on the Mexican cave invertebrates, and only the ricinuleid *Cryptocellus pelaezi* has been studied in detail and this was limited to its morphology (Pittard and Mitchell, 1972).

CENTRAL AMERICA

B r i t i s h H o n d u r a s . No information was available on the cave fauna of this country prior to my field work there in 1972. Unfortunately, only 6 caves could be studied in a period of one and one half months, mostly because exceptionally heavy rains prohibited field travel and flooded several of the caves we intended to study. Nevertheless, about fifty species were collected in the caves, of which 11 are new. The new species include troglobites in the groups Diplopoda, Aranea, Opiliones, Pseudoscorpionida, Isopoda, and Decapoda, of which only the last two are aquatic. Some measurements were made of the fauna of samples of vampire guano.

G u a t e m a l a . Before 1969, little was known of the invertebrate cave fauna of Guatemala. Nicholas (1968) reports collecting about 50 species (including bats) in 12 different Guatemalan caves but no detailed list has yet appeared. As a result of my 1969 field work, I collected over 70 species of invertebrates of which 30 were new species. From this and the work of others the Guatemalan cave fauna is now known to contain as troglobites (mostly undescribed) a flatworm, spider, two pseudoscorpions, a Rachodesmid milliped, a Bogidiella amphipod, a Catopid beetle, an agonine Carabid beetle, and possibly a Pseudothelphusid crab.

More recent field work has been performed by AMCS members and this

has contributed additional species to the fauna. My data will be combined with that assembled for the AMCS by Reddell in a later paper.

The only ecological studies are some I have made on guano invertebrates. Vampire guano was found to contain large proportions of nematodes, 13 psychodid and 30 drosophilid fly larvae and 0.23 gm of solid debris per 10 ml of liquid guano. A sample of fruit bat guano in the entrance zone of Lanquin Cave contained 13 taxa of invertebrates (excluding acarina) while a similar sample from 200 m inside the cave contained 11 taxa (excluding acarina). However, the proportions of abundances of the faunas were very different, with large numbers of *Brachystomella* and *Onychiurus* collembola, *Solenopsis* (?) ants, Staphylinid and Ptiliid beetles, and acarina. In contrast, the sample from 200 m inside contained large numbers of *Amnestus* hemiptera, isopods, Chernetid pseudoscorpions, and *Folsomia* and *Isotomiella* collembola. Although the final analysis is not complete, both samples had similar total numbers of arthropods, with a density of about 2 per gm of wet guano (about 1 per ml of guano).

Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama. Little is known of caves in these countries. Honduras is known to have some cave potential (Finch, 1969), and limestone caves are known in Costa Rica near Arenal and Puntarenas (personal data).

Chilibrillo Cave, Panama, has been repeatedly collected for fauna. This has been summarized by Peck (1971), with a list of 67 species, of which three are possibly troglobites. This community was composed of similar numbers of species of predators, guano-scavengers, and detritivore-herbivores. Since this study, the cave has been fumigated to remove the bats. Undoubtedly bats have since moved back into the cave, as have a new suite of invertebrates. This recolonization of the cave, in the light of acting as a vacant niche, would be worthy of study.

THE GREATER ANTILLES

C u b a . A number of speleological expeditions have visited Cuba in recent years (for instance, Botosaneanu, 1970). To my knowledge, the Cuban fauna of aquatic and terrestrial troglobites and troglaphiles has not been summarized. Someone could provide a useful service to biospeleology by doing this.

J a m a i c a . Field work has shown Jamaica to have the richest cave fauna of any island in the Caribbean. I have investigated 19 caves on the island in 1968 and 1972—73, and this plus the work of others has resulted in a list of 103 species which are judged to be non-accidental residents of the caves. Nineteen species of troglobites are now known and include 1 onychophoran, 6 spiders in 4 families, 2 Phalngodid harvestmen, 1 *Sesarma* (Grapsid) crab, 1 Palaemonid (*Troglocubanus*) shrimp, 1 *Hadzia* amphipod, 1 terrestrial isopod, 1 mysidacean (*Stygiomysis*) shrimp, 1 *Troglopedetes* collembolan, a roach, a cixiid bug, and two Carabid beetles. Of the above troglobites, only the harvestmen, Grapsid, and Palaemonid are described. Most of the troglaphilic species are likewise undescribed, and many are not known from epigean sites, despite the large

amount of entomological field work that has been performed in Jamaica.

Some work has been done with the quantitative ecology of Jamaican bat guano, but a full analysis is not yet completed. Some mite densities of over 50 per ml of dry insectivorous bat guano were found.

H i s p a n i o l a. This island has good potential for cave fauna, but none is known. A reconnaissance of caves has been conducted in Haiti (Dunn, Schmidt, and Taylor, 1959), listing 38 localities. Caves are known in the Dominican Republic only as vertebrate paleontology sites (personal data) and the government is presently actively discouraging cave field work because of guerilla activity.

Puerto Rico. Seventy-eight species of free living invertebrates are known to inhabit caves in Puerto Rico (Peck, 1973). Fifty-two of these are known by precise species name, of which 23 species are also known from the American mainland, 6 are West Indian in distribution, and 23 are endemic to Puerto Rico. Sixteen of the endemics are known from non-cave habitats, while the non-endemic species are usually known to associate with caves in other parts of their ranges. Ninety percent of the total fauna is troglomorphic, with only 2 definitely troglobitic species known (the amphipod *Alloeckelia gurneei* and the Atyid shrimp *Typhlatya monae*). In feeding habits, the fauna is composed of 55 % guano scavengers, detritivores, and herbivores, and 45 % predators. Most if not all of the fauna, including the troglobites, probably has a short history of association with Puerto Rican cave habitats, dating only from and since the Pleistocene.

Detailed ecological studies were conducted in Aguas Buenas Cave in May 1973. The population densities of bats, and the rate of bat guano input into the cave community were measured. The structure was determined for the biomass and trophic levels of the invertebrate community which use the guano as a food base. Respiration rates and quantitative differences were measured for the biota on insectivorous, and frugivorous bat guano.

SOUTH AMERICA

This continent is still the "terra incognita" of biospeleology as pointed out by Vandell (1965) but some progress is being made. Strinati (1971) summarized much of the known invertebrate fauna.

T r i n i d a d. Many caves exist here, with a varied fauna, but no attempt at summarizing the fauna seems to have been made. Snow (1962) indicates caves inhabited by the oilbird, and these caves should have a large invertebrate fauna. The ecology of some of the guano fauna of lowland bat caves has been extensively studied by Miss J. P. Darlington and Stuart Hill and others at the University of the West Indies in Trinidad (Hill is now at MacDonald College, McGill University, Ste. Anne de Bellevue, Quebec, Canada) but no results have been published. They found Tamana Cave to have 53 species of invertebrates, but none were troglobites. Small guano arthropods had densities of 1,628,000

per m² to a depth of 7.6 cm. Eublaberus roaches had densities of up to 5000 per m² (up to 2775 gm fresh weight roach per m² of guano).

V e n e z u e l a . Cave invertebrates in Venezuela are recently mostly known through the collections of Carlos Bordón and Omar Linares, of Caracas. Bordón has collected throughout the country, while Linares has concentrated on Cueva del Guácharo, finding (unpublished) about 100 invertebrate species, of which several seem to be troglobites. I made collections in 1971 in Cueva Alfred Jahn (see also Strinati, 1971) and caves on the Paraguaná Peninsula and found about 20 species of invertebrates (no troglobites) but these are not yet all determined. Other cave fauna data can be found in the "Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología".

Samples of vampire guano from Cueva Alfredo Jahn were found to contain 18 arthropods per ml, of which 15 were drosophilid larvae, comprising 0.13 ml of volume for every 1.0 ml of guano (personal data).

E c u a d o r . Although caves (but no fauna) are known from mainland Ecuador, an interesting cave fauna has been found on the Galapagos Islands (Leleup, 1968, 1970). The troglobite fauna is known to include a tenebrionid beetle, a dermatoperan, a small-eyed opilionid, 5 spiders, a shrimp, an amphipod, and a terrestrial isopod.

C o l o m b i a , B r a s i l , P e r u , U r u g u a y , A r g e n t i n a , B o l i v i a a n d C h i l e . The fauna of these countries is summarized by Strinati (1971), but other taxa are known (personal data). C. Bordón of Caracas made a 6 month collecting trip down the length of the continent in 1972 and made many cave collections in these countries. This one expedition alone should add significantly to what should still be known as the "terra incognita" of biospeleology.

LITERATURE

- BOTOSANEANU L., 1970: L'expédition biospéologique à Cuba (mars — juin 1969) organisée per les Académies des Sciences de Cuba et de Roumanie: présentation sommaire des stations explorées pour le prélèvement d'échantillons de faune aquatique souterraine. Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza" 9:81 — 95.
- BULL E., MITCHELL R. W., 1972: Temperature and Relative Humidity Responses of Two Texas Cave-adapted Millipedes, *Cambala speobia* (Cambalida: Cambalidae) and *Speodesmus bicornourus* (Polydesmida: Vanhoeffeniidae). Int. J. Speleol. 4:365 — 393.
- DUNN B., SCHMIDT V., TAYLOR E., 1959: A Reconnaissance of Caves in Haiti. Speleo Digest of Pittsburgh Grotto, Nat. Speleol. Soc. (USA): 1 — 300 — 1 — 315.
- FINCH R., 1969: The Complete Banana. Nashville Speleonews of Nashville Grotto, Nat. Speleol. Soc. 13 (6):77 — 80.
- HOBBS H. H., Jr., 1971: A New Troglobitic Crayfish from Florida. Quart. J. Florida Acad. Sci. 34 (2):114 — 124.
- HOBBS H. H., Jr., MEANS D. B., 1972: Two New Troglobitic Crayfishes (Decapoda, Astacidae) from Florida. Proc. Biol. Soc. Wash. 84 (46):393 — 410.
- HOLSINGER J. R., PECK S. B., 1971: The Invertebrate Cave Fauna of Georgia. Bull. Nat. Speleol. Soc. 33 (1):23 — 44.
- HOWARTH F. G., 1972: Cavernicoles in Lava Tubes on the Island of Hawaii. Science 175:325 — 326.

- LELUP N., 1968, 1970: Mission zoologique belge aux Iles Galapagos et en Ecuador. (N. and J. Leleup, 1964–65). Resultats scientifiques. Koninklijk Museum voor Midden-Africa, Tervuren. Première Partie 1968: 1–272. Deuxième Partie 1970: 1–236.
- MITCHELL R. W., 1969: A Comparison of Temperate and Tropical Cave communities. *Southwestern Naturalist* 14 (1): 73–88.
- , 1970: Total Number and Density Estimates of Some Species of Cavernicoles Inhabiting Fern Cave, Texas. *Ann. de Speleol.* 25 (1): 73–90.
- , 1971a: Food and Feeding Habits of the Troglobitic Carabid Beetle *Rhadine subterranea*. *Int. J. Speleol.* 3: 249–270.
- , 1971b: Distribution and Dispersion of the Troglobitic Carabid Beetle *Rhadine subterranea*. *Int. J. Speleol.* 3: 271–288.
- , 1971c: Preference Responses and Tolerances of the Troglobitic Carabid Beetle, *Rhadine subterranea*. *Int. J. Speleol.* 3: 289–304.
- MITCHELL R. W., REDDELL J. R., 1971: The Invertebrate Fauna of Texas Caves. (35–89 pp.) In: E. L. Lundelius and B. H. Slaughter eds., *Natural History of Texas Caves*, Gulf Natural History Press, Dallas, Texas, 174 pp.
- NICHOLAS BRO. G., 1962: Checklist of Troglobitic Organisms of Middle America. *The Am. Midland Naturalist* 69 (1): 165–188.
- , 1968: Fauna. In “Mayan Cave Discoveries”. *Explorers J.* 46 (3): 168–171.
- PEARSE A. S., ed., 1938: *Fauna of the Caves of Yucatan*. Carnegie Inst. Washington, publ., 491: 304 pp.
- PECK S. B., 1970: The Terrestrial Arthropod Fauna of Florida Caves. *The Florida Entomologist* 53 (4): 203–207.
- , 1971: The Invertebrate Fauna of Tropical American Caves Part I: Chilibrillo Cave, Panama. *Ann. Speleol.* 26 (2): 423–437.
- , 1973: The Invertebrate Fauna of Tropical American Caves. Part II: Puerto Rico, An Ecological and Zoogeographic Analysis. *Biotropica*, submitted for publ., May 1973.
- PITTARD K., MITCHELL R. W., 1972: Comparative Morphology of the Life Stages of *Cryptocellus palaezi* (Arachnida, Ricinulei). *Graduate Studies Texas Tech Univ.* 1: 3–74.
- POULSON T. L., 1972: Bat Guano Ecosystem. *Bull. Nat. Speleol. Soc.* 34 (2): 55–59.
- REDDELL J. R., 1965: A Checklist of the Cave Fauna of Texas. I. The Invertebrata (Exclusive of Insecta). *Texas J. Sci.* 17 (2): 143–187.
- , 1966: A Checklist of the Cave Fauna of Texas. II. Insecta. *Texas J. Sci.* 18 (1): 25–56.
- , 1970a: A Checklist of the Cave Fauna of Texas. IV. Additional Records of Invertebrata (Exclusive of Insecta). *Texas J. Sci.* 21 (4): 389–415.
- , 1970b: A Checklist of the Cave Fauna of Texas. V. Additional Records of Insecta. *Texas J. Sci.* 22 (1): 47–65.
- REDDELL J. R., 1971: A Preliminary bibliography of Mexican Cave Biology with a Checklist of Published Records. *Ass. Mex. Cave Stud.*, Austin, Texas, Bull. 3: 1844 pp.
- REDDELL J. R., MITCHELL R. W., 1969: A Checklist and Annotated Bibliography of the Subterranean Aquatic Fauna of Texas. *Int. Center Arid Semiarid Land Studies*, Texas Technol. College, Water Resources Center, Lubbock, Texas, Spec. Rep. 24: 48 pp.
- REDDELL J. R., MITCHELL R. W., eds., 1971: *Studies on the Cavernicole Fauna of Mexico*. *Ass. Mex. Cave Stud.*, Austin, Texas, Bull. 4: 239 pp.
- SBORDONI V., ARGANO R., 1972: Introduction. Caves Studied during the 1st Mission to Mexico (1969), pp. 5–21. *Accademia Nazionale dei Lincei. Problemi attuali di scienza e di cultura. Sezione: Missioni ed esplorazioni*, I, Quaderro N. 171, Subterranean Fauna of Mexico, Part I: Some Results of the First Italian Zoological Mission to Mexico, Sponsored by the National Academy of Lincei (October 10–December 9, 1969).
- SNOW D. W., 1962: The Natural History of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. W. I, Part 2, Population, Breeding Ecology and Food, *Zoologica: N. Y. Zool. Soc.* 47 (16): 199–221.

- STRINATI P., 1971: Recherches Biolspéologiques en Amerique du Sud. Ann. Speleol. 26 (2): 439—450.
- VANDEL A., 1965: Biospeleology. The Biology of Cavernicolous Animals: Pergamon Press Inc., New York, 524 pp.
- WARREN R. D., 1961: The Obligative Cavernicoles of Florida. Special papers of Florida Speleol. Soc. 1:10 pp.

THE FAUNA OF CANADIAN CAVES

Stewart B. Peck

M. Brock Fenton

Department of Biology, Carleton University Ottawa, Ontario, Canada

A b s t r a c t. Caves are known from five major areas in Canada, including: 1. parts of Nova Scotia, 2. the drainage basins of the St. Lawrence and Ottawa rivers, 3. the Rocky Mountains along the Alberta British Columbia border, 4. Vancouver Island, and 5. the vicinity of the Nahanni River in the Northwest Territories. Only areas one, two and five have been surveyed for their fauna. The types of organisms, along with selected observations on their general ecology are reviewed in this paper. The fauna reported from a variety of mines, none of which is older than 100 years, is very similar to that of the caves which are considerably older. This suggests that the cave and mine environments are recruiting their fauna from the same general set of colonists. The fauna of the caves along the Nahanni River is very poor, in spite of evidence suggesting that the area was not covered by ice in the Wisconsin (Würm) glaciation. Possible explanations for this are advanced.

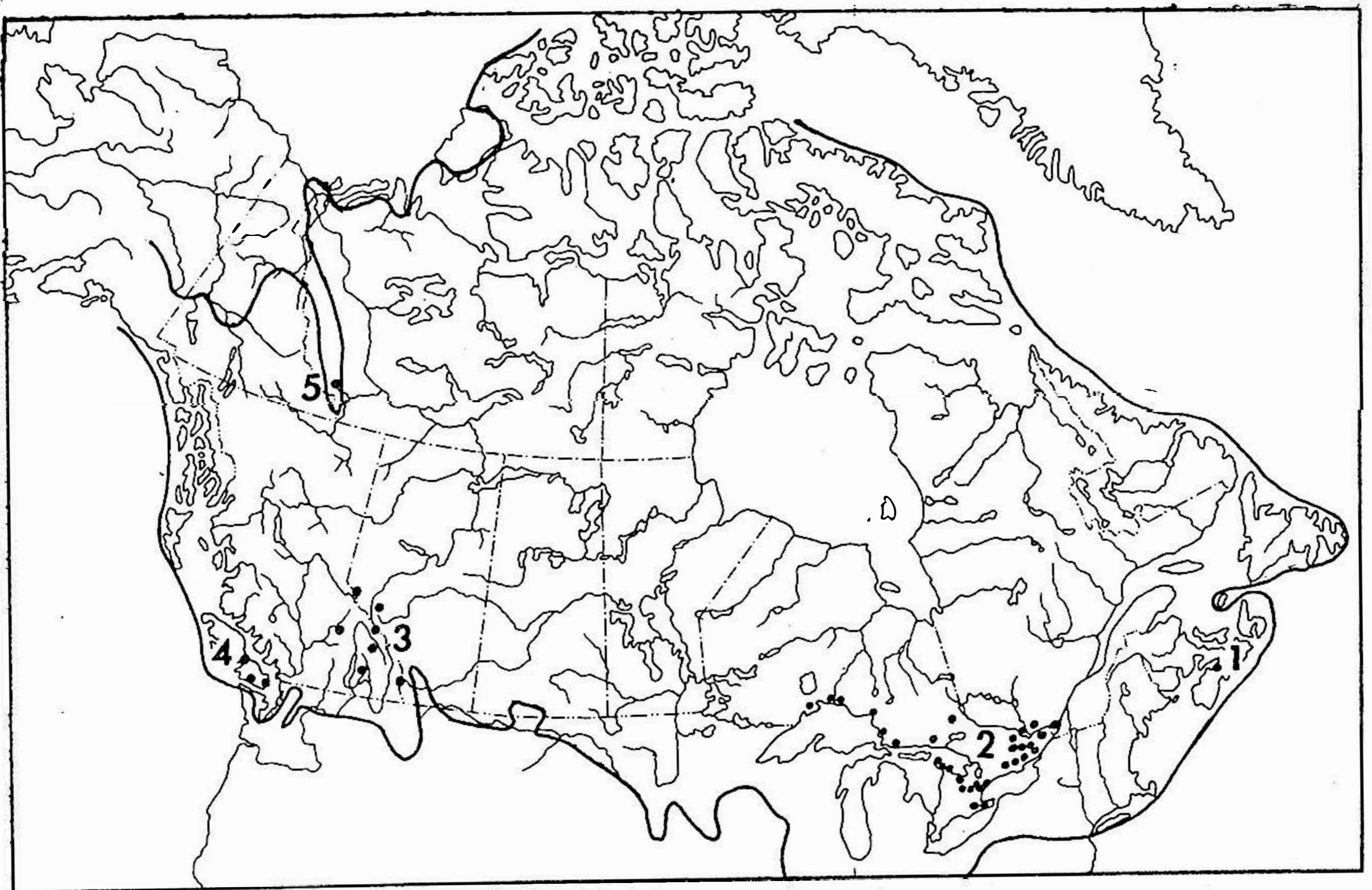


Fig. 1. Canada, showing cave-containing areas discussed in text. Each dot may represent more than one cave. The heavy line is the margin of the maximum extent of the Wisconsin (Würm) glacial ice sheet (from Prest, 1969, and Prest et al., 1967).

The cave-containing areas of Canada may be grouped into five general geographic regions. All of these regions but one were covered by glacial ice during the most recent (Wisconsin) glaciation (fig. 1). As far as is now known, the faunal occupation and utilization of Canadian caves dates from after the retreat of the Wisconsin ice from 14,000 to 8,000 years before present, depending on the location.

This paper considers the five Canadian cave regions from east to west, and in turn for each region, reviews the literature on the invertebrate, contemporary vertebrate, and vertebrate paleontological knowledge, summarizes recently completed work, and points out areas where additional contributions can be made.

1. *N o v a S c o t i a*. Only one cave has been biologically investigated, but other caves are known in this province. Frenchman's Cave is a small (44 m long) gypsum cave, in which the invertebrate fauna was carefully surveyed by Calder and Bleakney (1967) who found 10 species of Collembola, 6 species of Diptera, 3 species of Coleoptera, 1 species of spider, 9 species of Acarina, and three species of Diplopoda. Most of this fauna is associated with the dung of porcupines. The ecological conditions of the cave and interrelationships of the Collembola and Acarina have been well treated by Calder and Bleakney (1965).

The vertebrate fauna using the cave is three species of bats, plus porcupines, and raccoons. No paleontological material is known.

2. *T h e S t. L a w r e n c e R i v e r l o w l a n d s o f t h e p r o v i n - c e s o f O n t a r i o a n d Q u e b e c*. A few small caves are known in southwestern Quebec in metamorphosed limestones. Eastern Ontario contains a mixture of caves in flat-lying (Ordovician) limestones and in highly metamorphosed (Precambrian) marbles. The caves of southern Ontario occur in the Niagara Dolomite (Silurian), and are often only expanded fissures lying on or near the escarpment. The locations in central Ontario (figure 1) north of Lakes Huron and Superior are mines which have been investigated for purposes of comparison with natural caves. Generally, Ontario has the greatest number of caves known for a Canadian province, but they are all comparatively small.

The invertebrate fauna, briefly mentioned by Fenton (1965) has only recently become known. From July, 1970, to July, 1971, we conducted and directed an intensive and careful faunal and ecological survey of Ontario caves and mines, supported in part by an interdisciplinary grant from the Ontario Department of University Affairs. Thirty-five localities were studied in varying degrees of detail through a full year to determine and compare the species composition of the mine and cave faunas, to determine seasonal migrations into and out of the caves and mines, and to determine seasonal population fluctuations related to physical environmental conditions.

In the course of the survey, 1274 invertebrate specimens were collected in the mines and caves for determination. These were found to represent 281 species, in the Phyla Platyhelminthes, Nematomorpha, Annelida, Mollusca, and Arthropoda, with Arthropoda being the most numerous. Within the arthropods,

33 species of spiders were found. The insects made up the great majority of the fauna, with the Diptera being the most abundant, with 140 species. Within the Diptera, the most abundant families encountered were the Culicidae, Mycetophilidae, and Tipulidae.

The analysis of the ecological and distributional data for the survey is not yet completed, but so far there seems to be little difference between the fauna of the natural caves, available for colonization since deglaciation, and the man-made mines, available for colonization for less than 100 years.

No troglobitic species were encountered. It was expected that the troglobitic amphipod *Stygonectes allegheniensis* might be found, but this has not happened. This amphipod has extended its range, since deglaciation, some 200 miles or more northward, from a possible refuge in Pennsylvania, to caves at Watertown, New York, and this is only some thirty or forty miles south of the Ontario cave region on the north shore of Lake Ontario. Another blind amphipod, an undescribed *Stygobromus*, occurs deep in glaciated territory in Vermont.

Several common and widespread troglophilic species known from the northeastern and northcentral United States were found to be common in Ontario, such as the spiders *Meta menardi*, and *Nesticus pallidus*, and the moths *Triphosa haesitata* and *Scoliopteryx libatrix*.

The full treatment of the results of the survey will come in a later paper.

In comparison, the vertebrate fauna of the caves and mines of Ontario has been fairly well studied in the past. General accounts are those of Bateman (1961) and Fenton (1965). Major works dealing with bats are those of Hitchcock (1949, 1965) and Fenton (1969, 1970, 1972). The bat work is continuing.

Many of the caves and mines in Ontario harbour populations of mice of the genus *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae) which feed on hibernating bats. The details of this interaction which was originally documented by Fenton (1970) for *Peromyscus maniculatus*, are being worked out by Mr. B. Trevor-Deutsch, a Ph. D. candidate at Carleton University.

At least one of the moths (which overwinters in the caves and mines also used as hibernacula by bats) can hear the ultrasonic echolocating cries of bats. However, this moth, *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae) does not respond behaviourally to the sound and thus is able to exploit hibernacula used by bats (Roeder and Fenton, 1973).

Vertebrate remains in Ontario caves were first reported by Weber (1955) and have been mentioned in passing by Bateman (1961) and Fenton (1965). Churcher and Fenton (1968) investigated an assemblage of vertebrate remains in crevices in a quarry and found mammals which are no longer present in the region. Additional studies are in progress on small mammal bones from this site by Mr. Eric Vale at Carleton University.

3. The Canadian Rocky Mountains, astride the border of the provinces of Alberta and British Columbia, offer caves very much in contrast with those of Ontario. In the Rockies, few caves are known, but they are often quite large and long, and often at fairly high elevations. The

Crownsnest Pass region, at about 2000 meters, contains several large caves such as Yorkshire Pot, with about 4 km of passage and a depth of 380 m, and Gargantua Cave, with 3350 m of known passage. Farther north, Castleguard Cave, at 2100 m, has 9.7 km of passage. The Nakimu Caves in British Columbia have 4.8 km of passage.

No knowledge is available at present on the invertebrate or vertebrate fauna living in caves in the Rockies. Most likely the fauna is very limited (if any is present at all), for the caves at or above treeline, because of the rigorous temperature conditions (near 0° C) and low food input. The physical situation may be less severe and the fauna more abundant in the lower elevation caves such as Cadomin, Nakimu, Grizzly Bear and Cody's Cave.

Vertebrate bone material (Pleistocene) has been found in the Disaster Point Caves at Jasper National Park, Alberta, but it has not been studied (Smart, 1971).

4. Vancouver Island contains caves in several areas. All are at fairly low elevations, and are not of extensive length. The longest cave, Euclataws Cave, has only 610 m of passage.

A small amount of collecting of the invertebrate fauna has been done. A rare spider, *Laballa altiocolata*, has been taken in a cave in the Skutz Falls area. Halliday and Dunnet, (1966) report Skull Creek Cave (100 m long), to have earthworms (*Dendrobaena tubida*); the spiders *Meta menardi* and *Cybaeus eutypus*; the millipede *Nearctodesmus amissus*; the Plecopteran *Capnia oenone*; the Trichopteran *Psychoglypha ullus*; a larval carabid beetle; and the Hymenopteran *Formica*, probably *pilicornis*.

No knowledge exists on vertebrate inhabitants of the caves, either past or present.

5. The South Nahanni River in Nahanni River National Park, North west Territories, has been recently found to cut through an interesting cave and karst area, at 61° N latitude. The largest cave, Grotte Valerie, situated 520 m up the canyon wall above the river, has 1900 m of passage. Two other caves are known to be at or over 1000 m long. These and other caves were only discovered and first explored in August, 1971, by Jean Poirel and a cave and karst research team from the Departments of Geography and Geology at McMaster University, Hamilton, Ontario.

These caves exist in a thin finger of land, running along the McKenzie Mountains, which was not ice covered during the Wisconsin and perhaps the preceding Illinoian glaciations. The accentuated karst landforms are of a size and shape unequalled in America north of the tropical regions of Mexico and the West Indies. The caves were in existence and perhaps open to biological occupation by 300,000 and 275,000 years BP based on radioisotope dating of flowstone in Grotte Valerie and Grotte Louise respectively (D. Ford, personal communication). These facts suggested the possibility to us that life may have used the caves in the Yarmouth (Mindel-Riss?) interglacial or the Sangamon (Riss-

Würm?) interglacial, may have become cave-specialized in them, and may have survived in the caves through the Wisconsin glaciation to present.

The bio-speleological potential of the region was investigated during a two month expedition in 1972, supported by the National and Historic Parks Branch of the Canadian Department of Indian Affairs and Northern Development, in conjunction with a McMaster University cave and karst research team.

Most of the biological field work was performed by Mr. Rod Syme, and centered on an area called the "North Karst", in and around a series of previously unexplored polje valleys, where caves were expected but not found. This, plus poor weather conditions, and other unfavorable factors yielded limited biological results, but the potential for additional biological work remains for whole region.

Quick surveys of Grotte Valerie found a limited fauna in the cave, composed of 18 species (24 specimens in 12 families) mostly of Coleoptera, Diptera, and Lepidoptera. All these are most likely post-Wisconsin in their association with the cave. Any previous fauna of the cave was most likely eliminated by the rigorous Wisconsin periglacial climate, including permafrost and loess deposition in the caves.

Contemporary vertebrate use of the Nahanni caves includes yet unstudied bat swarming and extensive nesting and defecation sites of *Neotoma* wood rats, of which one specimen was obtained by Norman Simmons at Grotte Valerie to document a significant northward range extension for the species.

Abundant vertebrate skeletal material is present in Grotte Valerie, usually found resting on a loess deposition surface dating from before 8000 years BP. This date was obtained from a piece of spruce (*Picea*) wood found lying on the cave floor (D. Ford, personal communication). Small mammal remains (rabbit and porcupine) were found, in addition to the remains of 93 Dall sheep (*Ovis dalli*) of both sexes and all ages (Norman Simmons, Canadian Wildlife Service, personal communication). Radiocarbon dating of two sheep skeletons has given dates of 800 years and 2000 years BP, indicating individual deaths over a long time span.

We have recommended to the Parks Branch that Grotte Valerie be closed to the public, to prevent vandalism of the in-situ skeletons, until they are adequately studied and conserved by a professional vertebrate paleo-zoologist.

LITERATURE

- BATEMAN R. M., 1961: Mammal occurrences in Escarpment caves. *Ont. Field Biol.* 15: 16–18.
- CALDER D. R., BLEAKNEY J. S., 1965: Microarthropod ecology of a porcupine-inhabited cave in Nova Scotia. *Ecology* 46: 895–899.
- CALDER D. R., BLEAKNEY J. S., 1967: Observations on Frenchman's Cave, Nova Scotia and its fauna. *Bull. Nat. Speleol. Soc.* 29: 23–25.
- CHURCHER C. S., FENTON M. B., 1968: Vertebrate remains from the Dickson Limestone quarry. Halton County, Ontario, Canada. *Bull. Nat. Speleol. Soc.* 30: 11–16.
- FENTON M. B., 1965: Notes on the cave fauna of southeastern Ontario. *Ont. Field Biol.* 19: 81–21.

- FENTON M. B., 1969: Summer activity of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) at hibernacula in Ontario and Quebec. *Can. J. Zool.* 47: 597—602.
- FENTON M. B., 1970: Population studies of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Ontario. *Roy. Ontario Mus. Life Sci. Contr.*, no. 77, 34 pp.
- FENTON M. B., 1972: Distribution and wintering of *Myotis leibii* and *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Ontario. *Roy. Ontario Mus. Life Sci. Occ. Pa.*, no. 21, 8 pp.
- HALLIDAY W. R., DUNNET D. I., 1966: Reconnaissance of a new rain-forest karst area on Vancouver Island, British Columbia, Canada. Reprinted in *Speleo Digest*, pp. 2—40 — 2—47, from Vancouver Island Speleological Survey, 1966, *Bull.* 2, *West. Speleol. Surv. Ser.* 38, Aug. 1966.
- HITCHCOCK H., 1949: Hibernation of bats in southeastern Ontario and adjacent Quebec, *Can. Field. Nat.* 63: 47—59.
- 1965: Twenty-three years of bat banding in Ontario and Quebec. *Can. Field Nat.* 79: 4—14.
- PREST V. K., 1969: Retreat of Wisconsin and Recent Ice in North America. *Geol. Surv. Canada map 1257A*, 1:5,000,000.
- PREST V. K., GRANT D. R., RAMPTON V. N., 1967: Glacial map of Canada. *Geol. Surv. Canada, map 1253A*, 1:5,000,000.
- ROEDER K. D., FENTON M. B., 1973: Acoustic responsiveness of *Scoliopterys libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae), a moth that shares hibernacula with some insectivorous bats. *Can. J. Zool.* 51 (in Press).
- SMART P. L., 1971: Caving in the Canadian Rockies — 1971. *The Can. Caver*, No. 5, pp. 56—63.
- WEBER J. H., 1955: Hamilton cave yields Pleistocene fossils. *Nat. Speleol. Soc. News* 13 (4): 2.

ESTUDIO PARA LA IMPLANTACIÓN EN VENEZUELA DE UN CENTRO SUBTERRANEO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Francisco L. Pérez, Fernando Enrech
Sociedad Venezolana de Espeleología, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Existen actualmente en el mundo varias cuevas que disponen de instalaciones dedicadas a diversos fines relacionados con la investigación espeleológica.

Ningunas de estas instalaciones se parecen entre si. La mayoría de ellas (o al menos las más importantes) están dedicadas a la investigación de los organismos vivos de las cavernas. Ejemplo de ello son las instalaciones del laboratorio subterráneo de Moulis (Francia), las de Postojna (Yugoeslavia), y otras. Otras están dedicadas a investigaciones geológicas, paleontológicas u otras.

A excepción del laboratorio subterráneo de geología en Regina (Canadá), no hay ningún laboratorio en América dedicado a estudios espeleológicos. Todos los demás están en Europa.

Es indudable que la existencia en América de un centro de investigaciones espeleológicas encaminado en parte o totalmente al estudio de los organismos cavernícolas del medio americano sería un suceso de importancia espeleológica mundial, pues serviría para el estudio de organismos que hoy día son poco conocidos.

Fundamentalmente, los laboratorios de hoy día no brindan el ambiente más propicio para el estudio de estos organismos por no estar ubicados en una zona tropical.

Moulis, Postojna y Racovitzá (Rumania) están situados aproximadamente en el paralelo 43° norte.

En América, las zonas cársicas más importantes se desarrollan alrededor de la cuenca del Mar Caribe, ubicado entre los paralelos 10° y 25° norte, en pleno Trópico de Cáncer.

Es esta zona una de las más importantes del mundo y tal vez la que más oportunidades brinda para el estudio, pues, si en otros sitios (Sudeste asiático, por ejemplo) ubicados en zonas tropicales hay zonas cársicas interesantes, estas no son de tanta importancia, y una serie de factores hacen difícil la investigación.

UN LABORATORIO SUBTERRANEO EN VENEZUELA

Venezuela, el país más ecuatorial de la cuenca del Caribe, tiene varias zonas cársicas interesantes, que se extienden en una franja casi continua a los 10° norte, siguiendo las calizas, abundantes en esta región norte del país.

Subdividiéndolas por zonas físicamente no integradas, distinguimos cuatro regiones de mayor importancia:

Una de ellas, y comenzando la zona occidental del país, es la que se ubica en las selvas de Perijá y Montes de Oca, en el Estado Zulia. Prácticamente toda la cuenca hidrográfrica del río Guasare y sus afluentes está constituida por calizas, en las que hasta ahora se han localizado grandes tramos subterráneos de ríos caudalosos y varias cuevas importantes, entre ellas la Francisco Zea (2.020 metros), Cerro Verde (más de 1.000 metros), Los Gavilanes (1.300 metros). El problema principal con esta región es la carencia total de vías de comunicación que la hagan accesible y lo poco explorada que está. Quien sabe, en un futuro no muy lejano esta zona sea más estudiada y nos depare algunas sorpresas.

En segundo lugar, en la zona Falcón-Lara, unos 350 km al Este de la anterior, hay formaciones calizas de importancia que podríamos dividir las en dos zonas: una baja, cercana a la costa, en la que no se encontraron cuevas que pudieran servir para nuestros propósitos, y otra, ubicada en la Sierra de San Luís y estribaciones, donde hay una importante zona cársica con varias corrientes y cuevas importantes.

El problema es que la mayoría están alejadas de los centros poblados, y en parajes selváticos o de difícil acceso, por lo que fué descartada esta zona también.

En la zona central del país, y a 400 km de la anterior, se ubican varias zonas cársicas con cuevas importantes, como la de Alfredo Jahn (4.300 metros), Walter Doupouy (1.500 metros) y otras. Aquí se encaró el mismo problema: el alejamiento de las cuevas con respecto a los poblados y la falta de vías de acceso, unido al hecho de que las cuevas están dispersas.

Queda una última zona de interés: en el Oriente de Venezuela, y con centro de más importancia en el Distrito Caripe, a unos 350 km de la zona central del país.

Es esta una zona en pleno auge y que cuenta con excelentes vías de comunicación con las principales ciudades de esa zona del país. La región presenta características hidrológicas interesantes, y una gran cantidad de cuevas han sido exploradas por la Sociedad Venezolana de Espeleología.

De las cuatro regiones consideradas, la única que satisfizo plenamente las cuatro condiciones básicas a cumplir (a saber: La existencia de vías de acceso; la existencia de centros poblados de cierta importancia; que fuese una zona cársica importante a nivel nacional; que la instalación de este centro en la región fuese provechosa para la utilización de los recursos y su desarrollo) fué esta última, por lo que se escogió para el desarrollo del proyecto definitivo. Se hizo una primera lista que contenía unas 30 cavidades conocidas en la zona, de las que se seleccionaron 8 en principio, para someterlas al examen de determinantes.

Para la escogencia de la cueva estas fueron (tab. 1):

1. Que la cueva estuviese en un sitio de fácil acceso.
2. Proximidad de vías y poblaciones, para asegurar servicios y necesidades primarias.

3. Que la cueva tuviese zonas planas o recuperables, y que fuese de ciertas dimensiones mínimas.
4. Que tuviese aguas subterráneas perennes, para uso interno.
5. Con una fauna hipogea rica, sino en ella, en las cuevas cercanas de la región.
6. Con abundancia de espeleotemas.
7. De condiciones morfológicas normales, a ser posible.
8. Con terrenos planos o de poca pendiente en el exterior cercano a la cueva, para poder construir en él.

Tab. 1

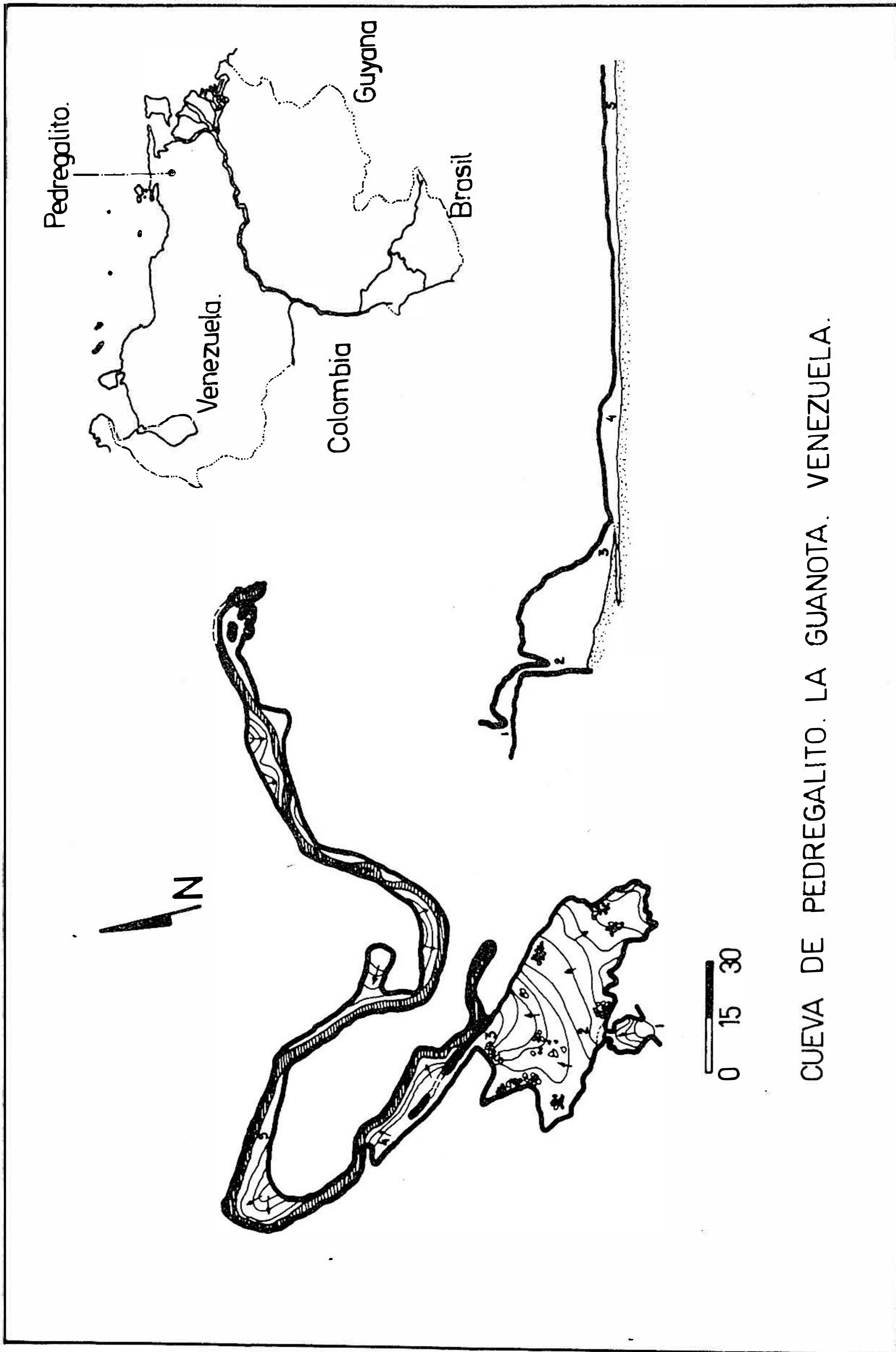
Nombre de la cueva	1	2	3	4	5	6	7	8
Quijano	si	si	no	si	si	si	no	si
Morocóima	si	si	no	si	si	si	si	no
Pedregalito	si	si	si	si	si	no	si	si
La Milagrosa	no	no	si	no	si	si	si	si
Gloria	si	si	no	no	no	no	no	si
Pancho León	si	si	no	no	si	si	no	si
Quácharo	si	si	si	si	si	si	si	si
El Agua	no	si	no	no	si	no	si	no

De estas, solamente pasaron dos cuevas por satisfacer más del 90 % de las condiciones solicitadas: Guácharo y Pedregalito. La cueva 1 del Guácharo es la mayor de Venezuela y Sudamérica, con 10.400 metros medidos y explorados hasta ahora. Se visitó la cueva con el propósito exclusivo de verificar cualitativamente y cuantitativamente las condiciones en sitio.

Resumiendo, el problema principal fué que los pedazos planos de cueva estaban localizados todos en la parte turística de la cueva, y se descartaba su utilización. A la parte no turística se pasa cruzando el Paso del Viento sumergido en el río, y tras buscar en estas galerías se encontró que solo el Salón del Derumbe podría servir, por ser bastante amplio, pero el piso está constituido por grandes bloques de barro en su mayor parte y no es regular, por lo que, unido a otros factores hacía difícil el aprovechamiento del salón.

A pesar de que se siguió por varios centenares de metros en las galerías principales, no se consiguió ningún espacio apto para su uso. En Pedregalito hubo más suerte.

Esta cueva tiene 500 metros de recorrido, y está a escasos 700 metros del pueblo de La Guanota. (Cueva 2.) Su primer y único salón mide unos 70 metros de largo por 30 de ancho y 25 de altura en su punto máximo.



CUEVA DE PEDREGALITO. LA GUANOTA. VENEZUELA.

Cueva 1.

A pesar de tener el piso cubierto casi totalmente de bloques, en sus 1.700 m² de area se estimó que se podrian recuperar para el uso unos 400 m² sin alterar mucho el ambiente. A este salón se llega después de una caída en un ángulo casi vertical (84°) de 26 metros de desnivel. Este desnivel se salvaría con un ascensor de acero y fiberglass que se deslizaría por una estructura portante de acero adosada a la pared de la sala. Para el piso se escogió una solución de losas standard (2 metros × 1) prefabricadas en concreto liviano, de venta en el mercado nacional y de facil reposición e instalación.

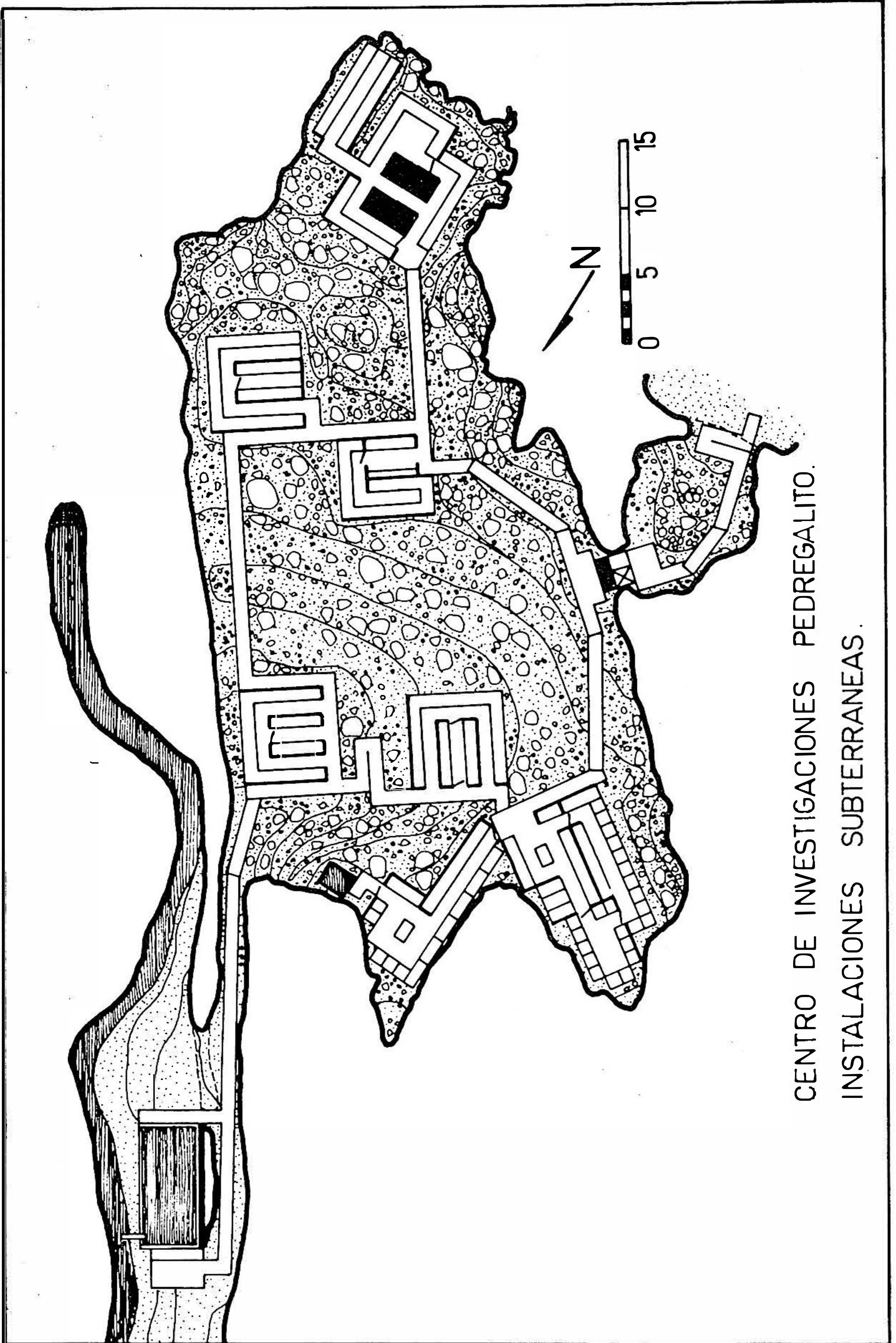
Estas losas irian apoyadas en zapatas terminales de concreto, construidas en sitio. De esta manera, el piso de trabajo va volado sobre el piso original de la cueva, variando en un mínimo porcentaje su configuración original.

Los espacios de trabajo se distribuyeron en tres núcleos principales, a saber: Núcleo para animales acuáticos, para animales de la tierra y animales del aire, o que ameriten jaulas en su cria y cuidado.

El criterio general seguido al diseñar los espacios ha sido el mayor aprovechamiento del espacio para la obtención de vivéros para animales, optando casi siempre por la forma lineal general de los espacios diseñados. Se trató de que en cada núcleo hubiese un espacio de trabajo general, donde el científico pasaría más tiempo que en el resto de los espacios. Se propone el uso de paneles separadores de espacios, para asegurar mayor independencia lumínica entre estos, y no interferir unos en otros durante su funcionamiento. Estos paneles también serían de medidas standard (2 × 1), prefabricados previamente e hincados en el piso con pequeñas bases de concreto; estarían confeccionados en poliuretano y fiberglass, con una estructura portante de aluminio. El equipamiento de los espacios seria mayormente de mesas (paneles de poliuretano y formica) de medidas standard, donde poder colocar los recipientes para animales, y algunos estanques de mayor capacidad, para animales acuáticos. Los estanques serian de concreto e irian apoyados directamente sobre el piso original de la cueva. En el tercero de los núcleos mencionados habria cuatro jaulas de malla metálica, para cualquier necesidad investigativa.

En realidad, se piensa que estos espacios deben tener la suficiente flexibilidad como para servir en un momento dado para cualquier otro tipo de animales que el propuesto originalmente, por lo que se dotó de servicio de agua corriente y aire comprimido al 50 % de los espacios, por ser estos servicios los que más privan en el uso del espacio. Los servicios de que se dispondría son:

agua corriente, que vendría directamente del rio, pasando primero por un estanque de almacenamiento de 50 m³, y después (siempre por medio de un sistema de bombeo) a un estanque elevado con respecto a los espacios de trabajo de 5 m³ de capacidad. Las bombas y el estanque de almacenamiento estarían en la galeria del rio, a unos 75 metros del salón principal, y el tanque elevado en la parte más alta del salón. Habría un sistema de recolección de aguas usadas, que las llevaría directamente al sifón donde el rio se pierde. Este rio tiene (para la época de las mediciones) un flujo de 0,35 m³/seg y en época de baja no llega a 0,06 m³/seg (60 litros). Debido a que la zona no tiene suministro directo



CENTRO DE INVESTIGACIONES PEDREGALITO.
INSTALACIONES SUBTERRANEAS.

Cueva 2.

de agua, este río aporta también el agua necesaria para la consumición en las instalaciones externas del centro de investigaciones, extraída por un sistema de bombas que la obtienen a unos 200 metros siguiendo la galería desde el salón. Otro servicio de que se dispondría sería aire comprimido. Las bombas de compresión de aire estarían ubicadas afuera, para aminorar el ruido y calor dentro de la cueva. La corriente eléctrica es de 24 V, además de una línea de 110 V, para el uso de ciertos aparatos que así lo necesiten. La luz usada será la fluorescente, por ser la que menos índice de transformación de energía en calor y luz infraroja produce, rebajando así la cuota de formación de algas y calor. Se calculó el watiage total a utilizar, que fué del orden de los 12.000 watios, a la capacidad total. Si esto sucede, el incremento de calor se establece en 27.000 BTU-hora, lo que sería equivalente a elevar el calor de toda la atmósfera del salón a 7.000 kilocalorías-hora. Haciendo la equivalencia, se comprobó que el incremento real de calor no pasaba de poquísimas décimas de grado, lo que hacía innecesario el uso de algún sistema de enfriamiento compensatorio. Así, la temperatura y humedad originales de la cueva (que fluctúan entre 19 y 22°C y 92 % respectivamente) no se alterarían sensiblemente. Habría también un sistema de intercomunicación telefónica entre los espacios de la cueva y el exterior. Los tubos de conducción de servicios serían de plástico, y estarían fijados a los paneles, paredes y losas con uniones-tipo de aluminio. Una vez afuera, habría dos tipos de edificaciones: una, residencias, que serían de dos tipos: apartamentos-tipo para familias o habitaciones individuales con servicios generales. El otro edificio estaría destinado a investigación.

De cuatro plantas (tres principales), la más baja tendría el acceso directo a la cueva (a menos de 10 metros), convirtiéndose ésta prácticamente en parte del edificio. Habría además depósito y talleres. La planta de acceso al centro tendría una sala de reuniones y usos múltiples, una biblioteca, salas de estudio, secretaría y oficina del director, hall de entrada y pequeño museo, y servicios generales. El piso superior, dedicado totalmente a Biología, tendría dos espacios de trabajo general, 4 de trabajo particular (para los investigadores permanentes), sala de colecciones, sala de autoclaves y sala esterilizada, para micología y bacteriología, además de baños. La tercera planta principal estaría destinada a Geología e Hidrología, con dos espacios generales de trabajo, dos de trabajo particular, análisis físico y químico de muestras, depósitos, sala de fotografía, sala de dibujo, y baños.

Como la cueva de Pedregalito no tiene espeleotemas, se decidió separar la actividad geológica de la biológica, trasladando la primera a Guácharo, que sí presentaba buenas condiciones para ello. En esta cueva, otro tipo de instalaciones se desarrollaron. Con las construcciones de superficie y de adentro de la cueva, queda copada la capacidad de alojamiento de la cueva, por lo que en un futuro, y bajo necesidades de crecimiento, este centro crecería por un sistema de sub-estaciones en otras cuevas de los alrededores, tal como hoy día sucede en Moulis (Francia).

**STUDY FOR THE IMPLANTATION IN VENEZUELA
OF AN UNDERGROUND SCIENTIFIC RESEARCH CENTER**

SUMMARY

This work refers to the installation and design possibility of a subterranean laboratory dedicated to diverse scientific research in Venezuela.

It is composed of:

- A. A short analysis about this kind of Research Center, based mainly on cave laboratories in Europe.
- B. Determination of fundamental activities that this center should realise in Venezuela.
- C. Election of the natural karst region and specifically the cave where the construction of this laboratory should be built.
- D. Speleometrical and physical study of the choosen cavern and the external area near the natural cave entrance.
- E. Design of all physical spaces in which the different investigative activities will be developed: biospeology, geology and hydrology.
The design has been made trying to intergrate the programmed activities in the natural cave space and its surroundings with minimum alterations of their original conditions.
- F. Special considerations about some specific problems relative to designing underground installations.
- G. The laboratory has been built in the Pedregalito cave, which is 503 meters long, and is located in La Guanota, near El Guácharo cave, which is the longest cave of South America (10.400 meters explored and mapped).

The underground installations are dedicated to Biospeology investigation, and the external buildings are dedicated to biospeology, geology, hydrology and residences.

The underground installations are located in a room of 1700 square meters and in the river gallery, and consist of three main nucleus: water animals, ground animals and air animals.

Db 028

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE EINIGER HÖHLENFAUNAELEMENTE IM LICHTE PALÄOGEOGRAPHISCHER VERÄNDERUNGEN AUF DER BALKANHALBINSEL

Milika A. Pljakić

Institut für Zoologie der Universität Beograd, Jugoslawien

Sowohl für die im Wasser lebende als auch für die terrestrische Krustazee-fauna der Balkanhalbinsel ist die Mannigfaltigkeit primitiver Organisationstypen charakteristisch. Das Entstehen neuer Formen, deren Expansion, Bestehen und teilweises Verschwinden, stehen in unmittelbarer Verbindung mit den dynamischen, auf der Balkanhalbinsel von der Mitte des Tertiärs an, besonders intensiven Veränderungen des Paläoreliefs.

In dieser Arbeit wird versucht, an einigen erforschten Beispielen die wechselseitige Bedingtheit der sukzessiven Änderungen im Paläorelief und der Entwicklungsgeschichte einiger Krustazeen näher zu beleuchten, bzw. zu bestimmen in welchem Maße die Wechselbeziehungen zwischen den Wasser- und Festlandpaläooekosystemen tertiären Alters in Heterogenität, Alter und Entstehen der Krustazee-siedlungen in Serbien zum Ausdruck kommen.

BEISPIEL DER DIFFERENZIERUNG DES KRUSTAZEENKOMPLEXES UNTER DEN SUKZESSIONSBEDINGUNGEN DES OEKOSYSTEMS IN DEN PARATETHYS-DERIVATEN

Die mannigfaltigste Crustacea-Gruppe im hydrographischen System des Paratethysbereichs bilden die Vertreter der Amphipoda. Die heutige Amphipoden-fauna stellt im pannonisch-ponto-kaspisch-aralischen Becken Relikte einer Krustazee-siedlung dar, die im Zeitraum der Aussüßung der Paratethys-gewässer entstand (Abb. 1). Von insgesamt 74 Reliktformen sind mehr als die Hälfte (38) auch im Flußgebiet des Schwarzen Meeres vertreten, wobei 25 Arten mit jenen des kaspischen Systems (Carauşu 1943) gemeinsam sind. Mit einem verhältnismäßig verlangsamten Tempo begann, höchstwahrscheinlich im Randgebiet der Paratethys, ihre Differenzierung bedeutend früher. Der Prozeß einer intensiven Radiation dieser Krebse steht in unmittelbarer Beziehung zur Weiterentwicklung des Brackwassermediums in größerem Raum und zur Kontinuität des brackischen Oekosystems während eines längeren Zeitraums.

Die Salinitätsregression sowie andere für die Entstehung des brackischen Oekosystems bedeutende Phänomene wurden von einer Individualisation der Paratethys auf einige Becken begleitet. Auf dem Gebiet Serbiens verursachten die Bewegungen im Karpato-Balkan-Massiv im Laufe des oberen Miozäns eine

Unterbrechung der Meeresenge (Abb. 2) zwischen dem pannonischen und dem dazischen Becken (Laskarev 1924). Zu Beginn des unteren Pliozäns (Stevanović 1951) wurde die Wasserkommunikation zwischen diesen beiden, bereits ausgesüßten Becken wiederhergestellt (Abb. 3).

Mit der Paratethysaufspaltung auf ein System von mehr oder weniger isolierten brackischen Becken wurde die Entstehung von endemischen Amphipodenarten begünstigt. Der Entstehungsprozeß von neuen Formen war jedoch von unterschiedlicher Intensität, was unter anderem auch durch die Verschiedenheit der Grösse der einzelnen Becken, der Kontinuität des Brackwassers in ihnen und der Isolationsdauer der Populationen bedingt war. Von 65 Brackarten und 9 Unterarten sind 31 Arten und 1 Unterart für das Kaspische Meer, 3 Arten für das Asowsche Meer, und 4 Arten sowie 5 Unterarten für das Flußgebiet des Schwarzen Meeres endemisch (Carauşu 1943).

Für die Radiation und Erhaltung dieser Krebsgruppe ist die Kontinuität des Brackwassermediums der isolierten Paratethysbecken von Bedeutung. Im Donaulauf durch Jugoslawien sind Amphipoden pannonisch-ponto-kaspischen Ursprungs mit 4 Gattungen und ungefähr 10 Arten und Unterarten vertreten (Pljakić 1952, 1965, 1967; Karaman 1953), im Unterlauf der Donau hingegen mit 10 Gattungen und ungefähr 38 Arten und Unterarten, im kaspischen System jedoch mit 19 Gattungen und gegen 60 Arten und Unterarten (Carauşu 1943, An der Lan 1967).

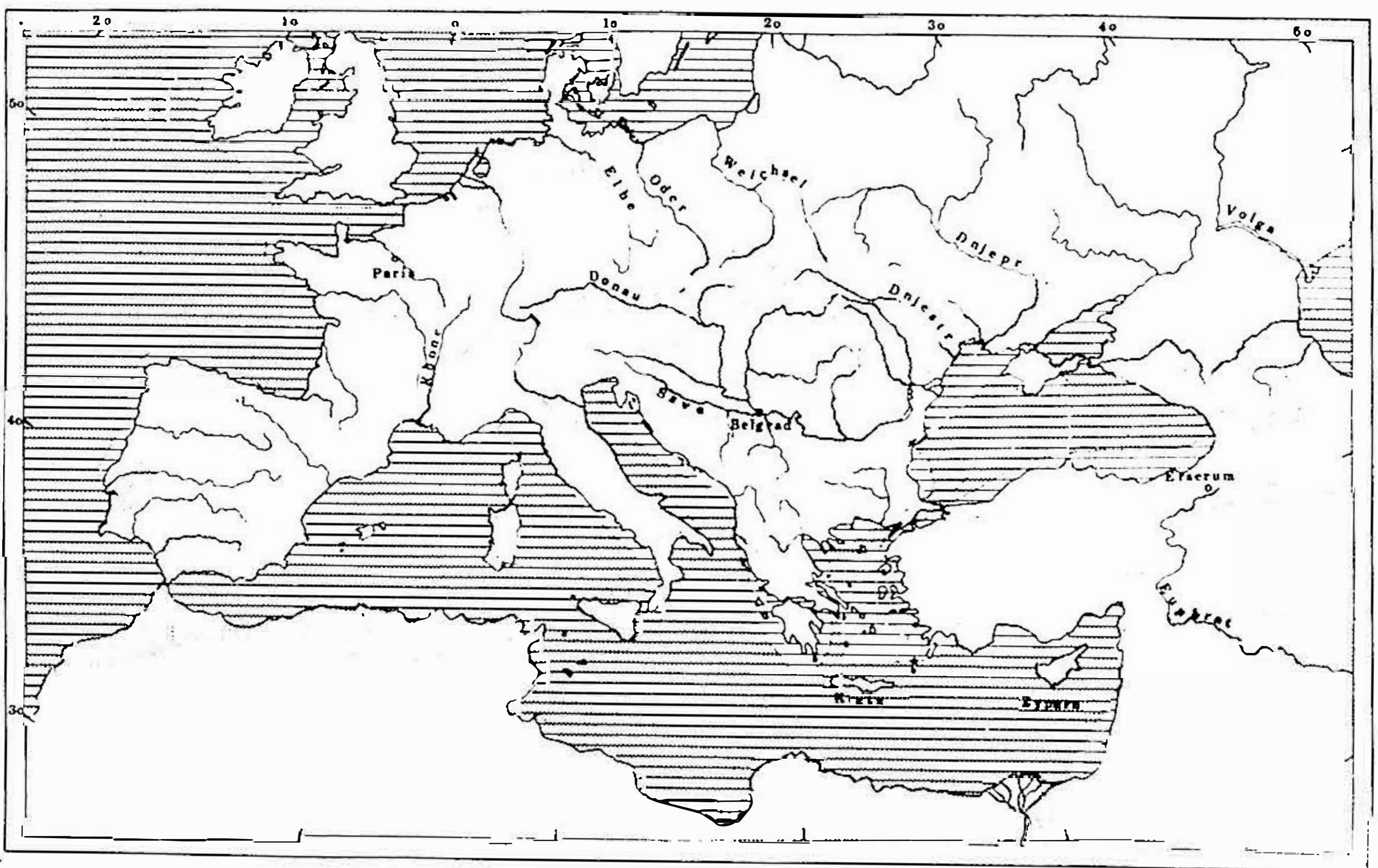


Abb. 1. Rekonstruktion der Tethys und Paratethys während des mittleren Miozäns (aus Laskarev 1924).

BEISPIEL DER DIFFERENZIERUNG VON KRUSTAZEENELEMENTEN UNTER DEN BEDINGUNGEN VOM TEKTONISCHEN UND PALÄOHYDROGRAPHISCHEN VERÄNDERUNGEN IM UFERNGÜRTEL DER DONAU DES DJERDAPGEBIETS

In der Entwicklung von endemischen Krustazeenelementen sind die durch die regressive Evolution der Paratethys bedingten Veränderungen im kontinentalen hydrographischen Netz von außerordentlicher Bedeutung. Die erforschten Exemplare neuer Amphipodenarten aus unterirdischen Flußläufen im Djerdapgebiet illustrieren die Kompliziertheit einer autochthonen Differenzierung dieser Formen. Im Gebiet des Kazans (Eisernen Tors) im Djerdap, unmittelbar auf der rechten Seite der Donau, wurden in unterirdischen Flußläufen von zwei, ungefähr 12 km voneinander entfernten Höhlen, zwei neue Arten der Gattung *Niphargus* (Pljakić, Handschrift) gefunden. Diese Höhlen sind jetzt im Donau-see versenkt.

Das Aussehen des Miroč Plateaus, in dessen Flußläufen neue Arten gefunden wurden, erfuhr im jüngeren Tertiär eine radikale Veränderung, unmittelbar in Verbindung mit der Entstehung des karpato-balkanischen Bogens sowie mit dem Formieren und Schwinden der Paratethys und der Bildung der Urdonau.

Nach Stevanović (1951) wird im Gebiet des Djerdaps die in der vorhergehenden Periode unterbrochene Kommunikation zwischen dem pannonischen und dem dazischen brakischen System ab Beginn des Pliozäns wiederhergestellt. Mit der Verflachung und dem definitiven Zurückziehen des nördlichen Randgebiets verschoben sich die maximalen Tiefenlinien des pannonischen Beckens

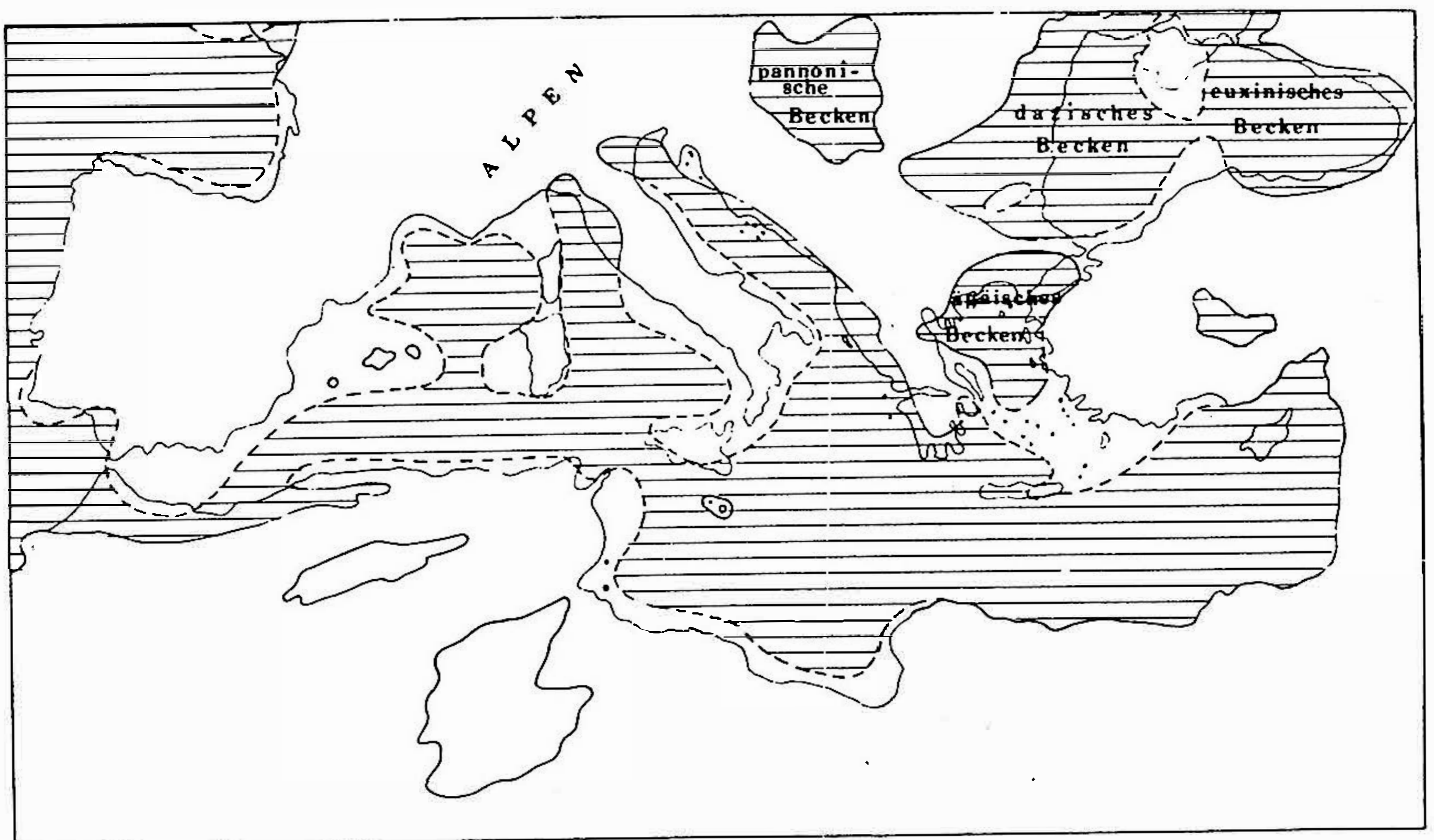


Abb. 2. Paläogeographie des Mittelmeers. Oberes Miozän: Sahelien-Pont (aus Furon 1950). Unterbrechung der Kommunikation zwischen dem pannonischen und dem dazischen Becken.

im oberen Pont südwärts, neue Uferteile erfassend. Mit dem progressiven Emporsteigen der Karpaten im Laufe des mittleren Pliozäns und infolge des unterschiedlichen Niveaus vom pannonischen und vom dazischen Becken, schnitt sich der Abfluß der Urdonau, den Djerdap-Canyon bildend, kräftig ein (Abb. 4). Infolge dieser Veränderungen erfuhr auch das paläohydrographische Netz des Uferngürtels eine Umgestaltung. Im mittleren Pliozän war, nach Milić (1965), das Miroč Plateau durch die Domination fluvialer Erosion gekennzeichnet. Manche Oberflächenflußläufe auf diesem Plateau verwandeln sich unter intensiver Karstifikation in unterirdische Flüsse und folgen dem Einschneiden der Urdonau (Abb. 5). Die neugebildeten unterirdischen Läufe werden Zentren der Mikroevolution genetisch plastischer Elemente und Areale autochthoner Differenzierung neuer Formen. Bei der Isolierung von Populationen in voneinander unabhängigen unterirdischen Flüssen auf dem Miroč Plateau wickelte sich eine Evolution neuer Formen in der Gattung *Niphargus* mit unterschiedlichen taxonomischen Charakteristiken morphologischer Organisation ab (Pljakić 1971).

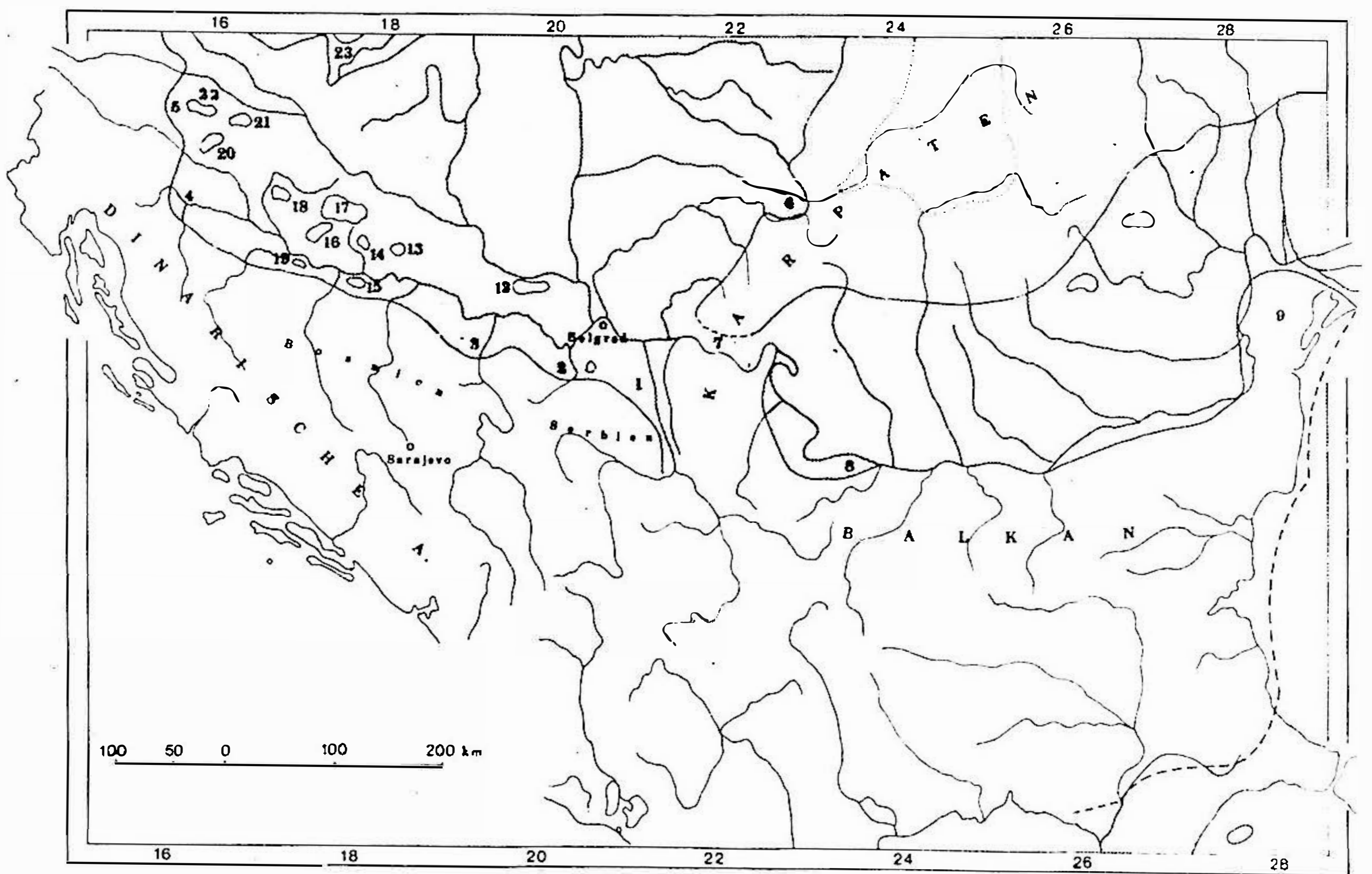


Abb. 3. Dazischer und südlicher Teil des pannonischen Beckens während des unteren Pliozäns — pontische Stufe s. str. (aus Stevanović 1951).

1. Moravabucht, 2. Kolubarabucht, 3. Tuzlabucht, 5. Steirische Bucht, 6. Banater Bucht, 7. Djerdap-Meerenge (Eisernes Tor), 8. Lomabucht, 9. Dobrudscha Halbinsel, 10. Thrakische Bucht.

Inseln: 11. Avala und Kosmaj, 12. Fruška Gora, 13. Dilj, 14. Požeška Gora, 15. Motajica, 16. Psunj, 17. Papuk, 18. Moslavina, 19. Prozara, 20. Zagrebačka Gora, 21. Kalik, 22. Ivančica, 23. Bakojska Šuma; mit punktierter Linie werden die Konturen des transsilvanischen Beckens bezeichnet.

BEISPIEL DER ENTSTEHUNG VON ENDEMISCHEN KRUSTAZEENARTEN UNTER DEN FORMIERUNGSBEDINGUNGEN DES KARPATO-BALKANISCHEN BOGENS IM GEBIET DER SÜDLICHEN KARPATEN VON OSTSERBIEN

In der heutigen Fauna Jugoslawiens sind zahlreiche Reliktformen von Oniscoidea erhalten geblieben. Die Mannigfaltigkeit dieser Krustazeenfauna kann, sowohl bei Oberflächen- als auch bei unterirdischen Aufenthaltsorten, nicht nur mit der Kontinuität des alpbalkanischen Festlands im Laufe des Paläogens sondern auch mit den Veränderungen dieses Festlands während der Entstehung der Dinariden und Karpato-Balkaniden in Verbindung gebracht werden (Abb. 6). Gerade diese Teile der auf dem Balkanfestland befindlichen Alpen werden Zentren autochthoner Differenzierung endemischer Gattungen und Arten, darunter auch der Familie Trichoniscidae. Die Radiation dieser Gruppe wird in erster Linie durch ihre Evolution in den durch Verkarstung entstandenen Aufenthaltsorten intensiviert.

Die neuesten Erforschungen der Trichoniscidenfauna weisen auf einen ausserordentlichen Reichtum endemischer Formen in Höhlen des intrakarpatischen Gebiets von Serbien (Pljakić 1970, 1972), in Höhlen Rumäniens, und insbesondere Bulgariens (Vandel 1946, 1965, 1967; Guéorguiev & Beron 1962) hin. Mit der Bildung und den Veränderungen im Aussehen des karpato-balkanischen Gebiets bekommen auch seine biogeographischen Merkmale einen anderen Charakter. Den Trichonisciden nach zu urteilen, werden auch in

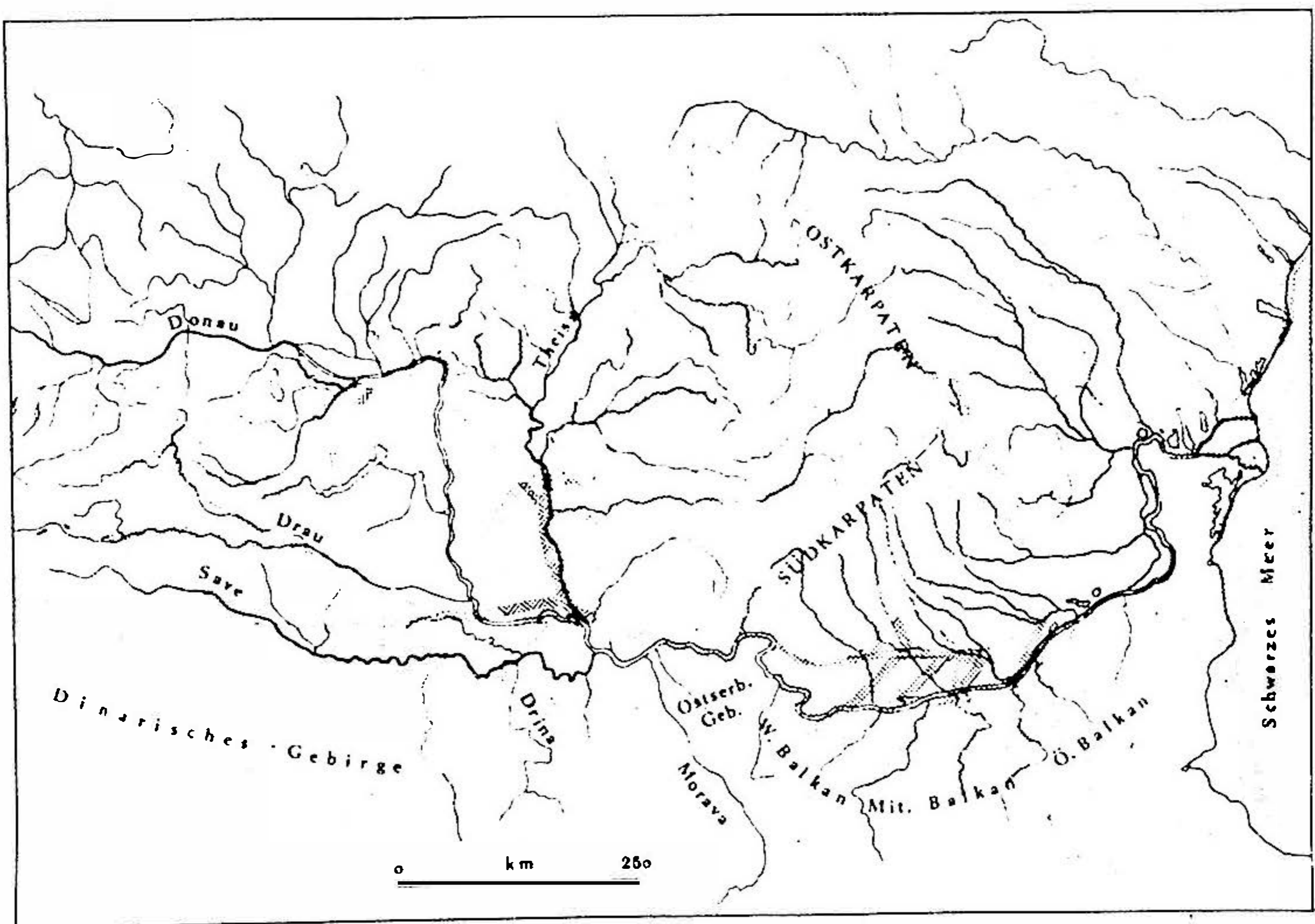


Abb. 4. Die Paläogeographie der Donau: Gewässer im Ältest- und Alt-Pleistozän (nach Fink 1967).

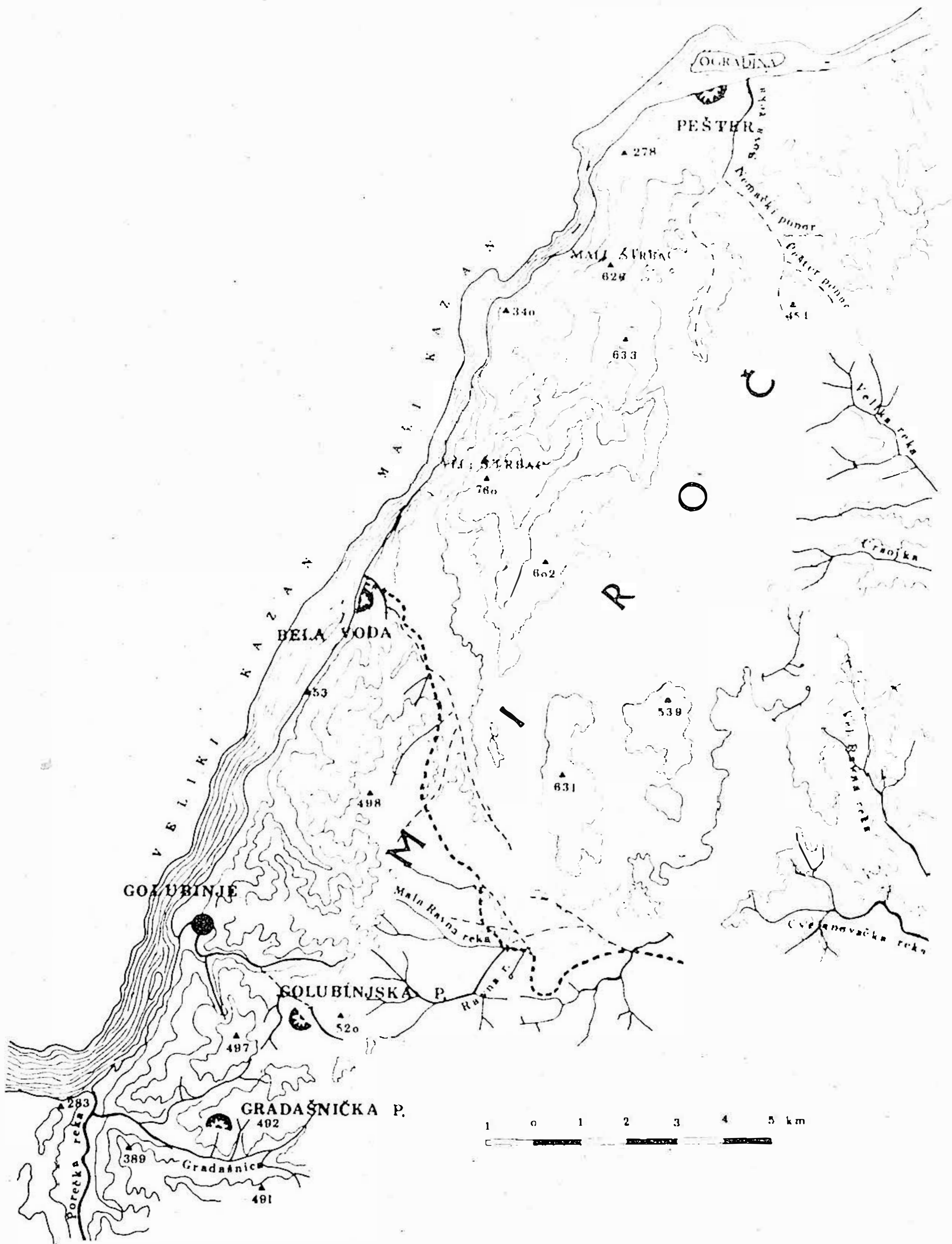


Abb. 5. Der Donaustrom im Djerdapgebiet (Eisernes Tor) mit Elementen des Reliefs vom Miroč Plateau. In unterirdischen Wasserläufen der Höhlen Bela Voda und Pešter wurden verschiedene Arten der Gattung *Niphargus* festgestellt.

diesem Gürtel, ähnlich den Dinariden, die Möglichkeiten in der Verbreitung alpiner Elemente tertiären Alters verwirklicht. Die Heterogenität dieser Krustazeengruppe wird durch Bildung neuer Formen erhöht, parallel mit der Verbreitung des Areals in Oberflächen-, insbesondere aber in unterirdischen Standorten. Schließlich sind die Karpato-Balkaniden auch als eines der Refugialgebiete der Festlandfauna anzusehen, aus dem heutigem Trichoniscidenelemente Mitteleuropas stammen, da in der Postpliozänperiode, infolge von Glaziationen, die Fauna der Alpen und Mitteleuropas wiederholter Destruktion ausgesetzt war.

**BEISPIEL WECHSELSEITIGER DISTRIBUTIONSBEDINGTHEIT
DER ARCHAISCHEN KRUSTAZEENELEMENTE UND DER
KONTINUITÄT LIMNISCHER MITTE IM INTRAKARPATISCHEN
GEBIET VON OSTSERBIEN WÄHREND DES TERTIÄRS**

Die Eigentümlichkeiten der Stenasellinenfauna sind oft Gegenstand von Erörterungen der Systematiker, Biogeographen und Ökologen. Die primitive Organisation dieser archaischen Isopodenkrebse war die Grundlage für die Zusammenfassung der bisher bekannten Arten und Gattungen in die gesonderte Unterfamilie Stenasellinae, „... deren Beziehungen“, wie Magniez (1966) betont, „zu den verschiedenen Gruppen der heutigen Aselotten noch zu präzisieren sind“. Von diesen Gattungen ist Stenasellus s. str. die verschiedenartigste im größten Areal (von der Elfenbeinküste bis Turkestan). Die höchste Radiation erreicht Stenasellus im nördlichen Mediterrangebiet, in dem die Zahl endemischer Formen auf der Balkanhalbinsel eine hervorragende Stelle einnimmt.

Über das Alter der Stenasellus-Fauna in den kontinentalen Gewässern sowie über die Wege ihrer Kolonisation im hypogäischen Standorten bestehen widersprechende Anschauungen. Die Annahme von Stenasellus als Relikt tertiärer Süßwasser (Stammer 1936) wurde von gewissen Biogeographen an einigen

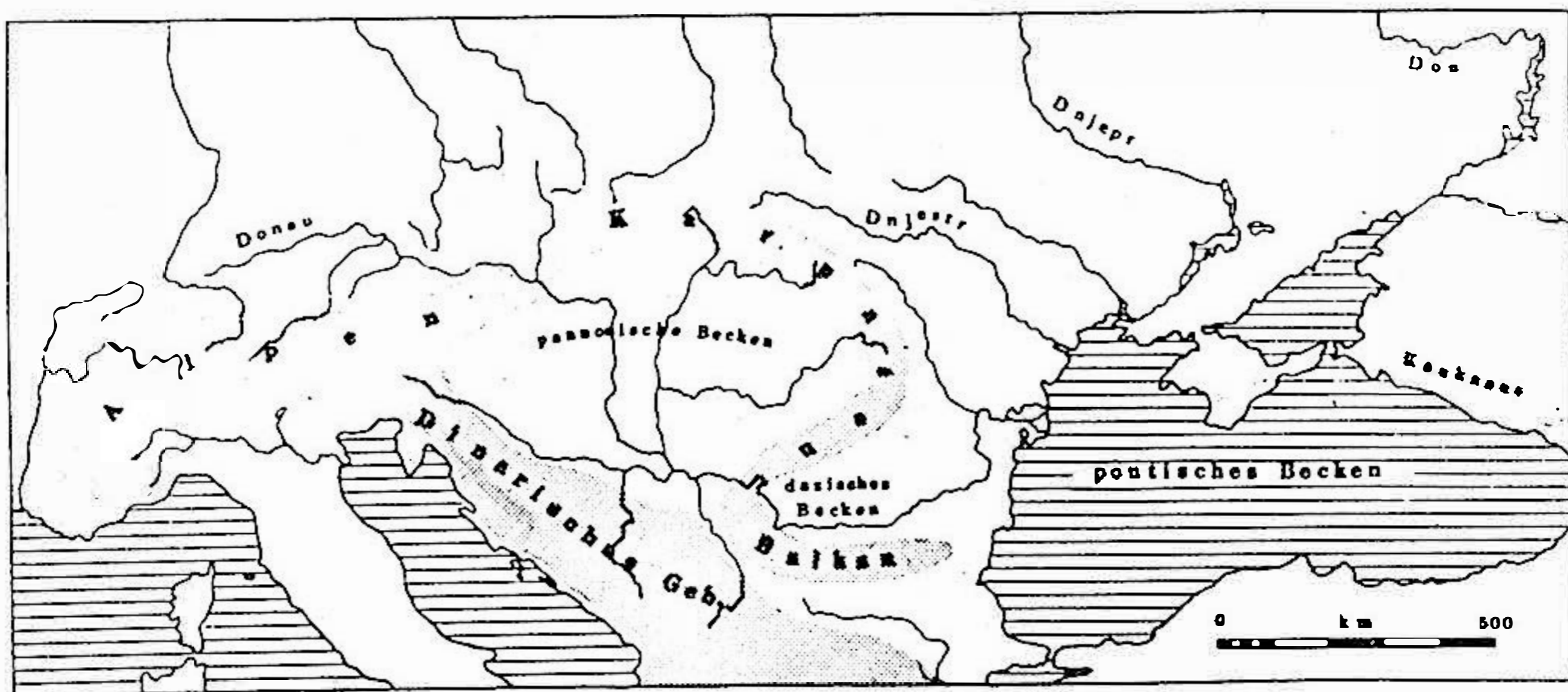


Abb. 6. Alpenmassiv und seine Ausläufer auf der Balkanhalbinsel (aus Fink 1967).

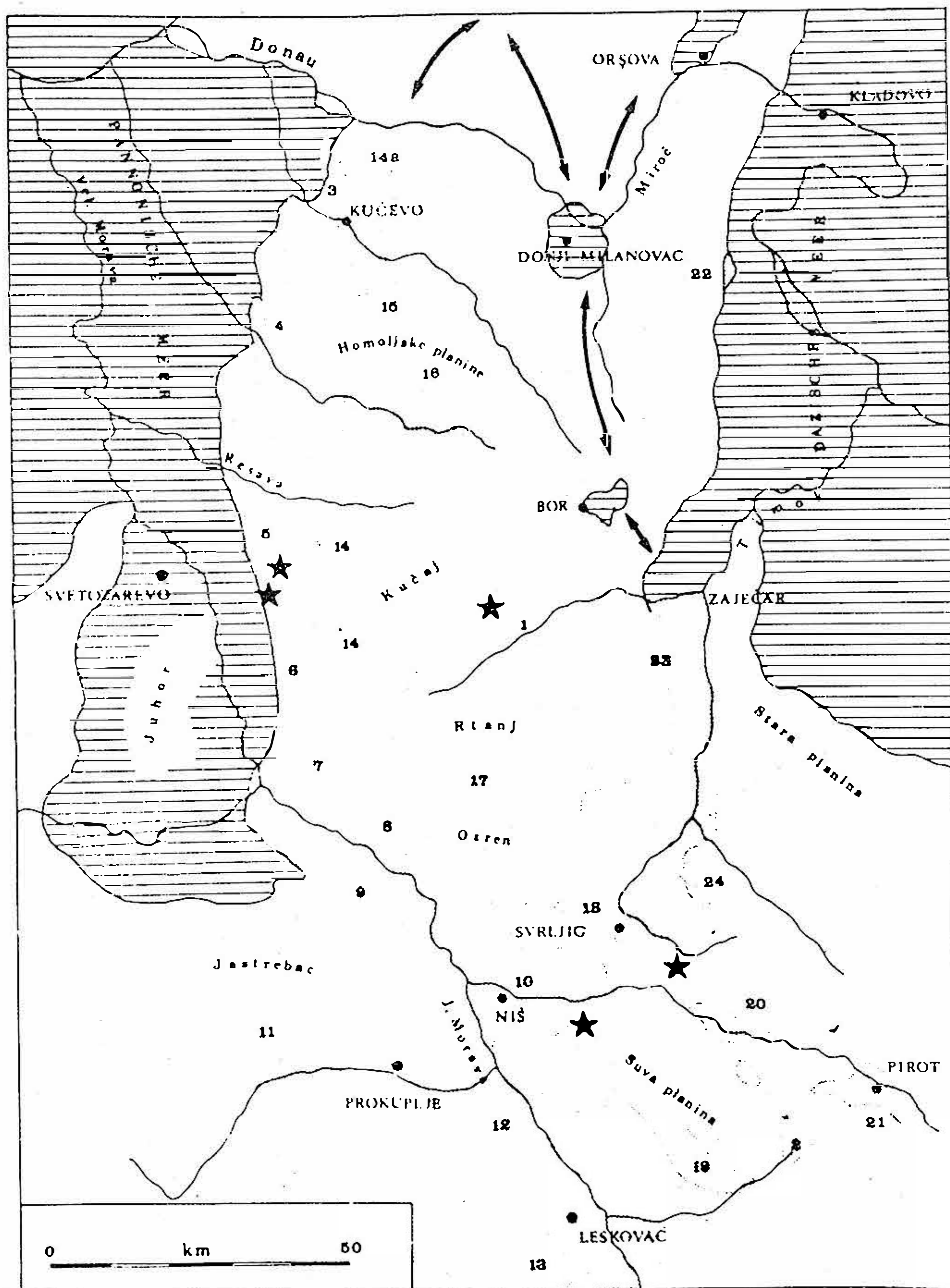


Abb. 7. Verteilung der tertiären Meeres- und Seebecken von Ostserbien (nach Stevanović 1967). Die Fundorte von *Stenasellus gorgjevici* im intrakarpatischen Gebiet werden mit Sternchen bezeichnet.

Erläuterung: schraffiert — miozänische Buchten des Pannonischen und Dazischen Meers während der maximalen Ingression (Torton — unteres Sarmat). Pfeile zeigen die Richtung der transkarpatischen Meerenge (Donji Milanovac-Borska Slatina-Orşova) während des Torton. Zahlen 1–24, tertiäre Seebecken (03, M1–3, P1 1–3): 1. Bogovina (03), 2. Lužnica (03–?), 3. Vuković (M1), 4. Stamnica–Melnica (M1–M2), 5. Bigrenica (M2), 6. Popovac (M1–3), 7. Ražanj (P1 1), 8. Aleksinac (M1–3), 9. Kruševac (Östlicher Teil des Beckens, M2–3), 10. Niš (M3–P1 1), 11. Toplica (M1–3), 12. Dobrič (M2–3), 13. Leskovac (M3–P1 1), 14. Senj–Resava Becken (Strmosten, Ravna Reka, Senje, Sisevac, M1), 14a. Rakova Bara (M1), 15. Zvižd (M2–3), 16. Žagubica (M3–P1 1), 17. Soko Banja–Šarbanovac (M2–3–P1), 18. Svrljig (M2), 19. Zaplanje (M2–3), 20. Bela Palanka (P1), 21. Pirot (P1), 22. Aliksar (M1), 23. Knjaževac–Zvezdan („Timok Becken“, M1–2), 24. Manojlica–Podvis (im tektonische Graben, M1–2).

erforschten Arten dieser Gattung (Chappuis nach Racovitza 1950, Birstein 1951, Birstein & Starostin 1949) unterstützt und weiter entwickelt.

Arcangeli (1938) ist jedoch, nach Magniez (1971), der Ansicht, daß *Stenasellus*, als typisches kavernikoles Relikt, von marinen litoralen euryhalinen Formen abstammt, und durch ein Kommunikationssystem zwischen marinen Litoralwassern und hypogäischen Gewässern ins Karstgebiet gelangte.

Ohne Anmaßung, daß in dieser Arbeit Verallgemeinerungen über den biogeographischen Status aller jugoslawischen Arten der Gattung *Stenasellus* geboten werden, können Angaben über die Distribution von *S. gjorgjevici* in Serbien bei der Beleuchtung dieser noch ungenügend erforschten Frage nützlich sein.

Die von Racovitza (1924) beschriebene Art *S. gjorgjevici* aus der Ravanica-Höhle wurde gelegentlich unserer Forschungen auch in anderen Höhlen des Intrakarpatengebiets festgestellt. Karamans Fundort (1954) dieser Art stammt aus Westserbien (Höhle in der Nähe von Ivanjica).

Aus der Distribution von *S. gjorgjevici* und nach den Angaben über die Entwicklungsgeschichte des Intrakarpatengebiets kann man *Stenasellus* als sehr alten Kolonisator der kontinentalen Gewässer von diesem Teil des alpbalkanischen Festlands betrachten. In diesem Gebiet bestanden schon am Ende der Kreide Möglichkeiten für die Kolonisierung der Binnengewässer damaliger Gebirgsmassive aus dem sie umgebenden Meer.

Mit der kontinentalen Phase im Laufe des Paläogens war die Kontinuität der Binnengewässer gesichert. Schon seit dem oberen Oligozän (Luković 1935) und im Laufe des jüngeren Tertiärs wird das von der Außenseite durch die Ingression der Paratethys umrandete Intrakarpatengebiet (Abb. 7) durch ein System von untereinander verbundenen Seen charakterisiert (Cvijić 1911, Stevanović 1967). Durch Aufspaltung dieses lakustrischen Systems und mit seinem Verschwinden am Ende des Neogens erhält das hydrographische Netz sein heutiges, in der Postpliozänperiode unbedeutend modifiziertes Aussehen.

Die Distribution von *S. gjorgjevici* in der Region des einstigen lakustrischen Systems von Ostserbien, dem die paläogene Festlandphase voranging, unterstützt die Anschauung von Cvetkov (1967) über Alter und Ursprung der gleichnamigen Gruppe dieser, hauptsächlich balkanischen Arten.

Die Artengruppe *gjorgjevici* konnte, nach Cvetkov, aus irgendwelchen *Stenasellus* vom Küstengürtel des alpbalkanischen (= nordägäischen) Festlands höchstwahrscheinlich am Ende des Mesozoikums entstehen. Am Anfang des Tertiärs, als sich dieses alte Festland ausdehnte, entfernte sich auch *Stenasellus* von der Küstenlinie, so dass schon im Laufe des Eozäns die definitive Gestaltung des Areals von *Stenasellus* aus der Artengruppe *gjorgjevici* beginnt.

In Anbetracht der in dieser Arbeit angeführten Beispiele ist die Entwicklungsgeschichte und die Heterogenität der Krustazeenfauna in Serbien Resultat der Entstehung neuer Evolutionszentren, und zwar unter Bedingungen äußerst dynamischer Veränderungen von Festland- und Wasserbecken unterschiedlichen geologischen Alters.

LITERATUR

- AN DER LAN H., 1967: Tiergeographie der Donau. In: Limnologie der Donau, Stuttgart, 3, 316—326.
- BIRSTEIN Ja. A., 1951: Presnovodne osliki (Asellota). In: Fauna SSSR, Rakoobraznye, Moskva, 7, 5, 1—142.
- BIRSTEIN Ja. A., Starostin J. V., 1949: Novyi dlya SSSR rod vodyanyh oslikov (Stenasellus) iz Turkmenii i ego znachenie dlya zoogeografii srednei Azii. Dokl. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 69, 5, 691—694.
- BOGDANOVIĆ P., 1970: Turon — donji senon. Mاستriht. In: Paleogeografija i magmatizam Karpato-Balkanida SFRJ. Elab. Rud. — geol. fak. Beograd.
- CARAUSU S., 1943: Amphipodes de Roumanie. I. Gammaridés de type caspien. Monographia, București, 1, 1—293.
- CVETKOV L., 1967: Otnosno stenazelusnata fauna na Balkanskiya poluostrov i proizhoda na stenazelusite. Izv. Zool. Inst. Muz. Sofia, 23, 139—165.
- CVIJIĆ J., 1911: L'ancien lac égéen. Ann. Géogr. Paris, 20, 233—259.
- FINK J., 1967: Die Paleogeographie der Donau. In: Limnologie der Donau. Stuttgart, 2, 1—50.
- FURON R., 1950: Les grandes lignes de la paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). Vie et Milieu, Paris, 1, 2, 131—162.
- GUÉORGUIEV V., Beron P., 1962: Essai sur la faune cavernicole de la Bulgarie. Ann. Spéléol. Moulis, 17, 2, 285—441.
- KARAMAN S., 1953: Pontokaspijski amfipodi u fauni Jugoslavije. Acta Mus. Mac. Sci. Nat. Skopje, 1, 2, 21—60.
- KARAMAN S., 1954: Über die jugoslawischen Stenasellus-Arten. Fragm. Balcanica Skopje, 1, 2, 7—19.
- LASKAREV V., 1924: Sur les équivalents du Sarmatien supérieur en Serbie. Rec. Trav. off. à J. Cvijić, Beograd, 73—85.
- LUKOVIĆ M., 1935: A contribution to the geological history of the Tertiary lakes in the Balkan Peninsula. Verh. Int. Ver. Limnol. 7, 122—134.
- MAGNIEZ G., 1966: Contribution à la systématique des Stenasellinae d'Afrique (Crustacés, Asellotes). Int. J. Speleol. Amsterdam, 2, 1—2, 173—190.
- MAGNIEZ G., 1971: Les milieu de vie de Stenasellus virei Dollfuss, 1897 (Crustacé, Asellote troglobie): données préliminaires. Int. J. Speleol. Amsterdam, 3, 3—4, 390—421.
- MILIĆ Č., 1965: Morfologija kraške oaze Miroća. Zborn. rad. Geogr. inst. „J. Cvijić“, Beograd, 20, 15—56.
- PLJAKIĆ M. A., 1952: Novo nalazište ponto-kaspijskog amfipoda Pontogammarus obesus u srednjem Dunavu. Arh. biol. nauka, Beograd, 3, 3—4, 131—139.
- PLJAKIĆ M. A., 1965: Distribution und Struktur der Populationen einiger pontokaspischer Amphipoden in der Donau. Arh. biol. nauka, Beograd, 17, 1—2, 77—82.
- PLJAKIĆ M. A., 1965: Distribution und Struktur einiger Donauamphipoden stromabwärts von Golubac. Arh. biol. nauka, Beograd, 17, 4, 19P—20P.
- PLJAKIĆ M. A., 1967: Distribution and structure of populations of pontocaspian Amphipods in the Danube upstream from Belgrade. Arh. biol. nauka, Beograd, 19, 1—2, 11P—12P.
- PLJAKIĆ M. A., 1968: Beitrag zur Kenntnis der Gattung Sphaeromides Dollfuss, 1897, in Jugoslawien — Sphaeromides bureschi serbica ssp. n. Glasn. Prirod. Muz. Beograd, 23B, 225—239.
- PLJAKIĆ M. A., 1970: Nouvelles espèces des Isopodes terrestres dans les grottes de la Serbie (Yougoslavie). Glasn. Prirod. Muz. Beograd, 25B, 305—320.
- PLJAKIĆ M. A., 1971: Différenciation des Amphipodes dans les conditions de la genèse du relief et de l'évolution du système hydrographique danubien en Serbie orientale. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. Hamburg, 9, 2, 156—158.
- PLJAKIĆ M. A., 1972: Un nouveau troglobie de la faune de Serbie dans la région de l'arc

- alpin karpato-balkanique: *Trichoniscus buturovici* sp. n. *Wiss. Mitt. Landesmus. Bosn. Herzeg.*, Sarajevo, 2C, 159–165.
- PLJAKIĆ M. A., 1972: Un nouvel élément de la faune cavernicole en Serbie orientale: *Hyloniscus stankovici* sp. n. *Glasn. Prirod. Muz. Beograd*, 27B, 85–93.
- RACOVITZA E., 1924: Diagnoses des genres *Asellus* et *Stenasellus*, et description de deux *Stenasellus* nouveaux. *Bull. Soc. Sci. Cluj*, 82–92.
- RACOVITZA E., 1950: Asellides — Première série: *Stenasellus*. *Arch. Zool. Exp. gén.*, Paris, 87, 1–94.
- STAMMER H., 1936: Eine neue Höhlenwasserassel aus Spanien, *Stenasellus buchneri* und die Verbreitung der Gattung *Stenasellus*. *Zool. Anz.*, Leipzig, 114, 137–141.
- STEVANOVIĆ P., 1951: Donji pliocen Srbije i susednih oblasti. *Pos. izd. SANU* 187, Geol. inst. Beograd, 2, 1–361.
- STEVANOVIĆ P., 1967: Tercijar. Geološki pregled Karpato-Balkanida istočne Srbije. VIII. Kongr. Karp.-balk. asoc. Beograd, 81–98.
- VANDEL A., 1946: Isopodes terrestres récoltées par M. le Professeur P. Remy au cours de ses voyages dans les régions balkaniques. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 11. sér., 8, 152–194.
- VANDEL A., 1964: Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Ed., Paris, 1–619.
- VANDEL A., 1965: Les Isopodes terrestres et cavernicoles de la Bulgarie. *Ann. Spéléol. Moulis*, 20, 2, 243–270.
- VANDEL A., 1967: Les Isopodes terrestres et cavernicoles de la Bulgarie (Seconde partie). *Ann. Spéléol. Moulis*, 22, 2, 331–365.

Db 029

ON THE ECOLOGY OF THE ALLEGEDLY CAVERNICOLOUS BEETLES, WITH REMARKS ON THE CLASSIFICATION OF THE ALLEGED CAVE FAUNA

Egon Pretner

Institute of Karst Research, Postojna, Yugoslavia

During the last years numerous cases have been reported of allegedly cavernicolous beetles occurring outside caves. In northern Italy and Yugoslavia such species, among which some highly differentiated ones, are numerous. The conditions for their presence are a low temperature and high humidity. For this reason the same species may occur at low altitudes in caves only (troglobites), at higher altitudes on the surface in forests underneath deeply embedded stones and boulders (endogeous), in high mountains also near the snow (nivicole).

The primary habitat of these cave beetles consists of fissures in the karst massifs. The statement, that cave beetles are really fissure-dwellers is proved by the fact that a great many species occur in old, sometimes quite shallow (4—5 meters long) mine galleries and during road construction they are found on excavation walls. The cave beetles have emerged from their fissures into the caves and thus the caves constitute a secondary habitat. Some species occurring at low altitudes can be found under stones and boulders, but only from autumn to spring; during the warmer season they retire into the more humid and cooler deeper layers.

Several genera of cave beetles (f. i. *Astagobius*, *Spelaeodromus*) are bound to low temperatures. The microclimate differs however from cave to cave. Thus the same species may be found in the entrance zone of one cave, in the deep parts of the next. It is the local temperature and humidity that determine the presence of the animal.

The occurrence of cave beetles is therefore determined by the prevailing microclimatical conditions, be it inside a cave or outside.

In this respect none of the generally used classifications based on *Schiner's* classification into trogloxene, troglophile and troglobitic species is applicable on the alleged cave beetles.

Db 030

CONSIDÉRATIONS SUR L'ÉCOLOGIE DES COLÉOPTÈRES CAVERNICOLES

Gheorghe Racoviță

Institut de Spéléologie "E. Racovitza", Section de Cluj – Roumanie

Les recherches concernant l'écologie des coléoptères cavernicoles, malgré le fait qu'elles ne sont point nombreuses, ont déjà mené à l'esquisse de plusieurs considérations à caractère plus général, parmi lesquelles la plus importante se rapporte au fait que les populations de coléoptères vivant dans les grottes ne sont pas stables, mais présentent des variations plus ou moins importantes de leur densité. On sait aussi que ces variations sont liées soit à l'action des changements qui apparaissent au niveau du cadre physique d'une grotte, principalement au niveau topoclimatique, soit au comportement biologique propre pour une espèce donnée.

Outre des observations plus anciennes et, par la suite, moins rigoureuses, ces conclusions sont dûes surtout aux recherches poursuivies dans diverses grottes sur les variations numériques des populations de coléoptères cavernicoles qui y habitent. Ce genre d'étude a débuté par les observations de M. Cabidoche (1963, 1966) sur les *Aphaenops* du Gouffre de la Pierre Saint-Martin et il a été complété par les recherches de C. Juberthie (1969) sur l'*Aphaenops cerberus* de la Grotte de Sainte-Catherine et par celles faites sur le *Pholeuon* (s. str.) *proserpinae* glaciale de la grotte Ghețarul de la Scărișoara et sur le *Pholeuon* (*Parapholeuon*) *moczaryi* de la grotte de Vadu-Crișului (G. Racoviță, 1970, 1971). Nous disposons donc jusqu'à présent de quatre séries de données concernant tant des espèces différentes, que des grottes à particularités physiques différentes. Mais ces données sont parfaitement comparables, en premier lieu à cause du fait qu'elles ont été obtenues par la même méthode — celle des échantillons mensuels établies dans des stations de comptage, à l'aide d'appâts.

Les résultats des recherches ont confirmé dans tous les cas l'existence d'une variation quantitative à caractère saisonnier des populations de coléoptères cavernicoles. Mais la signification d'une telle variation n'est pas toujours la même.

La population de *Ph. proserpinae* glaciale qui se trouve dans les parties profondes de la grotte Ghețarul de la Scărișoara est sujet à une variation qui présente, d'une part, une périodicité nettement saisonnière et qui se produit, d'autre part, dans les conditions d'un topoclimat plus ou moins stable, mais dépourvu, en tous cas, d'une périodicité semblable (G. Racoviță, 1970). Il en résulte que cette population doit manifester un cycle de reproduction, décelable justement à la suite du fait que le topoclimat apparaît comme un facteur invariable. On a pu constater aussi, à l'appui de cette interprétation, que la proportion des jeunes augmente d'une manière statistiquement significative justement

pendant l'intervalle durant lequel la densité générale de la population diminue. Le comportement spécifique du *Ph. proserpinae* glaciale, ainsi que la manière dont il peut être interprété, réactualise une opinion plus ancienne de R. Jeannel (1943), conformément à laquelle la reproduction des coléoptères troglobies devrait se dérouler plutôt dans le réseau de fentes des massifs calcaires, qui offre un milieu plus stable et, en conséquence, plus approprié aux conditions de ponte et de développement larvaire. En effet, des travaux expérimentaux ont démontré que les stades larvaires des coléoptères cavernicoles demandent des conditions microclimatiques bien plus rigoureuses (S. Deleurance, 1962, 1964), de sorte qu'on peut parler d'un biotope de ponte différent du biotope d'existence, ce dernier pouvant être plus large et plus variable.

Dans la discussion concernant l'existence ou l'inexistence d'un cycle reproductif chez les coléoptères troglobies, et en général chez toute la faune cavernicole, on doit faire une distinction claire entre le cycle reproductif proprement-dit et le cycle écologique. A la base de ce problème se trouve le fait bien connu et élémentaire que l'apparition d'un cycle reproductif est le résultat des variations cycliques des conditions d'existence, chaque espèce trouvant au cours de l'année une période optimale pour sa reproduction. Mais, à la longue, cette cyclicité se transforme en un élément de comportement propre pour l'espèce en question, un élément déterminé par des causes internes et qui, par la suite, n'est plus influencé par les facteurs externes du milieu. Pour les animaux cavernicoles il s'agit donc de préciser quel est le degré d'involution où ceux-ci sont arrivés, c'est-à-dire en quelle mesure les espèces troglobies, vivant dans un milieu plus stable que celui d'origine, ont perdu cet élément de comportement qui se traduit par l'existence du cycle reproductif. Plusieurs étapes successives peuvent être envisagées : une espèce conserve entièrement sa périodicité reproductrice primaire; une espèce se reproduit tout le long de l'année, mais présente un maximum reproductif saisonnier; une espèce présente une reproduction périodique ou un maximum reproductif déterminé d'une manière directe par la périodicité de la variation des facteurs physiques; une espèce ne présente plus aucune trace de périodicité dans sa reproduction.

En considérant le problème de la reproduction chez les coléoptères cavernicoles, on doit donc tenir compte de deux faits importants. D'une part, qu'une grande partie des populations ne vivent pas dans un milieu invariable et, par conséquent, elles peuvent présenter une périodicité reproductrice ou seulement un maximum saisonnier de reproduction faisant partie intégrante de leur cycle écologique; cela veut dire que la variation même des conditions physiques imprime une certaine périodicité dans la reproduction des animaux. D'autre part, que le comportement d'une espèce dans des conditions expérimentales n'illustre pas d'une manière obligatoire le phénomène naturel qui a lieu au niveau de toute la population; si, dans des conditions expérimentales uniformes, une espèce se reproduit de la même manière tout le long de l'année, cela ne signifie donc pas que cette espèce présente, dans son milieu naturel, une périodicité reproductrice, quoique cette périodicité n'appartient plus à un cycle physiologique de reproduction.

On peut résumer toutes ces observations, pour en conclure, en considérant que les coléoptères troglobies ont perdu en général leur cycle physiologique de reproduction, comme les travaux de S. Deleurance (1962, 1963, 1964) le démontrent, mais que, dans le milieu naturel des grottes, les variations à caractère périodique des facteurs physiques déterminent sans doute une périodicité dans la reproduction aussi, donc un cycle écologique de reproduction (S. Deleurance, 1964, C. Juberthie, 1969, G. Racoviță, 1970).

Les données se rapportant à la dynamique de la population de *Ph. proserpinae* glaciale montrent, pourtant, qu'une certaine périodicité peut se manifester aussi dans un milieu à topoclimat dépourvu de variations cycliques et, pour pousser plus loin les connaissances concernant la reproduction des coléoptères cavernicoles, c'est justement dans de telles conditions de topoclimat stable qu'on devrait effectuer les prochaines recherches. Car, en effet, les meilleurs résultats dans cette direction ne peuvent être obtenus que si les conditions d'expérimentation reproduisent aussi, et le plus fidèlement possible, les caractéristiques du milieu naturel dans lequel se déroulent les phénomènes étudiés.

Les variations numériques des populations de coléoptères cavernicoles qui peuvent être suivies lorsque des modifications trop grandes des facteurs physiques n'interviennent pas, ont permis de préciser aussi un autre élément spécifique pour le comportement de ces populations — la propriété d'autorégulation (G. Racoviță, 1973). Cette propriété a pu être mise en évidence pour la population de *Ph. proserpinae* glaciale qui occupe la Petite Réserve de la grotte de Scărișoara (G. Racoviță, 1970), ainsi que pour celle de *Speonomus infernus* de la Grotte de Sainte-Catherine (C. Juberthie, 1969). L'autorégulation se traduit par le fait que la grandeur de la population à un moment donné est le résultat non pas de l'intervention plus ou moins accentuée d'un facteur quelconque, mais des interactions qui s'établissent entre les membres de celle-ci. Elle est donc spécifique soit pour les espèces qui jouissent d'une indépendance relative vis-à-vis du milieu, soit pour les espèces qui vivent dans un milieu suffisamment stable (R. H. Mac Arthur, J. H. Connell, 1966), et elle trouve dans le domaine souterrain un espace idéal de manifestation.

L'autorégulation apparaît dans la dynamique des coléoptères cavernicoles sous la forme de variations numériques exprimées par une courbe « en dents de scie », dans laquelle chaque valeur est déterminée par la variation précédente de la grandeur de la population. En conséquence, une corrélation statistique s'établit entre les valeurs absolues et les valeurs relatives (réductions ou augmentations) et les propriétés mathématiques de cette corrélation peuvent donner des indications utiles quand à la dynamique de celle-ci. Mais, en général, l'autorégulation, qui est le résultat d'une succession de générations discrètes dans les milieux épigés, doit être considérée dans les milieux souterrains comme l'une des conséquences des mouvements de faune qui s'établissent entre l'espace des grottes et le réseau de fentes, sous forme d'émigrations et d'immigrations consécutives. Une périodicité reproductive, l'apparition d'une source de nourriture plus abondante ou l'installation de conditions microclimatiques plus favorables sont

autant de facteurs qui peuvent produire de tels processus de migration et qui jouent le rôle d'éléments actifs dans l'équilibre dynamique déterminé par le potentiel biologique de chacun des biotopes souterrains.

Une signification tout-à-fait différente de ce que nous avons discuté jusqu'à présent apparaît dans le cas des autres espèces dont le comportement a été étudié ou, plus exactement, dans le cas des grottes dans lesquelles les coléoptères vivent dans des conditions d'autre facture. Il s'agit des populations d'Aphaenops du Gouffre de la Pierre Saint-Martin, de la population d'Aphaenops cerberus de la partie supérieure de la Grotte de Sainte-Catherine, de celle de Pholeuon proserpinae glaciale de la Petite Réserve de la grotte de Scărișoara et de celle de Parapholeuon moczaryi de la grotte de Vadu-Crișului.

Dans tous les cas, la variation numérique de ces populations présente aussi un maximum saisonnier, mais cette fois-ci en liaison directe avec une variation annuelle des conditions d'existence, donc en rapport avec un cycle purement écologique. En fonction des caractéristiques principales des changements qui interviennent dans le cadre physique des grottes, les facteurs déterminant un certain type de cycle écologique se groupent en deux catégories distinctes :

L e s f a c t e u r s r é g u l i e r s ou à action régulière. Ce sont principalement les facteurs topoclimatiques, dont l'évolution au cours de l'année suit un cycle plus ou moins régulier, de sorte que les conditions qui président aux changements de la densité des populations troglobies ne sont pas favorables pour l'existence des coléoptères que pendant une certaine période. C'est ainsi que, dans la Grotte de Sainte-Catherine, les coléoptères n'apparaissent dans les parties supérieures de la cavité que pendant l'été, quand un régime de ventilation ascendant assure un ensemble de facteurs (température, humidité relative, courants d'air) compatible avec les exigences écologiques de l'espèce; pendant l'hiver, l'inversion de la ventilation amène la pénétration dans la grotte de l'air sec et froid de l'extérieur, ce qui a comme résultat la raréfaction, puis la disparition totale des insectes (C. Juberthie, 1969). Un phénomène similaire a pu être observé dans la Petite Réserve de la grotte de Scărișoara. Cette grotte n'étant ventilée que pendant l'hiver, l'entrée de l'air froid de l'extérieur provoque un abaissement de la température souterraine jusqu'à des valeurs négatives et, par la suite, aucun insecte n'apparaît au cours de cette saison, tandis que les coléoptères deviennent assez nombreux en été, quand la température augmente au-dessus de 0 °C (G. Racoviță, 1970).

L e s f a c t e u r s i r r é g u l i e r s ou à action irrégulière. Ce sont des facteurs qui se placent au-dessus du niveau topoclimatique de la grotte, dans le sens qu'ils ont une action soit plus importante que celle exercitée par les éléments topoclimatiques, soit de nature à influencer l'ensemble même de ces éléments, et qui interviennent d'une façon plus ou moins accidentelle. C'est le cas, par exemple, des crues auxquelles sont soumis de temps en temps les cours d'eau souterrains et dont l'effet a pu être observé sur les Aphaenops de la Pierre Saint-Martin et sur le Parapholeuon moczaryi de la grotte de Vadu-Crișului. Les observations faites dans la Salle de la Verna du Gouffre de la Pierre Saint-

Martin (M. Cabidoche, 1963) ont montré que les coléoptères disparaissent des stations de comptage chaque fois que le débit de la grande cascade qui tombe dans cette salle dépasse une certaine valeur, en déterminant un état de sursaturation mécanique de l'atmosphère. Une situation pareille se manifeste dans la grotte de Vadu-Crișului, mais ici la rivière souterraine ne présente pas de fortes dénivélations, de sorte que la disparition des coléoptères est le résultat d'une simple augmentation du niveau des eaux, qui ne produit pas de modifications dans le cadre topoclimatique de la grotte (G. Racoviță, 1971).

Evidemment, le débit d'un cours d'eau souterrain est soumis à des variations assez régulières, déterminées par l'alternance des périodes de crues et d'étiage qui se manifeste au cours d'une année. Mais, outre cette alternance, des crues accidentelles et souvent de forte intensité peuvent se produire à n'importe quel moment, le spectre général des variations qui affectent les débits souterrains étant ainsi marqué d'une irrégularité assez prononcée. Et, comme nous l'avons précisé plus haut, les observations ont mis en évidence la corrélation qui existe entre ces débits et la densité des populations de coléoptères cavernicoles, de sorte que cette dernière manifeste aussi des modifications irrégulières.

Une première conclusion qui se détache de tous ces faits et que l'existence dans une grotte d'une population quelconque de coléoptères représente l'état normal et que la raréfaction ou la disparition de cette population doit être considérée comme l'effet d'un changement dans le régime physique de la cavité, soit au niveau topoclimatique, soit en dehors de celui-ci, changement déterminé toujours par une influence externe. Il s'ensuit que, dans beaucoup de cas, l'élément qui doit être expliqué dans le cycle annuel d'une population n'est pas le maximum, mais bien le minimum de la variation numérique respective.

D'autre part, on doit remarquer que, dans les cycles écologiques qui s'établissent à la suite des variations périodiques des facteurs topoclimatiques, la raréfaction de la population n'est pas due à une inactivité de celle-ci, comme S. Deleurance (1964) l'a déjà souligné, mais bien à un phénomène de migration, par lequel les insectes cherchent à éviter les conditions défavorables. De tels mouvements de faune posent une fois encore le problème d'un espace, autre que celui des grottes, dans lequel les insectes peuvent se réfugier et qui doit être représenté toujours par le réseau de fentes.

Enfin, il faut retenir que le cycle écologique d'une espèce est déterminé en premier lieu par les particularités spécifiques pour chaque grotte peuplée par l'espèce respective, de sorte qu'il est pratiquement impossible de définir un comportement général valable pour celle-ci, sans tenir compte des conditions concrètes d'existence qui apparaissent dans chaque cavité. Ce qui peut être généralisé, et ce qu'on doit arriver à pouvoir généraliser, c'est donc plutôt la manière dont les divers facteurs du milieu souterrain agissent sur le comportement de la faune cavernicole, c'est-à-dire les mécanismes écologiques propres au domaine souterrain.

BIBLIOGRAPHIE

- CABIDOUCHE M., 1963 : Observations sur une population troglobie (Goufre Lépineux ou de la Pierre Saint-Martin). *Spelunca Mém.* 3, p. 165–169.
- 1966 : Contribution à la connaissance de l'écologie des Trechinae cavernicoles pyrénéens. Thèse d'Univ. Toulouse (non publiée).
- DELEURANCE S., DELEURANCE E.-Ph., Sur le déterminisme de la ponte chez les coléoptères troglobies (Bathysciinae et Trechinae). *C. R. Acad. Sci. Paris* 254, p. 3256–3257.
- 1963 : Recherches sur les coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 12^e série, V, 1, p. 1–172.
- 1964 : L'absence du cycle saisonnier de reproduction chez les Insectes Coléoptères troglobies (Bathysciinae et Trechinae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 258, p. 5995–5997.
- JEANNEL R., 1943 : Les fossiles vivantes des cavernes. Paris.
- JUBERTHIE C., 1969 : Relations entre le climat, le microclimat et les *Aphaenops cerberus* de la grotte de Sainte-Catherine (Ariège). *Ann. Spéléol.*, XXIV, 1, p. 75–104.
- 1969 : Etude écologique des larves de *Speonomus infernus* subsp. *infernus* dans la Grotte de Sainte-Catherine. *Ann. Spéléol.*, XXIV, 3, p. 565–577.
- Mac ARTHUR R. H., CONNELL J. H., 1966 : *The biology of populations*. Copyright, New York.
- RACOVITȚĂ G., 1970 : La périodicité reproductive chez *Pholeuon proserpinae* glacial Jeann. (Coleoptera, Bathysciinae). Livre de Centenaire « Emile Racovitza », Bucarest, p. 445–458.
- 1971 : La variation numérique de la population de *Pholeuon moczaryi* Cs. de la grotte de Vadu-Crișului. *Trav. Inst. Spéol.* « E. Racovitza », X, p. 273–278.
- 1973 : Quelques significations de la variation numériques des populations de coléoptères cavernicoles. *Trav. Inst. Spéol.* « E. Racovitza », XII (sous presse).

Db 031

DIE FLEDERMÄUSE DER HOHEN TATRA – EINST UND JETZT

Helmut Schaefer
Hoffnungsthal (Bez. Köln), BRD

I. ALLGEMEINES ÜBER DAS NEUE MATERIAL

In den Jahren 1932—1936 und 1970—1972 habe ich am Berge Muran in der Hohen Tatra eine Thanatozönose aufgesammelt, die außer zahlreichen Mollusken besonders die Knochen von ca. 6000 Wirbeltieren enthielt. Unter ihnen befand sich eine Menge Chiropteren, die hier vorgestellt und mit den bisher bekannten Fledermäusen dieses Gebirges verglichen werden sollen.

1. Der Fundplatz dieses Materials liegt im NO der Hohen Tatra in der Tschechoslowakei, nahe der polnischen Grenze, bei $49^{\circ} 15' N$ und $20^{\circ} 05' 0$, am Muran (Abb. 1). Dieser Berg am Westende der Belaer Kalkalpen bei der Gemeinde Javorina besitzt am Gipfel eine riesige, nach SSW gewandte Kalkwand mit einer geräumigen Karsthöhle an ihrem Fuß. Dicht vor dem



Abb. 1. Über dem Tal der Javorinka: Berg Muran mit großer Kalkwand, an deren Fuß der Verf. vor 40 Jahren die Thanatozönose fand (Aufnahme von 1935).

Der Höhleneingang (Abb. 2) befindet sich in einer Höhe von 1550 m ü. d. M. eine kleine, von senkrechten Felsen flankierte Plattform vom Typ eines „Abri sous roches“. Dieser Platz in einer Ausdehnung von ca. 2 qm war einen halben Meter dick mit verschiedenartigen Bodenschichten bedeckt. Unter einer dünnen durchwurzelten Humusschicht folgte ein staubiges graues Gefüge mit kalkreichem und humushaltigem Lehm in einer durchschnittlichen Mächtigkeit von 30 cm, worin die sehr zahlreichen Knochen und Molluskenschalen lagen.

2. Auf Alter und Entstehung der Thanatozönose werde ich an anderer Stelle genauer eingehen. Die Knochen waren primär gelagert und offensichtlich von fleischfressenden Tieren zusammengetragen worden. Es haftete ihnen noch der Geruch und die leicht klebrige Beschaffenheit von Geschmeiß an. Nach den verschiedensten Kriterien zu urteilen, handelt es sich um die Nahrungsreste an einem alten Uhu (*Bubo bubo*)-Horst. Schon die Bodenschichtung ließ auf ein sehr junges Alter, jedenfalls aus historischer Zeit, schließen. Die Radiokohlenstoffanalyse des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung (Labor-Hv-Nr. 4438) von einem Gewöllrest mit Fledermausknochen ergab ein Alter „zwischen 1640 und 1950 nach Christi“. Gründe aus der artlicher Zusammensetzung des Fundes und aus der Siedlungsgeschichte Javorinas in Verbindung mit Rückschlüssen auf die klimatischen Bedingungen führen zu der Annahme, daß das Material ca. 200 Jahre alt ist.

II. GEGENÜBERSTELLUNG DER ARTENLISTEN AUS VERGANGENHEIT UND JETZTZEIT

Das Gebiet der Hohen Tatra kann am Gebirgsfuß abgegränzt werden, der in einer ungefähren Höhe von 800—950 m liegt. In derselben Höhenlage verläuft



Abb. 2. Lageplatz der Knochen von 1520 Fledermäusen u. a. in einer offenen Felsnische neben dem Eingang in die Muran-Höhle (Aufnahme von 1972).

auch im allgemeinen die von der Landwirtschaft gezogene untere Waldgrenze. Im Folgenden werden daher alle Fledermausfunde ab 800 m berücksichtigt, wobei es sich allerdings in manchen Fällen bei Nachweisen unterhalb 900 m auch um Bewohner des waldarmen Gebirgsvorlandes handeln kann, also nicht um Repräsentanten der eigentlichen Tatrafauna. Das zu behandelnde Material gliedert sich in drei Teile, die aus dem Holozän, vom Muran des 18. Jahrhunderts und aus der Gegenwart stammen. In dieser Reihe im Sinne der Faunengeschichte werde ich sie kurz darstellen. Die Anordnung der Arten erfolgt jeweils nach ihrer Häufigkeit.

1. Die aus älterer Vergangenheit bekannt gewordenen Fledermäuse hat B. Woloszyn (1970) in „The holocene Chiropteran-Fauna from the Tatracaves“ (Fol. Quatern. 35, 1–52) beschrieben. Es handelt sich um bestimmbare Skelettreste von 1485 Fledermäusen in 10 Arten, die in 19 Ttrahöhlen in Höhenlagen von 963–1860 m gefunden wurden. Ihr Alter ist im einzelnen schwer bestimmbar. Es wird allgemein in die wärmste postglaziale Periode, das Atlantikum, veranschlagt, wobei die Herkunft mancher Stücke aus Subboreal oder Subatlantikum nicht ausgeschlossen werden kann. In der folgenden Übersicht sind hinter der Stückzahl in Klammern die maximale Höhe und die Zahl der Höhlen angegeben, in der die betreffende Art gefunden wurde:

1. Bartfledermaus (<i>Myotis mystacinus</i>)	zus. 1060	(18 Höhlen bis 1800 m).*)
2. Brandtfledermaus (<i>Myotis brandti</i>)		
3. Bechsteinfledermaus (<i>Myotis bechsteini</i>)	151	(14 Höhlen bis 1860 m).
4. Großmausohr (<i>Myotis myotis</i>)	130	(13 Höhlen bis 1800 m).
5. Braunes Langohr (<i>Plecotus auritus</i>)	77	(10 Höhlen bis 1670 m).
6. Teichfledermaus (<i>Myotis dasycneme</i>)	18	(7 Höhlen bis 1800 m).
7. Fransenfledermaus (<i>Myotis nattereri</i>)	18	(5 Höhlen bis 1394 m).
8. Nordfledermaus (<i>Eptesicus nilssoni</i>)	12	(6 Höhlen bis 1800 m).
9. Mopsfledermaus (<i>Barbastella barbastella</i>)	10	(3 Höhlen bis 1507 m).
10. Wasserfledermaus (<i>Myotis daubentoni</i>)	8	(6 Höhlen bis 1664 m).

*) diese beiden Arten wurden zahlenmäßig nicht getrennt.

2. Die neugefundenen Fledermäuse vom Muran stammen — wie eingangs dargelegt — sämtlich aus einer Höhe von 1550 m und sind wahrscheinlich in die 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts zu datieren. Unter den 1520 Individuen, von denen ich 1254 nach den Mandibeln bestimmen konnte, ließen sich 13 Arten feststellen. In der folgenden Zusammenstellung ist die bestimmbare Anzahl von Exemplaren angegeben. Die bei einigen Arten in Klammern vermerkten geschätzten Gesamtzahlen ergeben sich — so gut wie möglich — bei einer verhältnismäßigen Aufteilung der 266 wegen starker Beschädigungen unbestimmbaren Mandibeln:

1. Zweifarbfledermaus (<i>Vespertilio murinus</i>)	904	(1140)
2. Abendsegler (<i>Nyctalus noctula</i>)	180	(185)
3. Brandtfledermaus (<i>Myotis brandti</i>)	68	(80)
4. Nordfledermaus (<i>Eptesicus nilssoni</i>)	40	(45)
5. Bartfledermaus (<i>Myotis mystacinus</i>)	25	(30)

6. BreitflügelFledermaus (<i>Eptesicus serotinus</i>)	18	(20)
(hiervon ca 30 % <i>Eptesicus cf. sodalis</i>)		
7. Braunes Langohr (<i>Plecotus auritus</i>)	8	(10)
8. Großmausohr (<i>Myotis myotis</i>)	4	
9. Teichfledermaus (<i>Myotis dasycneme</i>)	2	
10. Bechsteinfledermaus (<i>Myotis bechsteini</i>)	2	
11. Fransenfledermaus (<i>Myotis nattereri</i>)	1	
12. Mopsfledermaus (<i>Barbastella barbastellus</i>)	1	
13. Großabendsegler (<i>Nyctalus maximus</i>)	1	
<hr/>		
Chiroptera insgesamt:	1254	(1520)

3. Das heutige Vorkommen der Fledermäuse ist uns durch die Arbeit von A. Mošansky & J. Gaisler (1965) „Ein Beitrag zur Erforschung der Chiropteren-Fauna der Hohen Tatra“ (Bonn. Zool. Beitr. 16 (3/4) 249—267) zusammenfassend bekanntgegeben worden. Hierbei kann jedoch die Gesamtzahl aller beobachteten oder gesammelten Exemplare bei mehreren Arten höchstens grob geschätzt werden. Sie dürfte für alle Fledermäuse zusammen in einer Größenordnung von wenigstens 150 oder 200 Stück liegen. Der größte Teil ist im Winter in Höhlen aus Höhenlagen zwischen 880 und 1715 m angetroffen worden. Ich will versuchen, nach der genannten Veröffentlichung den Stand der Kenntnisse von 1965 in der folgenden Tabelle den beiden vorigen Aufstellungen anzupassen, indem ich den Zahlenangaben kurze Hinweise auf die Verbreitung beifüge:

1. Großmausohr (<i>Myotis myotis</i>)	60 — über 100? (nur Winterfunde, in ca 14 Höhlen, 880—1460 m).
2. Bartfledermaus (<i>Myotis mystacinus</i>)	30 — über 60? (ca 10 Sommernachweise bis 1100 m, viele Winterfunde in ca 15 Höhlen, 880—1715 m).
3. Nordfledermaus (<i>Eptesicus nilssoni</i>)	20 — über 30? (Sommerbeobachtungen an ca. 7 Plätzen bis 1450 m, Winterfunde in 5 Höhlen, 880—1460 m).
4. Braunes Langohr (<i>Plecotus auritus</i>)	10 — über 20? (2 Sommerfunde in 1020 m, Winternachweise in 7 Höhlen bis 1330 m).
5. Bechsteinfledermaus (<i>Myotis bechsteini</i>)	2 (Sommerfunde bei 800 m, also dicht unterhalb der Waldregion).
6. Mopsfledermaus (<i>Barbastella barbastellus</i>)	2 (Winterfunde bei 880 m).
7. Kleinabendsegler (<i>Nyctalus leisleri</i>) bei 1100 m, vor 50 Jahren.	1 (Sommerbeobachtung).
8. BreitflügelFledermaus (<i>Eptesicus serotinus</i>)	1 (Winterfund bei 880 m).
9. Brandtfledermaus (<i>Myotis brandti</i>) eine erst neuerdings bekannte Art)	1 (Winterfund bei 880 m).
10. Kleinmausohr (<i>Myotis blythi oxygnathus</i>)	1 (Winterfund bei 920 m).

Zum richtigen Verständnis dieser Liste betone ich, daß Bart- und Nordfledermaus die hauptsächlichsten Sommerbewohner des Hochgebirges sind, dazu noch das Braune Langohr in weniger hohen Lagen. Dagegen scheint die in den Winterquartieren häufigste Art, das Großmausohr, im Sommer ganz zu fehlen.

Außer diesen 10 in den letzten 50 Jahren nachgewiesenen Arten gibt es 4 weitere, die im vorigen Jahrhundert vereinzelt festgestellt wurden, leider alle ohne Angabe der Jahreszeit. Es handelt sich um:

- | | |
|--|---------------------------|
| 1. Abendsegler (<i>Nyctalus noctula</i>) | 1 (Beleg aus ca. 800 m). |
| 2. Zweifarbfladermaus (<i>Vespertilio murinus</i>) | 1 (Beleg aus ca. 800 m). |
| 3. Zwergfladermaus (<i>Pipistrellus pipistr.</i>) | 1 (Beleg aus ca. 800 m). |
| 4. Rauhhautfladermaus (<i>Pipistrellus nathusii</i>) | 1 (Beleg aus ca. 1100 m). |

III. AUSWERTUNG

Es ist insofern schwierig, die drei Artenlisten aus dem Holozän, vom Muran und von heute zu vergleichen, als sie auf sehr verschiedenen Bedingungen basieren. Das holozäne Material setzt sich aus Knochenresten zusammen, die in einer großen Zahl unterschiedlicher Höhlen am Boden lagen, also im wesentlichen aus natürlichen Todesfällen in Winterkolonien. Die Fladermäuse vom Muran wurden von einer Eule gefangen, und zwar wahrscheinlich alle in der Muranhöhle beim Erwachen der Wintergesellschaft. Dagegen beruht unsere Kenntnis von der heutigen Chiropterenfauna auf vielseitigen Untersuchungen während des ganzen Jahres.

1. Die Zahl der Arten und deren Häufigkeit sind daher aus den Listen nur begrenzt erkennbar. Es läßt sich nicht einmal generell nachweisen, daß die Chiropterenfauna früher an Arten oder Individuen reicher war als heute. Allerdings kann man diese Feststellung für die Winterpopulationen treffen. Zunächst erkennt man, daß die Höhlen im Holozän — entsprechend dem milderen Klima — bis in Höhen von 1800 m (von der Bechsteinfladermaus sogar bis 1860 m) als Winterquartiere benutzt wurden, heute im allgemeinen noch bis 1460 m (nur von der Bartfladermaus bis 1715 m). Bei allen Arten liegt die obere Grenze der Winterquartiere heute tiefer als früher, und zwar bei den „wetterfesten“ Gebirgsarten ungefähr um um 100—300 m, bei anderen bis über 600 m. Außerdem ist die Zahl der überwinternden Arten zurückgegangen. Augenblicklich gibt es deren 8; vor 200 Jahren waren es — allein in der Muranhöhle — 13. Vermutlich ist das Absinken der Individuenzahl noch weitaus stärker. Das gilt wohl nicht für alle Arten; denn die Nordfladermaus scheint auch im Holozän nicht besonders zahlreich gewesen zu sein. Aber zum Beispiel von Bart- und Brandtfladermaus, die heute nur noch einzeln oder in kleinen Gruppen in den Winterquartieren hängen, konnten im holozänen Material über 1000 Exemplare gezählt werden. Auch am Muran ist ein Rückschluß auf große Mengen von Winterschläfern begründet: nach Art und Umfang der Thanatozönose ist nämlich nicht anzunehmen, daß die Eulen öfter als etwa 8—15mal bei der Höhle gebrütet haben, wobei sie die Wintergesellschaft der Fladermäuse alljährlich sicherlich nur zu einem kleinen Teil vertilgen konnten. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß früher viele Hunderte von Chiropteren in einer einzigen Taträhöhle den Winter verbrachten, während gegenwärtig in diesen Winterquartieren bestenfalls noch zweistellige Zahlen festzustellen sind.

2. Die Veränderung des Artenbestandes gilt auch, da wir aus dem Holozän und vom Muran des 18. Jahrhunderts keine Sommerfledermäuse kennen, nur für die Winterfauna. Diese hat sich recht erheblich verändert. Von den 10 Arten des Holozäns sind zwar am Muran noch 9, aber in den heutigen Winterquartieren nur noch 7 vertreten. Die 7 Winterfledermäuse der Gegenwart sind fast nur die Hälfte des Artenbestandes am Muran vor 200 Jahren. Noch größer sind die Veränderungen, wenn man die Populationsgröße der einzelnen Arten berücksichtigt. So ist die Bechsteinfledermaus mit 151 Stück die zweithäufigste Art im Holozän. Am Muran ist sie noch mit 2 Exemplaren vertreten, während sie in den letzten Jahrzehnten in den Taträhöhlen nicht mehr angetroffen wurde. Von den beiden zahlreichsten, leider nicht getrennt bezifferten Arten des Holozäns, Bart- und Brandtfledermaus, gehört die Bartfledermaus jetzt noch zu den relativ häufigen Erscheinungen in den Winterquartieren. Am Muran haben beide Arten zusammen bloß einen Anteil von 7 %, die Bartfledermaus allein gar nur von 2 % an der Gesamtzahl der Chiropteren. Heute steht das Großmausohr an der Spitze der Wintergäste. Sein Anteil am Material aus dem Holozän beträgt knapp 10 %, am Muran nur 3 %. Am seltsamsten ist, daß die beiden häufigsten Arten von Muran weder aus dem Holozän noch aus der Gegenwart bekannt sind — worauf ich noch zurückkommen werde. Von den Winterfledermäusen des Holozäns sind bis jetzt Wasser-, Teich- und Bechsteinfledermaus verschwunden (erstere fehlt bereits am Muran im 18. Jahrhundert). Neuauftreten ist kürzlich eine Art, das Kleinmausohr, allerdings vielleicht nur als Irrgast. Ähnliche Ausnahmeerscheinungen dürften der Großabendsegler am Muran und die Rauhhautfledermaus im vorigen Jahrhundert gewesen sein. Auf die Besprechung weiterer Einzelheiten, die sich aus der Gegenüberstellung der Artenlisten ersehen lassen, muß ich hier verzichten. Im ganzen sind die Unterschiede zwischen dem holozänen und dem heutigen Befund relativ gering im Vergleich mit dem vom Muran.

3. Die Muranhöhle scheint eine Sonderstellung unter den Winterquartieren eingenommen zu haben. Ihre Artenliste weicht auffällig von derjenigen des Holozäns ab, obgleich für beide recht ähnliche Voraussetzungen gegeben sind. Denn auch das holozäne Material stammt aus Höhlen der Nordseite des Gebirges und aus durchschnittlich derselben Meereshöhe. Es kommt hinzu, daß die 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts ebenfalls als klimatisch günstig bekannt ist — diese Bedingung erscheint grundsätzlich erforderlich für die Frequentierung eines Winterquartiers an der heutigen oberen Waldgrenze. Die starke Abweichung des Muranmaterials beruht nicht so sehr auf dem Vorhandensein von 4 Arten, die im Holozän fehlten, sondern vielmehr auf dem massenhaften Vorkommen von Zweifarbfledermaus und Abendsegler. Sie sind mit 904 und 180 Exemplaren vertreten, das heißt mit 87,4 % aller bestimmbareren Fleder-

mäuse vertreten. Das ist etwas Einmaliges. In keiner der 19 von Woloszyn untersuchten Höhlen und in keinem der jetzt alljährlich kontrollierten Winterquartiere ist auch nur ein Exemplar dieser beiden Arten zu finden. Sie sind keine Gebirgsbewohner, sondern in weitem Maße in den Agrarlandschaften etwa in Polen und Südrußland, einschließlich der Steppen, verbreitet. Es ist besonders hervorzuheben, daß es sich gerade um die beiden wanderfreudigsten Arten Europas handelt. Somit bietet sich der Gedanke an, daß die weithin sichtbare und durch ihre Lage temperatur- und wettermäßig begünstigte Höhle an der NO-Ecke der Hohen Tatra zu den großen Fernzielen osteuropäischer Wanderfledermäuse gehörte. Dafür spricht auch der Nachweis des Großabendseglers, dessen Wochenstuben gewiß nicht in der näheren Umgebung der Tatra zu suchen sind. Daß diese Arten, speziell die Zweifarbfledermaus, heute überhaupt nicht mehr in Felshöhlen, sondern meistens in Gebäuden überwintern, kann folgenden Grund haben: Vorzugsweise in den letzten 200 Jahren sind vielerorts neue Städte entstanden, die mit einem Riesenangebot an kleinen, gut brauchbaren Winterquartieren manche Fledermäuse zur Verstädterung geführt haben, während gleichzeitig die meisten großen Gebirgshöhlen in Mitteleuropa immer häufigeren Störungen durch den Menschen im Zusammenhang mit Weidewirtschaft, Jagd und vor allem Tourismus ausgesetzt wurden.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

Die Gegenüberstellung einer neuen Artenliste von ca 1500 Fledermäusen vom Berge Muran an der NO-Ecke der Hohen Tatra, wahrscheinlich aus der 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts, mit den bekannten Chiropterenfaunen aus dem Holozän und aus der Gegenwart ergibt wesentliche Unterschiede, wobei die Vergleichsmöglichkeit auf die Winterfledermäuse beschränkt ist. Neben einem zahlenmäßigen Rückgang an Arten und Individuen ist eine Verlegung der Winterquartiere in tiefere Gebirgslagen festzustellen. Besonders interessant ist die Verschiedenheit der jeweils häufigsten Winterschläfer. Am nächstliegenden ist aus mehreren Gründen der Vergleich des Materials vom Muran mit dem aus dem Holozän. Bei den holozän Höhlenfunden überwiegen waldbewohnende Arten, am Muran dagegen Fledermäuse aus dem Flachland. Das massenhafte und für die Hohe Tatra einmalige Auftreten der Zweifarbfledermaus — in ähnlicher Weise auch des Abendseglers — begründet die Annahme, daß die Muranhöhle eine Sonderstellung als Winterquartier für osteuropäische Wanderfledermäuse einnahm*).

* Fußnote: Mein Dank gilt dem Direktor der TANAP-Verwaltung, Herrn Dipl. — Ing. J. Tu-rošik/Tatranská Lomnica, und seinen Mitarbeitern die meine Untersuchung förderten, Herrn Dr. V. Ložek/(Prag für sein geologisches Gutachten, Herrn Dr. M. A. Geyh/(Hannover für die Durchführung der C-14-Analyse, sowie den Herren Dr. J. Gaisler/Brünn, Dr. V. Hanak/Prag u. a. für Anregungen und wissenschaftliche Hinweise.

THE FAUNA OF THE LAVA CAVES IN THE FAR EAST

Shun-ichi Uéno

Department of Zoology, National Science Museum, Tokyo – Japan

It is well known that there are many volcanoes in the Far East. Japan in particular is famous in having a number of beautiful volcanoes, some of which are still active in the present days. Caves developed in volcanic rocks are, however, not so abundant as calcareous ones. This is readily known from the fact that more than 90 % of the Japanese caves hitherto explored lie in limestone formations. Moreover, volcanic caves are not uniformly distributed in the Far East. Tuff caves sporadically occur in the Japanese Islands, but the existence of lava caves is, so far as has been known, limited within five small areas, that is, Fuji area on the Pacific side of central Honshu, Aso area in central Kyushu, the small island called Daikon-jima lying at the centre of Lake Naka-umi on the coast of the Japan Sea in western Honshu, Tomié area of the Island of Fukué-jima off the western coast of Kyushu, and the Island of Cheju-do off the southwestern coast of the Korean Peninsula (cf. fig. 1).

More than one hundred lava caves have been found and biologically investigated in these five areas. Largest of them, about 6.8 km in length, is known at the northeastern side of the Island of Cheju-do, but nearly four-fifths of the known lava caves are localized in the Quaternary basalt flows around Mt. Fuji-san in central Japan. It is probably by this reason that the lava caves and their faunas in the Fuji area were first studied by previous speleologists. Kyûkichi Kishida seems to be the first zoologist who paid any attention to the lava cave fauna of Mt. Fuji-san. He visited several caves late in 1920's and took a troglomorphic spider, *Meta menardii*. Later, Hajime S. Torii and Masao Kumano independently made biological surveys in the Fuji lava caves, collected various cave animals, and reported the outlines of the results of their investigations (cf. Kumano, 1943; Sekiguchi, 1943; Torii, 1960—'62, 1965, etc.). On the other hand, Seishun Iwata examined the fauna of a lava cave in the Island of Daikon-jima in 1929 and reported from there the first Japanese species of blind cave fish (cf. Iwata, 1934).

In spite of these pioneer works, faunal surveys of lava caves were greatly delayed as compared with those of limestone caves. Both Torii and Kumano were certainly right in emphasizing the biospeological importance of the animal life found in lava caves. However, Torii's opinion on the formation of lava cave faunas was too dogmatic to be accepted by modern zoologists, and Kumano's collection was lost during the Second World War before it is carefully studied by specialists of respective animal groups. Since lava caves are much younger than calcareous ones, and since almost all the Japanese lava caves newly examined

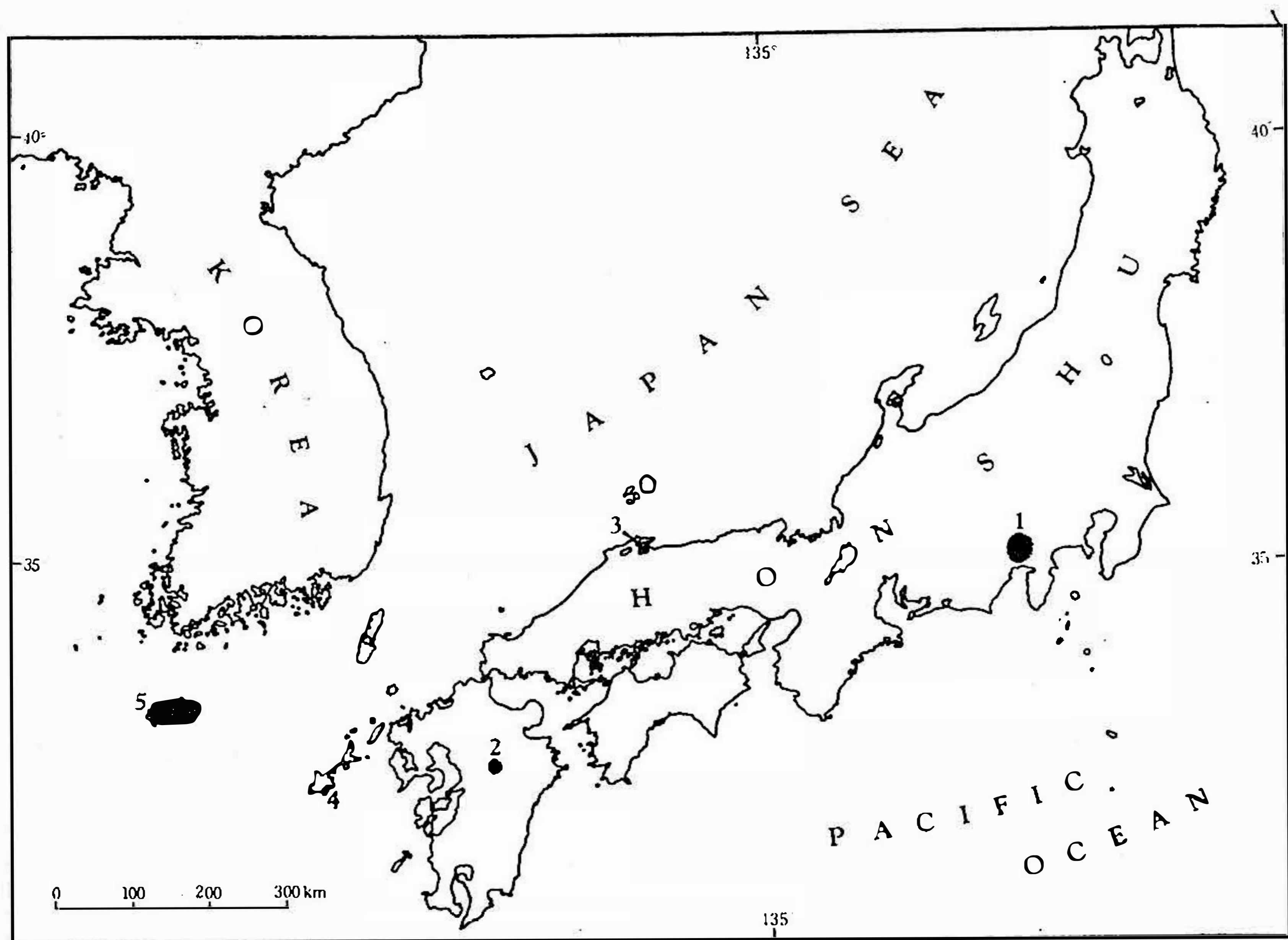


Fig. 1. Map showing the distribution of caverniferous lava areas in the Far. East: 1. Fuji area; 2. Aso area; 3. Island of Daikon-jima; 4. Tomié area in the Island of Fukué-jima; 5. Island of Cheju-do.

by active biospeologists in 1950's did not harbour highly specialized cavernicoles, it was generally believed that such recent caves as are developed in volcanic rocks were either deserted or only inhabited by recent troglophiles. A few exceptions to this rule were already known at that time, but the factors that had allowed the colonization of cavernicoles in those exceptional caves were not seriously scrutinized.

However, such a misbelief has been dispelled by recent explorations. The present author has conducted extensive cave surveys in all the five caverniferous lava areas in the Far East. He has explored by himself almost all the lava caves hitherto known, and in collaboration with his fellow speleologists, made up a good collection of cave animals. The materials obtained have been studied by many zoologists, and the results of their studies have been published in the Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, as two different series of papers. Certain lava caves are really scanty of cavernicoles or entirely devoid of animal life, but there are others that are proved to maintain rich faunas. Of the latter, all the young caves do not harbour troglobiontic species even if they are well populated, while older ones are very frequently inhabited by highly specialized cavernicoles similar to those found in limestone caves. As the matter is most graphically shown in the Fuji area, it will be taken up as an example for explanation.

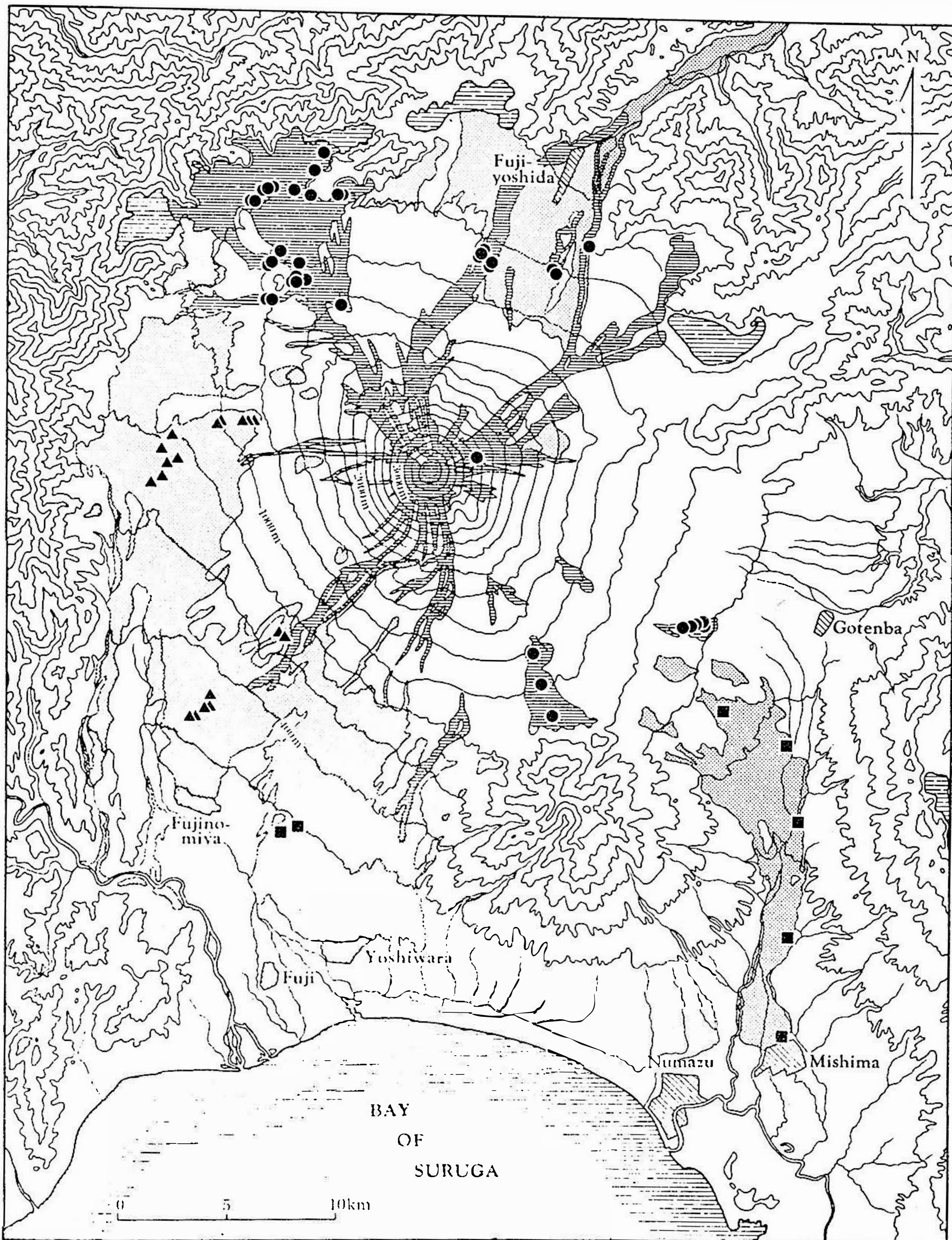


Fig. 2. Map showing the distribution of lava caves in the Fuji area. Young lava flows are indicated by horizontal hatching; old ones are shown by fine dots; middle-aged lavas and Ko-fuji mud-flows are omitted. Black circles indicate the caves in which no specialized troglobionts have been found. Triangles indicate the caves harbouring certain troglobionts but differing from calcareous ones in the constitution of the faunas. Squares are the caves inhabited by highly specialized troglobionts and biospeologically similar to limestone caves.

There are more than eighty caves around Mt. Fuji-san. About one-third of them lie in old lava flows spouted more than 8,000 years ago. They are distributed to the southeastern, southern and western sides of the volcano. The remaining caves are developed in young lava flows, are 1,000—2,000 years old. Most of these young caves are found at the northern side of the volcano, but about a dozen ones are situated at the southeastern side at higher altitude. Strangely, caves of any kind have not been known in middle-aged lavas. Almost all the caves in the Fuji area are inhabited by certain animals irrespective of their geological age, and the total number of the species obtained surpasses one hundred. Exceptions are several frozen caves, which are always lacking in the animal life. Many of the animals collected are either troglonemes or less specialized troglonemes, but the collection also contains more than a dozen species of troglonemic forms. The latter includes chthoniid pseudoscorpions, aquatic mites, leptonetid and nesticid spiders, cyclopoid and harpacticoid copepods, terrestrial isopod, gammarid amphipod, polydesmid millepede, tomocerid collembolan, and trechine and batrisine beetles.

As shown in fig. 2, these troglonemic species occur only in the caves lying in old lava flows. Seven caves developed in two oldest lava flows (more than 10,000 years old) at the southeastern and southern sides are especially rich in troglonemes and highly specialized troglonemes. Since there are no underground streams, aquatic forms are naturally very scarce. So far as the terrestrial fauna is concerned, however, these oldest lava caves are not distinguished from limestone caves. The caves lying in three lava flows at the southwestern and western sides are a little younger than the above-mentioned seven. They also harbour troglonemic forms, but the true cave fauna is not so rich as in the oldest caves. On the other hand, the caves in young lava flows are inhabited only by troglonemic and troglonemic species. Some of those troglonemes have not been found on the surface, but show little morphological modification adaptive to subterranean environment.

At first sight, such a faunal difference appears to have a close correlation with the age of caves. This is probably true, but not in the meaning that troglonemic animals become differentiated in the lapse of 8,000—10,000 years. When a lava flow grows old, its surface becomes forested, gradually eroded and finally covered with thick layers of humus and soil. This coating plays a role of adiabatic material and keeps the stability of underground climate. At the same time, the soil gradually penetrates porous lava with rain water and accumulates on the floors of caves. Thus, an environment favourable for the existence of troglonemic forms is yielded in old lava caves. On the contrary, young caves are usually composed of bare lava, and as a rule the floors are not muddy. The climate in such caves is generally exposed to seasonal fluctuation, as the coating of the roof is not sufficiently thick. It is therefore evident that the environmental condition in young caves is not good for highly specialized cavernicoles, especially for such soil-dependent animals as pseudoscorpions and beetles. Besides, it is not plausible that endogean animals that have a potential to give

rise to cave forms can easily penetrate into newly formed lavas, since such new lava fields are lacking in both soil and nutriment.

It is said that all the caves in the western part of Japan are more than 10,000 years old. From the biospeological view-point, they resemble the old caves in the Fuji area. They maintain true cave faunas similar to those of the nearby limestone areas. For instance, troglobiontic animals found in the Aso lava caves have a close relationship with those distributed to limestone caves in central Kyushu, and many troglobionts living in the Tomié lava caves are related to those of the calcareous areas in northern Kyushu. On the other hand, two of the caves lying in the Islands of Daikon-jima and Fukué-jima are unique in having underground pools inhabited by several marine relicts (gobiid fish, pontogeneid amphipod and sea-anemone). Such peculiar troglobionts have never been known from anywhere else in the Far East. This is, however, not surprising, since no pools containing more or less brackish waters have been known in the Far Eastern limestone caves.

Contrary to these, most of the lava caves in the Island of Cheju-do appear to be relatively young. They are usually poor in the fauna, and with the exception of a polydesmid millepede (*Epanerchodus clavisetosus*), no troglobiontic animals have been found. However, as the lava area of this fairly large island has not yet been thoroughly investigated, we cannot deny the possibility of future discoveries of well populated caves, especially in the northern coastal areas of Cheju-do.

In short, old lava caves are not biologically different from limestone caves, whereas young ones do not usually harbour troglobiontic animals. The difference seems to have arisen from the different conditions of subterranean environment, not from the mere difference in age. When newly formed, lava caves are not suitable for the colonization of ancestral endogean animals. Their roofs will be eroded with age and become thickly covered with soil. It will penetrate into the caves and accumulate on the floor, and the underground climate will secure a stability. It is after this stage when ancestors of cavernicoles can invade lava caves and safely settle down there.

SUMMARY

So far as has been known, the occurrence of lava caves in the Far East is limited to five small areas, viz. Fuji Volcano, Aso Volcano, the Islands of Daikon-jima, Fukué-jima and Cheju-do. They are very young as compared with limestone caves, but usually maintain rich faunas comparable to those found in the latter. Highly specialized troglobionts are found only in older lava caves (more than 8,000 years old) and not in younger ones (1,000—2,000 years old), but this does not seem to have been resulted merely from the difference in age. Much more important for the colonization of cave animals is the stability of underground climate and the presence of mud on cave floor, both of which are the factors usually not met with in very young lava caves.

Résumé

Aux connaissances d'aujourd'hui, la répartition des grottes laviques dans l'Extrême-Orient est limitée à cinq petites régions: Volcan Fuji, Volcan Aso, et îles Daikon-jima, Fukué-jima et Cheju-do. Elles sont très jeunes par comparaison à grottes calcaires, mais contiennent normalement les faunes aussi riches que celles de ces dernières. On ne trouve des troglobies très spécialisés que dans les grottes laviques plus âgées (plus que 8 000 ans). On n'en trouve pas dans les grottes jeunes (1 000 à 2 000 ans). La différence ne paraît pas cependant être simplement liée à l'âge de la grotte. Ce qui est beaucoup plus important pour la colonisation des animaux cavernicoles est la stabilité du climat souterrain et la présence d'argile sur le plancher de la grotte. Ce sont des facteurs qui, normalement, ne sont pas rencontrés dans les grottes très jeunes.

REFERENCES

- HANGUG DONGGUL HYEOP'HAI, 1970: Hangug eui Donggul. (I) Cheju-do Yong'am-donggul, 125 pp., 61 maps, Seoul. (In Korean.)
- IWATA S., 1934: The fauna of a lava tunnel in the Island of Daikon-jima. Rep. Jap. Ass. Adv. Sci., Tokyo, 9: 361—364. (In Japanese.)
- KUMANO M., 1943: The animals of the lava caves around Mt. Fuji. Hakubutsugaku Zasshi, Tokyo, 39 (73): 51—56. (In Japanese.)
- MURAKAMI Y., PAIK K. V., 1968: Results of the Speleological Survey in South Korea 1966. XI. Cave-dwelling myriapods from the southern part of Korea. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 11: 363—384.
- SEKIGUCHI K., 1943: The animal life on Mt. Fuji and the vicinities (XXVI). A short observation of myriapods, arachnids and some other insects of lava caves. Hakubutsugaku Zasshi, Tokyo, 39 (73): 44—46. (In Japanese.)
- TORII H. S., 1960—1962: A consideration of the distribution of some troglobionts of Japanese caves I—III. Jap. J. Zool. 12: 555—584; 13: 407—440.
- TORII H. S., 1965: Die Lavahöhlen am Fuße des Fudschijama (Japan) und deren Tierwelt. Die Höhle, Wien, 16: 18—24.
- UÉNO S.-I., 1971: Notes on the lava cave fauna of Mt. Fuji. Fuji-san, Tokyo, pp. 752—759. (In Japanese, with English summary.)
- UÉNO S.-I., et al. 1970—1971: The fauna of the insular lava caves in West Japan I—X. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 13: 443—458, 1 folder, 1 pl. 603—638; 14: 157—185, 311—332.
- UÉNO S.-I. et al., 1971—1973: The fauna of the lava caves around Mt. Fuji-san I—XIII. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 14: 201—239, pls. 1—4, 333—350, 579—583; 15: 167—169, 267—334, 441—451, 637—648, pls. 1—2; 16: 217—251.

Db 033

A STUDY ON THE IMIGRATION OF EPIGEAN INVERTEBRATES INTO CAVES

Andrzej W. Skalski

Natural History Division, Museum in Częstochowa, Poland

» S'il veut saisir les premiers débuts de l'évolution souterraine, il doit porter attention à des biotopes de surface «.
(A. Vandel, Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles, 1964.)

The problem of colonisation of underground habitat is one of more basic in understanding, complicated and no clear fully, adaptation process and evolution of true underground species. Vandel (1965) above question summarized adequately to present situation as follows "It may be asked what it was that led certain elements of the original fauna to abandon the migrating group and remain in their primitive habitat. This is a question which one cannot, and may never, answer correctly".

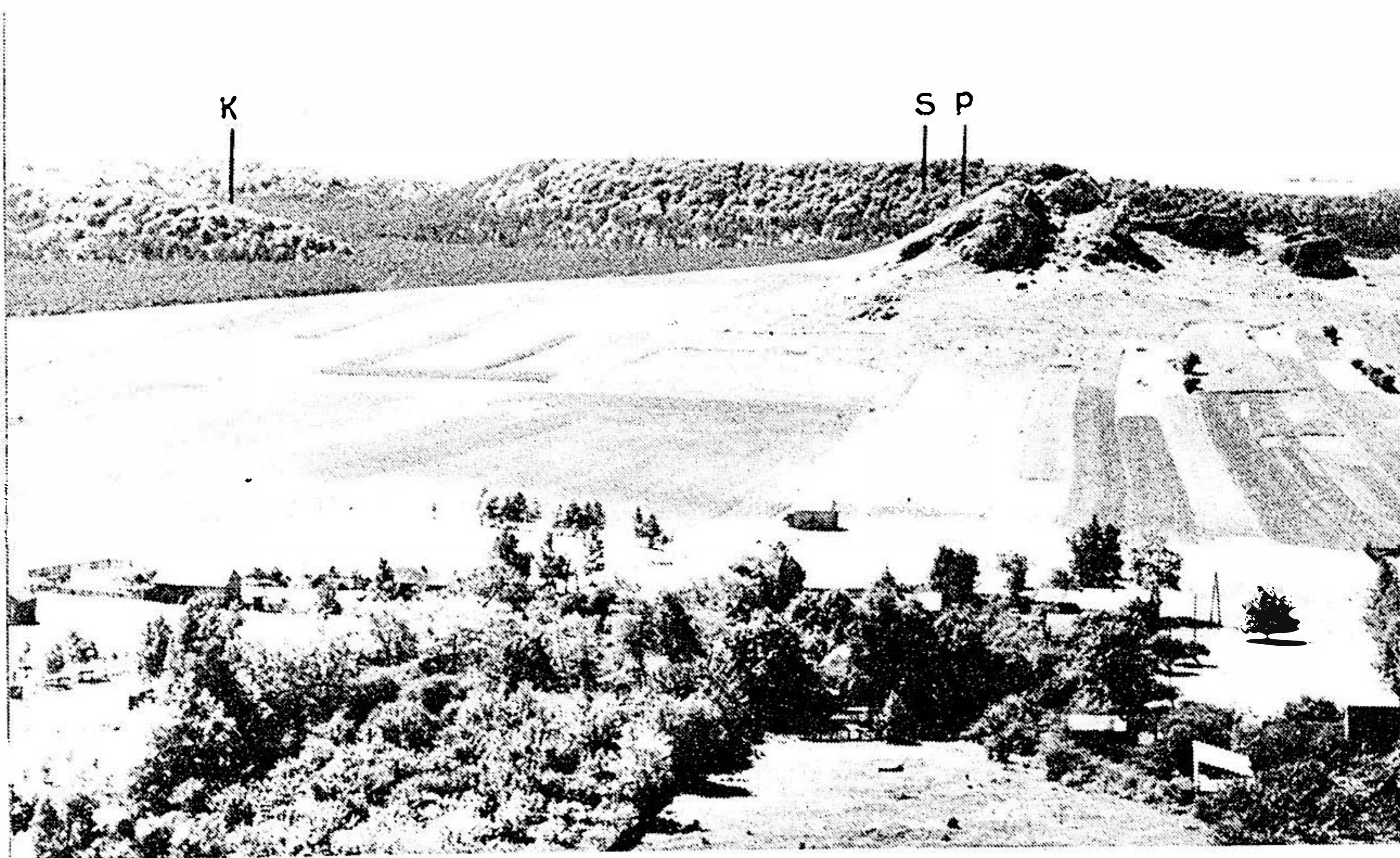


Fig. 1. View on the Sokole Góry nature reserve with localisation some mentioned caves: K — Koralowa cave, S — Studnisko cave, P — Pod Sokolą cave. (All photographs by the author.)

As biospeleologists concluded, the true terrestrial cavernicoles maximally adapted to the subterranean life were originated from epigeans humicoles, muscicoles or soil inhabitants. But, it is well known that among the invertebrates inhabiting the caves situated in afforested territories there are only some epigean species belonging to the fauna of the forest litter lying in the nearest vicinity of the given cave which form a constant element. On the other hand, the mechanisms of the penetration of the litter fauna (especially humicoles) into the cave is little known. The most important results of investigations in this problem are submitted in the present paper.

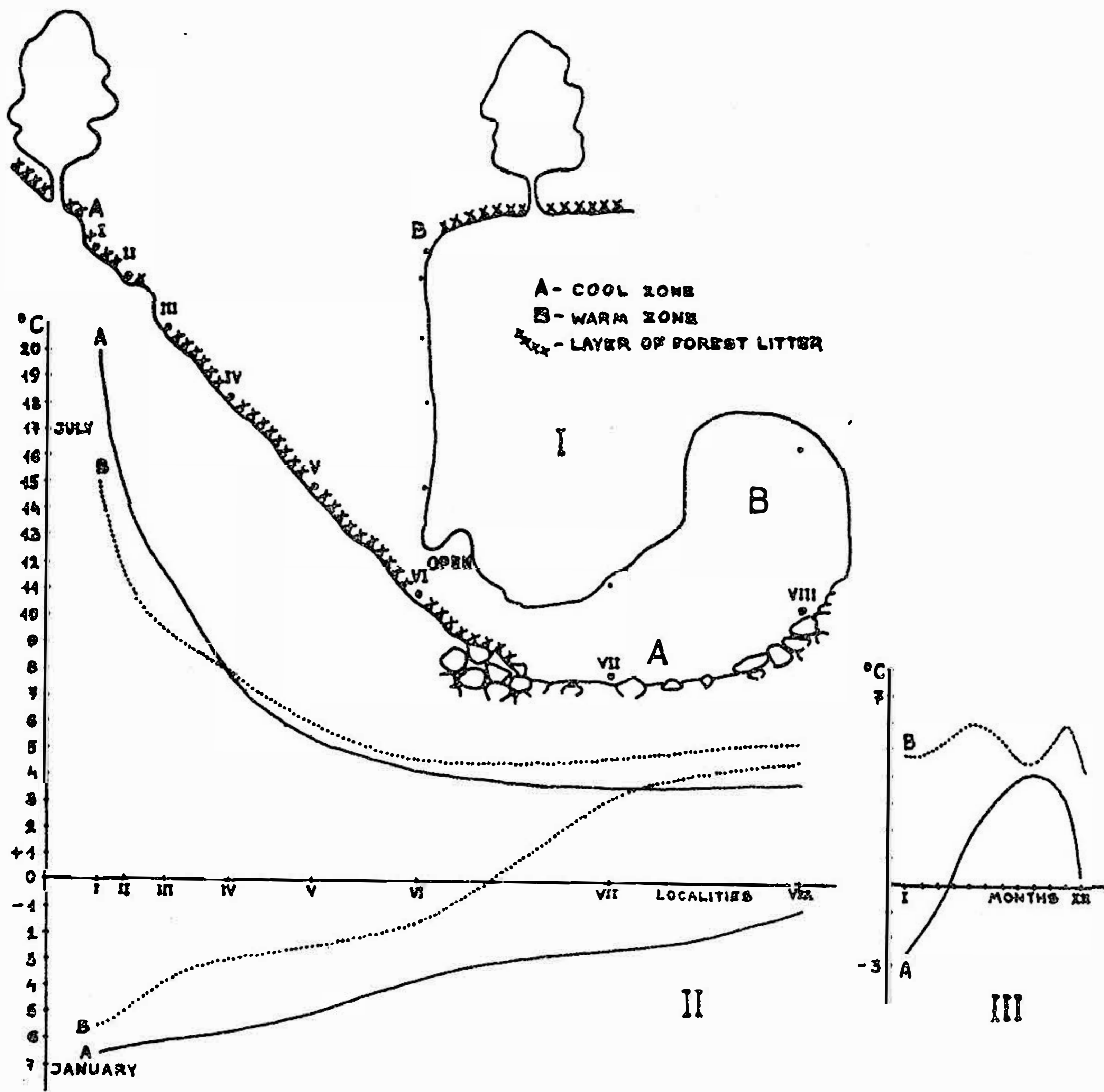
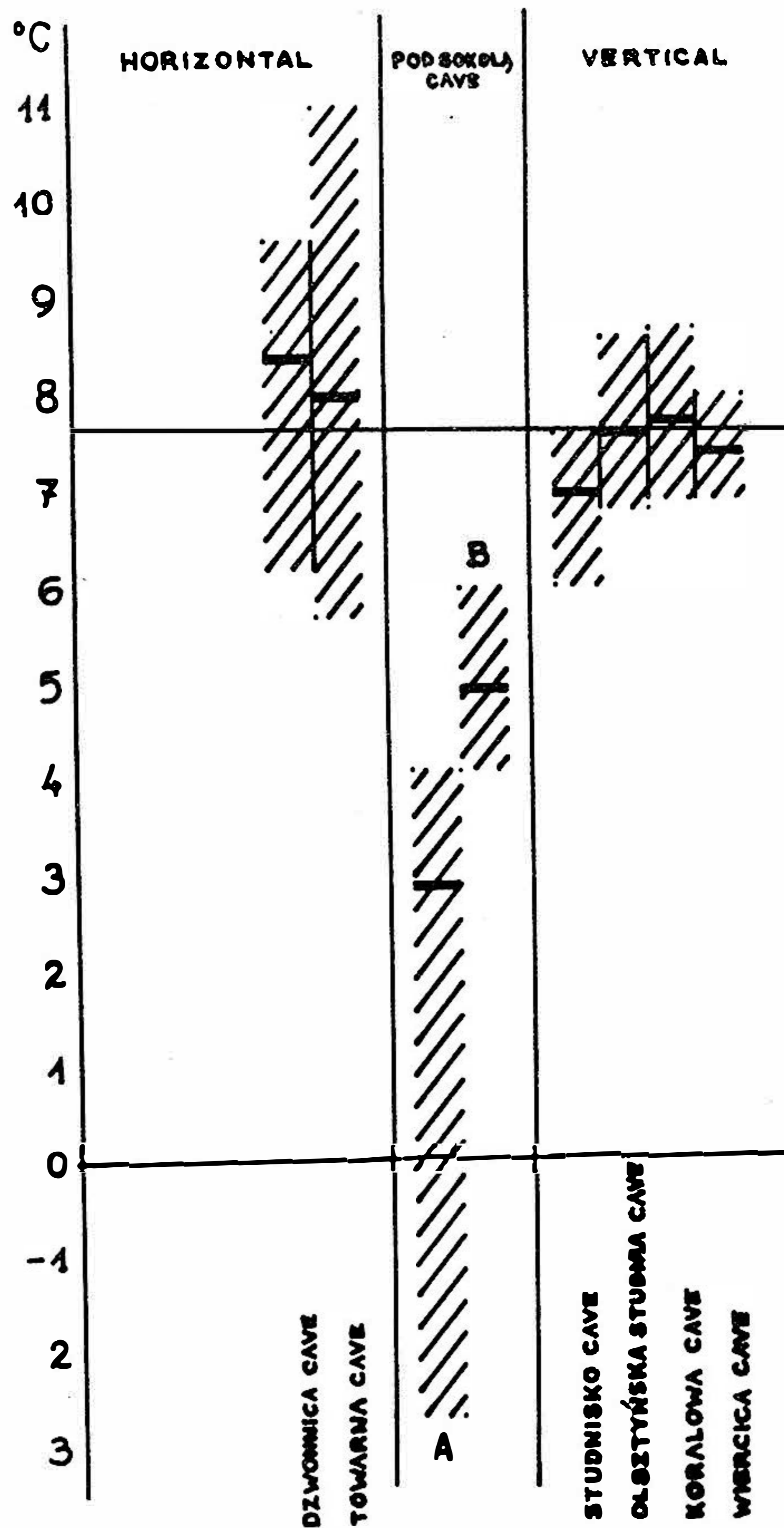


Fig. 2. a) Vertical profile and air temperature of the Pod Sokola cave. I. Profile with localities pointed.

II. Air temperature of January and July in several localities in concave and the Pod Sokola cave; A — near bottom, B — under ceiling.

III. Course of annual air temperature in VIII locality in the Pod Sokola cave; A — near bottom, B — under ceiling.

The studies on the immigration and penetration of the epigeal fauna occurring in the forest litter into caves and the distribution of cavernicoles on the outside were carried out in the year 1968–1971 in the Pod Sokolą cave and, for comparative purposes, also in five other neighbouring caves of different morphological types: Studnisko cave, Koralowa cave (Sokole Góry), Towarna cave, Dzwonnica cave (Towarne Góry) and Wiercica cave near Ostrężnik (Kowalski 1951; Rudnicki 1959; Wójcik 1958). The Pod Sokolą cave is found in the Sokole Góry nature reserve (fig. 1) about 10 km distant from Częstochowa to the south-east, in an extensive limestone Jurassic ridge overgrown with a mixed forest



b) Mean annual air temperature and annual amplitudes of the Pod Sokolą cave with comparison to six neighbouring caves; A — cool zone and B — warm zone in the Pod Sokolą cave.

with a beech prevailing in it. The cave is of the character of an oblique pot-hole 45 m long (fig. 2). The entrance to it is at the bottom of a deep, large, rectangular concave; three of its sides are vertical rocky walls, the fourth is inclined at an angle of 45° and covered in its whole length of about 50 m with forest litter which also reaches deep into the cave. Thus, exceptionally favourable conditions have been created to study the mechanisms by which the epigeal fauna of the forest litter penetrates the cavernicolous environment.

Among the neighbouring caves, the Pod Sokolą cave is distinguished by special thermal conditions. It is of a static type. At its bottom cool air accumulates in considerable amounts in winter, while in summer the cave becomes only slightly warmer (Łęski 1971). In this way two thermal zones are formed in it, a cool one, at its bottom, with a mean annual air temperature approaching 3°C , and a warmer one, near its ceiling, with a mean annual air temperature of



Fig. 3. Upper part of the concave of the Pod Sokolą cave with locality I.

about 5 °C (fig. 2). The lower part of the entrance concave is constantly filled with very cool air. In summer, the upper part of the entrance concave, above the zone of the thermocline, remains under the influence of the temperature actually prevailing on the ground surface, while below it the temperature falls violently and depends less on the conditions outside and shows a stability characteristic of the thermal conditions reigning in caves. Moreover, the concave shows great humidity, which attains its highest values in the cave. In result, the litter in the concave is always wet and its external layer is not subject to periodical drying out, as is the case on the surface.

The localities (figs. 3, 4, 5) from which samples were taken were distributed along the concave covered with forest litter and in various places in the cave (fig. 2). In the same localities there were carried out the measurements of air and litter temperature and humidity. Samples of the fauna were taken in an annual cycle at intervals of one month. The methods applied were as follow:

- From each locality a sample of the litter or detritus from the cave, 6 cubic dcm in volume, was always sifted once through an entomological sieve.
- Samples of the same volume from each locality was placed in Tullgren's apparatus.
- In each locality Barber's traps were set and changed at monthly intervals.

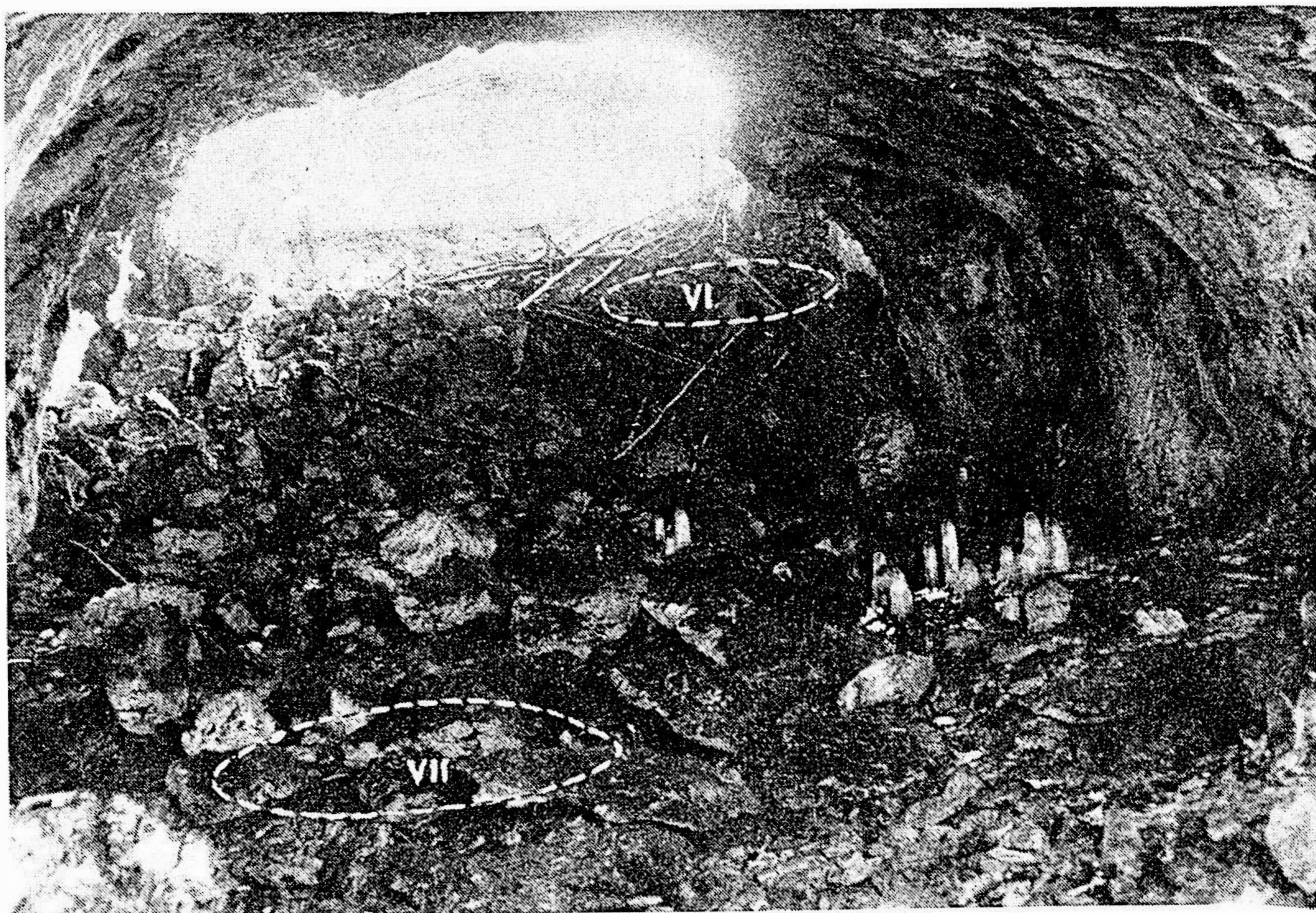


Fig. 4. The Pod Sokolą cave with situation of localities VI and VII; photographed in natural light in winter.

Detailed lists of species will be published after the whole material has been determined. At present, the results obtained may be following summarized.

The surface of the forest litter is populated by a qualitatively rich abundant community of invertebrates belonging to Oligochaeta, Isopoda, Diplopoda, Chilopoda, Collembola, Coleoptera, Hymenoptera (Formicidae), Diptera, Pseudoscorpionidea, Opiliones, Aranei, Acari and Gastropoda, while Collembola, Coleoptera, Diptera, Aranei and Acari were represented by more than 20 species. That community becomes qualitatively poorer the deeper it penetrates the concave. Up to locality V all the groups mentioned above are represented, but in locality VI no Diplopoda, Chilopoda, Formicidae, Pseudoscorpionidea and Gastropoda were established, and Oligochaeta, Isopoda, Opiliones and Aranei were only represented by few single species and specimens. Among the species of Collembola, Coleoptera (with Staphylinidae predominating), Aranei and Acari abounding in number on the surface, only ten species of Collembola



Fig. 5. The layer of forest litter and humus in bottom of the Pod Sokolą cave near locality VI.

were established to occur in locality VI and in the interior of the cave, with *Onychiurus armatus* (Tullb.) Stach, *Folsomia quadrioculata* (Tullb.), *F. listeri* Bagn. and *Isotoma propinqua* Axels. predominating; of the Coleoptera (Staphylinidae) only *Quedius mesomelinus* (Marsch.) and among Aranei only *Leptyphantes monticola* (Kulcz.) were regularly observed. Acari have not been determined. In the humid forest litter, between localities IV and V a mass-occurrence of the beetles belonging to the family Ptiliidae (*Acrotrichis* sp.) and Diptera larvae were observed from May to July in particular. But in locality VI only single specimens of the Ptiliidae and Diptera larvae were observed sporadically, there in deepest part of the cave are absent. In the concave, especially in deeper part before open the cave, some Catopidae species more numerous than in surface near concave occurred. Diptera imagines, with *Helomyza serrata* L., *Scoliocentra villosa* Meig. and *Trichocera maculipennis* Meig. predominated, were regularly observed in the cave as members of the parietal association of troglonexes on the walls with other members of this association as *Triphosa dubitata* (L.) and *Stenophylax permistus* McLach. Certain members of this parietal association of troglonexes varied in annual cycle. *Trichocera maculipennis* Meig., for instance, migrated into the cave in number of specimens highly varied in several months and different parts of the cave, but its dominance in summer months was not observed as in investigations by Mohrig, Broen,

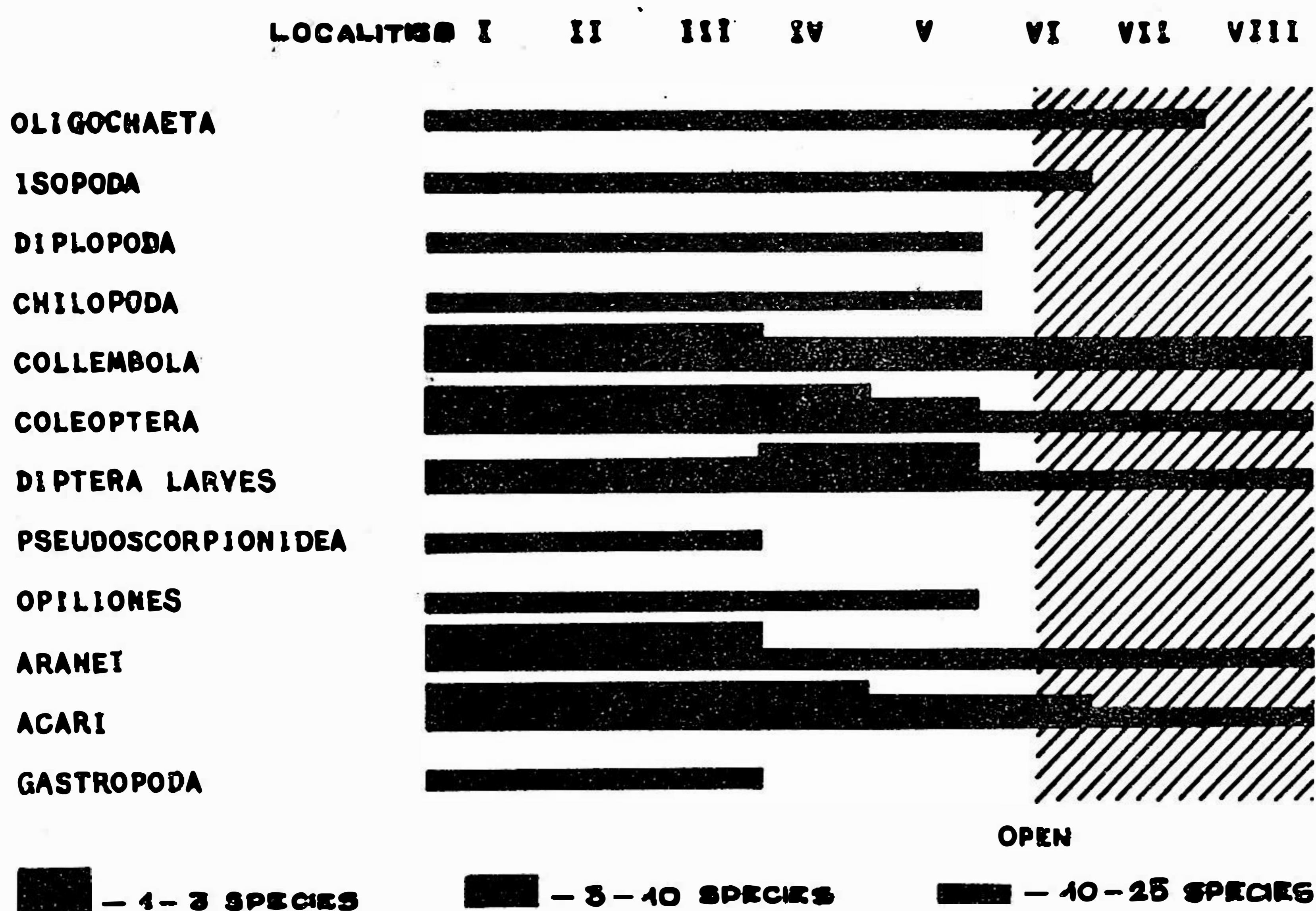


Fig. 6. Number of epigean species of several invertebrate groups occurring in localities from surface to cave.

Messner & Moritz (1968) has been reported. Among Diptera, some Phoridae and Sciaridae species are active living over year in deepest of the cave.

The reduction of the range of most of the epigean species inhabiting the forest litter in the entrance concave from the ground surface to the cave shows a correlation with the decrease of temperature in the concave. In locality VI, where the temperature approaches that prevailing in the cave, there occurs the association of invertebrates characteristic of the interior of the cave (fig. 6). On the other hand, the Pod Sokolą cave is one between neighbouring caves in which *Meta menardi* (Latr.), spider very characteristic for entrance parts and common in caves examined area, does not occur. In this cave other important biotic factors, humidity and trophic conditions (all cave is rich in dispersed detritus), are similar to those as in the concave before open, more intensively populated by invertebrates. A dull light is dispersed in greater part of the cave.

In the Pod Sokolą cave there live as — young cavernicoles in age “in statu nascendi” — subtroglonbionts (Skalski 1973): among Collembola — *Hypogastrura cavicola* (Börn.) and *Onychiurus* cf. *alborufescens* (Vogl.) as well as among Coleoptera — the endemic subspecies of the Catopidae; *Catops tristis infernus* Szymcz. and *Choleva lederiana gracilentata* Szymcz., both occur in this and the Studnisko caves only. These beetles show forms now a little modified morphologically as well as biologically in adaptative process to subterranean life. Ancestors of these subspecies colonized cave environment in later Pleistocene (Szymczakowski 1957; Skalski & Wójcik 1968). The limit of the range of these cavernicoles towards the entrance runs in the region of locality VI, and only sporadically in that of locality V, outside the entrance but under conditions similar to those prevailing in the cave. The distribution in the cave of the populations of the two troglonbiontic subspecies of Catopidae is rather interesting; *C. tristis infernus* Szymcz. occurs in greatest number in the zone between the localities VI and VII, while *Ch. lederiana gracilentata* Szymcz. between the localities VII and VIII. But under ceiling in point opposite to the bottom locality VIII *Ch. lederiana gracilentata* Szymcz. was only found. It is very interesting that subtroglonbiontic species *Arrhopalites pygmaeus* (Wank.) (Collembola) and *Porrhomma moravicum* Mill. et Krat. (Aranei), which are widely distributed in the neighbouring and other caves (Skalski 1971, 1973), are absent in examined cave.

Thus, on the base of present series of observation, the temperature seems to be the main barrier for most epigean species migrating to the subterranean environment as well as for the stenothermal and stenotropic cavernicolous species migrating towards the ground surface. This barrier only some eurytropic or “preadapted to subterranean life” epigean species overcome. The significance of the thermic barrier is, among others, clearly visible on exemple associated with humid humus Ptiliidae or Diptera larvae, to which distribution in the same conditions declined in the concave in cool zone. Most probably, the temperature is also the barrier for colonization of the cave by *M. menardi* (Latr.). The thermopreferendum range of that species is closed from 2,5 to 15 °C

(Szymczakowski 1953). In natural conditions it rather prefers higher temperatures than inferior extremum, but thermal conditions of entrance part of the Pod Sokolą cave are near inferior thermal extremum of this spider. The thermal differentiation in the cave seems to influence the distribution of the particular populations of cavernicoles. *C. tristis infernus* Szymcz. is pronouncedly attached to the cooler part of the cave investigated, while *Ch. lederiana gracilenta* Szymcz. its warmer part. In the adjacent warmer Studnisko cave, some 100 m distant from the Pod Sokolą cave, only a few specimens of *C. tristis infernus* Szymcz. was found, and the cave is populated by *Ch. lederiana gracilenta* Szymcz. Most probably, the temperature in the Pod Sokolą cave, much lower than that prevailing in the neighbouring caves, conditions the existence in it of cryophilous *O. cf. alborufescens* (Vogl.), which represents a glacial relict having only this locality in Poland. The mountain spider *L. monticola* (Kulcz.), a relict element in the Kraków—Częstochowa Upland widely distributed in the Tatra Mts. (Prószyński & Staręga 1971), is more common in the Pod Sokolą cave as well as other caves of mentioned area than in surface. Now, in warmer conditions in surface it is colonizing cooler cavernicolous environment.

BIBLIOGRAPHY

- MOHRIG W., B. v. BROEN, MESSNER B., MORITZ M., 1968: Beiträge zur Arthropodenfauna aus Großhöhlen des Harzes und des Kyffhäusers. I. Allgemeine Charakteristik der untersuchten Höhlen und Fundortbeschreibung. II. Diptera. Dtsch. Entomol. Z., N. F., 15, 4/5: 367—384.
- KOWALSKI K., 1951: Jaskinie Polski. Warszawa.
- ŁĘSKI Z., 1971: Badania nad termiką kilku jaskiń w okolicy Częstochowy. Materiały Speleologiczne. Częstochowa.
- PRÓSZYŃSKI J., STARĘGA W., 1971: Aranei. In: Katalog Fauny Polski, 23, Warszawa.
- RUDNICKI J., 1959: Jaskinia Wiercica. Speleologia, 1, 1/2: 95—98.
- SKALSKI A. W., 1971: Badania jakościowe i ilościowe podziemnej fauny Polski. Materiały Speleologiczne. Częstochowa.
- SKALSKI A. W., 1973: Materiały do znajomości bezkręgowców jaskiń Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej. III Rocz. Muz. w Częstochowie: 161—200.
- SKALSKI A. W., WÓJCIK Z., 1958: Jaskinie rezerwatu Sokole Góry w okolicy Częstochowy. Ochrona Przyrody 33: 237—279.
- SZYMCZAKOWSKI W., 1953: Preferendum termiczne pająka *Meta menardi* Latr. Folia Biol. 1: 154—168.
- SZYMCZAKOWSKI W., 1957: Catopidae (Coleoptera) des grottes dans les Sokole Góry près de Częstochowa. Acta Zool. Cracov., 1, 4: 65—113.
- WÓJCIK Z., 1958: Dziwy jaskini Studnisko. Wszechświat 9: 251—255.
- VANDEL A., 1965: Biospeleology. The biology of cavernicolous animals. Pergamon Press.



Db 034

GEGENSEITIGE BEEINFLUSSUNG DER WASSERPOLLUTION UND DES HÖHLENMILIEUS

B. Sket

Biologisches Institut der Universität von Ljubljana, Jugoslawien

1.1 Die fortschreitende Industrialisierung, in einem kleineren Ausmaß auch die fortschreitende Urbanisierung und die „touristische Industrie“, haben in den letzten Jahrzehnten die Verunreinigung der unterirdischen Gewässer verursacht. Diese Erscheinung ist sogar in den Flußtätern brennend, wo die Dämme bzw. starke Oszillationen des Wasserstandes den Zutritt des verunreinigten Flußwassers in das Phreatik und auch zu den Pumpstationen der Wasserleitungen erleichtern (Sket, 1972). Umsomehr ist das Problem der Pollution in größeren Karstgebieten brennend, deren Schwierigkeiten mit der Wasserversorgung sowieso bekannt sind.

1.2 Im slovenischen Karste ist die Wasserverunreinigung besonders im System des Karstflusses Reka-Timavo fortgeschritten in welchen die Abwässer der Industrie der organischen Säuren und der Holzstoffplatten geleitet sind. Einen kleineren Umfang hat die Pollution in der Umgebung von Kočevje, wo wir in einzelnen kleineren Höhlen die Folgen verschiedener Pollutionstypen vorfinden. Einen weiteren Umfang, aber für jetzt noch mäßiger Intensität, zeigt die Pollution im System der Ljubljana bzw. Pivka zwischen Postojna und Planina. Dieses System haben wir gerade deswegen, sowie wegen seiner verhältnismäßigen hydrographischen Einfachheit für detaillierte Untersuchungen ausgewählt. Selbstverständlich sind im ganzen Karstgebiete die Brennpunkte lokaler Verunreinigung zerstreut, ein klassisches Beispiel dafür ist die Verwendung der Abgründe als Mistgruben.

2. 1 Es gibt mehrere Gründe, weshalb wir dem Pollutionproblem der Karstgewässer eine besondere Aufmerksamkeit widmen müßten.

— Bekannt ist der Mangel an brauchbarem Wasser, in den Trockenperioden können die oberflächlichen Wasserläufe sogar völlig austrocknen. Eine der Folgen davon ist eine sehr milde Verdünnung der Abwässer in den Rezipienten.

— Die oberflächlichen Wasserläufe in geschlossenen Karstgebieten sind weitgehend isoliert. Wenn stärkere Pollutionstöße die vorhandene Flora und Fauna vernichten, ist eine Wiederbesiedlung unverhältnismäßig langsamer als in den anderen Gewässern. Die Folge ist selbstverständlich ein vermindertes Selbstreinigungsvermögen.

— Das unterirdische Wassernetz im Karste ist tatsächlich netzartig, das kann zwar eine gründlichere Verdünnung der Pollutanten bedeuten, aber auch die Verunreinigung größerer Gebiete aus einem Brennpunkt.

— Abiotische und biotische Faktoren, die in unterirdischen Wasserläufen tätig sind, unterscheiden sich bedeutend von den oberflächlichen. Deswegen sind ihre Einflüsse auf das Selbstreinigungvermögen des unterirdischen Wasserlaufes weitgehend unbekannt. Wir wissen also nicht, wie große Mengen der Abwässer das Wasser erträgt, ohne irreversible negative Folgen zu erleiden.

2.2 Mehrere Faktoren beeinflussen die Reinigung des Wasserlaufes, einige davon sind auch von der bloßen Morphologie des Flußbettes abhängig. Führende Rollen spielen die Sedimentierung, abiogene Oxydation und die biogene Zersetzung. Man kann nicht bezweifeln, daß die Verhältnisse in den unterirdischen Strömen für die abiogene Komponente (Phase) der Selbstreinigung äußerst günstig sind. Die Morphologie der Bette ist sehr entfalteten, größere Räume, wo sich das Wasser staut und sich die suspendierten Teilchen sedimentieren, wechseln mit Stromschnellen und Wasserfällen, wo sich das Wasser lüftet und damit die Oxydierung erleichtert ist.

Es wurde festgestellt, daß das Wasser in einigen unterirdischen räumen äußerst lange zurückgehalten wird. So brauchte das gefährbte Wasser bei einem mäßig hohem Wasserstand im System der Pivka für 3,8 km des Oberflächenlaufes 1.23 Stunden, für erste 3,5 km des unterirdischen Laufes (Postojna-Pivka jama) 2 Stunden und für weitere 4,5 km (eingeschlossen wenigstens 2,5 km der unbekanntes Räume!!) des Laufes sogar 34 Stunden (Šerko, 1946). Es ist verständlich, daß die Möglichkeit für die Sedimentierung in solchen Verhältnissen bei weitem besser sind als in Oberflächengewässern, die gewöhnlich viel einheitlichere Flußbette haben. Diesen Prozeß begünstigt der suspendierte bzw. kolloidale Lehm mit bekannten adsorbativen Fähigkeiten, der in den Höhlengewässern regelmäßig vorhanden ist.

Die bisher unternommenen Experimente mit den Bakterien stimmen mit diesen Daten überein. Es wurde festgestellt (Emili, 1969), dass sich die Bakterienkulturen in den Sickerflüssen, sehr bald stark verdünnen bzw. sedimentieren, so daß die Möglichkeit der Übertragung der pathogenen Keime in gefährlichen Mengen kaum existiert. Leider haben wir keinen adäquaten Vergleich mit den Oberflächenströmen.

Bisherige Analysen zeigen, daß die Höhlengewässer, so lange sie nur nicht zu stark organisch verunreinigt sind, immer sauerstoffreich sind. Die Abwesenheit der phototrophen Pflanzen ist also diesbezüglich bedeutungslos, weil die morphologische Entfaltung der unterirdischen Flußbette diesen Mangel kompensiert. Das Wasser ist in Höhlenbächen wie auch in Höhlenflüssen (im Sinne Trimmel, 1968) bzw. Sickerflüssen mit Sauerstoff nahezu gesättigt, manchmal sogar übergesättigt (Barr et Kuchne 1971, Sket 1970, Rejic im Druck), und die tägliche Schwankungen sind unbedeutend. Die abiogene Oxydierung kann also intensiv sein.

Die kritische Komponente in der Selbstreinigung der unterirdischen Gewässer stellen die biogenen Prozesse dar. Die Struktur der Biozönosen ist nämlich so qualitativ wie auch quantitativ von den Oberflächen-Biozönosen verschieden. Nach den bisherigen Daten erreichen die Bakterienpopulations-

dichten im Höhlenwassersediment die Werte von der Kategorie der Zehnmillionen pro Gramm (Varga et Takats 1960, Gounot 1967). Es handelt sich also um Zahlen, die auch in den normalen Grenzen für die Populationen der Oberflächengewässer stehen. Die Bakterienaktivität sollte zwar im Sommer niedriger, doch im Winter intensiver als außen sein.

Betreffs der Biozöosen unterscheiden sich die echten Höhlenbäche und die Höhlenflüsse, die in einer unmittelbaren Verbindung mit den Oberflächenströmen sind, sehr untereinander. Die Zahl der größeren Tiere (von Millimeterdimensionen nach oben) ist in den unverunreinigten Höhlenbächen verhältnismäßig klein, sie bewegt sich gewöhnlich unter 10 und 100 Ex/m² (eigene Untersuchungen). Man muß selbstverständlich die Aggregationen ausnehmen, zu welchen aus verschiedenen Gründen kommt. Die Tatsache, daß sich die meisten dieser Tiere wenigstens fakultativ auch mit dem Sediment ernähren, ist selbstverständlich für die Verarbeitung desselben günstig. Wir müssen aber den stark verminderten Metabolismus der Höhlentiere in Betracht ziehen, dessen Folge auch ein verkleinerter Futtermittelverbrauch ist.

In den Höhlenflüssen (Sickerflüssen) leben gemischte Biozöosen, die außer aus Troglobionten auch aus fakultativen Höhlenbewohnern (verschiedene Typen der Troglaxene und Troglophile) bestehen. Ihre Populationen können sehr reich sein, auf den Schotterböden messen wir die Populationsdichte zu Tausenden der Ex/m² (Sket 1970). Es handelt sich also wieder um Populationsdichten, deren Werte sich nicht bedeutend von jenen unterscheiden, die wir in den oligo bis b-mesosaproben Oberflächenströmen treffen. Doch erhöhen die Zahlen vor allem einige winzige Tiere, so daß die Biomasse verhältnismäßig niedrig bleibt.

Der Futtermittelverbrauch dieser Biozöosen ist schon deswegen vermindert, weil sie auch Troglobionten enthalten. Wegen der kleineren Oszillationen der abiotischen Faktoren, die bestimmt auch die physiologische Aktivität stimulieren, können wir aber auch bei „jüngeren“ Immigranten einen verminderten Metabolismus erwarten (in diese Richtung gehen jetzt unsere Untersuchungen).

2.3 Bei der Schätzung des Verunreinigungsgrades stoßen wir in den Höhlen auf gewisse methodologische Schwierigkeiten. Wie bekannt, müssen die chemischen Untersuchungen praktisch kontinuierlich sein, um uns mehr oder weniger zuverlässige Resultate zu geben. Die Analyse der Biozöosen, die eine langwierige Tätigkeit der abiotischen Faktoren reflektieren, kann uns in der Höhlenumgebung leicht zu falschen Schlüssen verführen.

Fast alle „Saprobien-systeme“ die auf der Analyse der Biozöosen bzw. der Flora und Fauna basieren, lehnen sich bewußt oder unbewußt auf den — sagen wir — Extremhabitat-Effekt. Die b-mesosaprobe Verunreinigung können wir als ökologisch optimal betrachten, denn in solchen Gewässern leben die höchsten Zahlen der Pflanzen- und Tierarten zusammen. Stark verunreinigtes oder ausgesprochen klares Wasser können wir also als Extremhabitate bezeichnen. Das ersterwähnte Habitat charakterisiert der Sauerstoffmangel und Anwesenheit der Giftstoffe, das zweite aber der Nährstoffmangel. Es gibt verhältnismäßig wenige Tierarten, die in den Extremhabitaten leben können. Diese Arten sind

zum Teil zwar wirklich stenök, z. T. sind das aber ausgesprochen euryöke Arten, die in der überbesiedelten b-mesosaprobien Zone nicht konkurrenzfähig sind, in der Abwesenheit der Konkurrenz können sie aber sogar sehr dichte Populationen bilden. Daraus kommen wir in einer Richtung zum Indikatoren-Systeme, in der anderen zu der Schätzung der Wasserqualität aufgrund der Verhältnisse der Artenzahl und der Besiedlungsdichte (selbstverständlich, absolute Zahlen und Artenspectrum mitberücksichtigt).

Bekanntere Indikatoren der Verunreinigung versagen in der Unterwelt vollkommen, denn die Fauna ist hier sehr spezifisch. Rejic (im Druck) hat versucht einige charakteristische Organismen zu finden, doch ist es notwendig, die Beziehungen dieser potenzieller Indikatoren zum Temperatur-Regime zu überprüfen.

Weil echte Höhlengewässer schon an sich ein Extrembiotop sind, ist es verständlich, daß auch die weitere erwähnte Methode hier keine brauchbaren Resultate geben kann. Der Quotient Artenzahl/Populationsdichte ist zwar jenem in den Oberflächengewässern ähnlich, aber die absoluten Ziffern sind recht klein. Bei einem vergrößerten Zufluß der Nährstoffe verkleinert sich hier „untypisch“ der Quotient, weil sich die Abundanz vergrößern kann, eine Möglichkeit für das Bereichern der Artenzahl ist aber nicht gegeben. Anders



Abb. 1. *Monolistra caeca* in der Höhle Podpeška jama.

reagieren die Sickerflüsse, wo die Verhältnisse jenen an der Oberfläche teilweise vergleichbar sind.

3.1 Am Ende möchte ich einige konkrete Beispiele der Wirkung der Pollution auf die Lebewelt der Fließenden Höhlengewässer und umgekehrt anführen und erklären. Schon nach den Daten Holsingers (1966) stellen wir einen günstigen Einfluß der milden Verunreinigung auf das Wachsen der Populationen der Höhlentiere fest. Doch gilt das nur im Falle, daß es keine direkte Verbindung mit der Oberflächentierwelt gibt, sonst kommt es zu mehr komplexen Erscheinungen. Eine starke Pollution devastiert selbstverständlich auch dieses Habitat.

3.2 In der Höhle Podpeška jama (Dobropolje) ist in einen klaren Höhlenbach der Abfluß einer Viehtränke geleitet worden (Abb. 1). In der Fauna des Baches dominieren *Monolista caeca caeca* Gerst., *Niphargus orcinus longiflagellum* Kar., *Belgrandiella cf. kusceri* und *B. cf. lacheineri*. Die Abundanz der *Monolista* übersteigt im Durchschnitt nicht 10 Ex./m². Beim Einfluß des Viehtränke-Wassers hat sich auf einer Fläche von etwa 0,3 m² die *Monolistren*-Population auf etwa 1000 Ex/m² verdichtet. Weil sich *Niphargus orcinus* auch als Prädator mit den *Monolistren* ernährt, war auch seine Besiedlung an dieser Stelle dichter.

Ähnliche Situation findet man in den Eingansteilen der Schlundhöhlen, dessen Zuflüsse im Sommer austrocknen und deswegen keine aquatische Oberflächenfauna enthalten. In den Regenperioden tragen diese Gewässer in die Höhlen verhältnismäßig große Mengen der Nährstoffe, teilweise in einer noch unzersetzten Form, die sich in den Eingangszonen der Höhle anhäufen. In einer solchen Höhle in Istra (Bazuje bei Marušiči) haben wir unmittelbar unter dem Eingang eine reiche Siedlung von *Monolista bericum hadzii* Sket gefunden. Noch evidenter tritt diese Erscheinung in den Schlundhöhlen des Popovo polje (Hercegovina) auf, wo die sessilen Troglöbionten *Congerina kusceri* Bole und *Marifugia cavatica* Abs. et Hrabě leben. Beide Tiere sind zwar längs des dinarischen Karstes von Slovenien bis Herzegovina verbreitet, doch bilden sie nur ausnahmsweise kleine Aggregationen. In den Höhlen des Popovo polje, das im Sommer vollkommen trocken ist und in den Regenperioden vom Fluß Trebišnjica bewässert wird, bilden diese Tiere äußerst dichte, krusten- bzw. ballenförmige Anhäufungen. Die Trebišnjica bringt nur vereinzelte kleinere Oberflächentiere, so daß die Arten *Emmericia ventricosa* Brusina, *Synurella* sp., *Asellus aquaticus carsicus* Kar. hier schon von teilweise depigmentierten Exemplaren vertreten werden. Die Fische aus der Gattung *Paraphoxinus* aber gehen nach dem Wasserabfluß maßenhaft ein und tragen so zur Wasserpollution bei.

3.3. In der Umgebung von Kočevje kennen wir mehrere Höhlen, deren Höhlenbäche mit den Oberflächengewässern augenscheinlich in einer sehr indirekten Verbindung sind. So brauchte das gefärbte Wasser von den Schlundloch der Rinža bis zu Höhle Jama v Šahnu etwa 54 Stunden, bei einer geradlinigen Entfernung von 1,5 km (cit. Bole, 1965). Doch sind die hydrographischen Verbindungen hier noch wenig bekannt, denn es gibt auch einige kleinere

Oberflächenbäche mit unbekanntem Abflußrichtungen. Drei Wasserhöhlen sind für uns besonders interessant, denn in jeder von ihnen haben wir eine andere Pollutionsform gefunden, in allen Fällen hat aber diese zu einer fast vollkommenen Devastierung der Wasserfauna geführt.

Die Höhle Vodna jama pri Klinji vasi war noch vor zwei Jahrzehnten mit *Niphargus gr. stygius*, *Synurella* sp. und mit einer äußerst dichten Population von *Proteus anquinus* Laur. besiedelt. Mehrere Zehn Meter weit war das Bachboden mit etwa 5 Ex./m² besiedelt. Eine leichte Pollution mit dem Kohlenstaub hat offensichtlich aus dem Hauptbach die Krebse *Monolitra caeca caeca* und *Troglocaris schmidti* Dorm. in kleine Seitenzuflüsse gedrängt. Im Jahre 1962 war der ehemalige Steinboden mit einer zentimeterdicken Schicht des Schlammes in verschiedenen Farben bedeckt, das Wasser enthielt große Mengen von CaSO₄ (1140 mg/l), die totale Härte erreichte 65° dH (Aljančič, in litt.). Der *Proteus* war fast ausgerottet, wir haben nur noch vereinzelte Exemplare gefunden, diese sahen aber gesund aus.

Durch die Höhlen Željnske jema fließt der Bach aus der Kohlengrubeseparationsanlage, der die Hauptgänge mit dicken Lagen des Kohlenschlammes bedeckt hat. Die Wasserfauna (*Niphargus gr. orcinus*, *Synurella* sp.) existiert nur noch in einem kleinem, klarem Zufluß.

Die Wasserhöhle Jama v Šahnu war seinerzeit als ein sehr reicher Fundort der Grottenolme bekannt. Noch in Februar 1964 waren die Verhältnisse unverändert, im Sommer desselben Jahres schwammen im Wasser *Sphaerotilus*-Zotten und die gefangenen Proteen gingen im Aquarium in Moulis sehr bald ein (Bole, 1965). Diese Veränderung sollten die in der Nähe der Höhle abgelagerte Abfälle verursacht haben. Etwas später haben wir in der Höhle als einzige größere Bewohner *Sphaerotilus natans*, *Tubifex tubifex* und *Ancylus fluviatilis* gefunden (Sket, 1971), sogar *Asellus aquaticus*, der wenigstens vor dem Weltkrieg hier wohnte, ist verschwunden (es scheint zwar, daß es sich um eine teilweise depigmentierte und vielleicht empfindlichere Form handelt). Diese „saprophyten“ Organismen haben selbstverständlich die Höhlentiere nicht verdrängt, die sind direkt wegen der Verunreinigung verschwunden. Jetzt riecht das Wasser stark nach H₂S und die höheren Tiere sind in der Höhle nicht mehr vorhanden.

3.4 Komplexe Untersuchungen haben wir im System Postojna-Planina unternommen. Dieser beginnt mit dem Schlund der Pivka in den Höhlen von Postojna (Postojnska jama, Otoška j., Črna j., Magdalena j., Pivka jama), der Fluß kommt wieder in der Planinska jama zutage. Beide Höhlensysteme trennen 2200 m geradliniger Entfernung, mit unbekanntem Höhlengängen. Die Hauptmenge des Wassers stammt vom Sickerfluß Pivka, dessen Verunreinigung in den letzten Jahren stark zunimmt. In der Höhle Otoška jama vereinigt sich der stark verunreinigte Bach Črni potok mit der Pivka und in der Črna jama münden einige reine unterirdische Gewässer in die Pivka. Vor dem Ausfluß aus der Planinska jama vereinigt sich Pivka mit dem aus dem Cerknjško jezero kommenden Höhlenfluß Rak, der unterwegs in Škocjan oberflächlich fließt. Das ganze System liegt in einer relativen Höhe von 550 bis 450 m ü. M.

Die mittlere Jahrestemperatur der Pivka ist etwa 9,5 °C. Die bisherigen Temperaturmessungen waren nur sporadisch, trotzdem sind uns einige wichtige Werte approximativ bekannt. Die Jahresamplitude erreicht bei 3500 m des unterirdischen Laufes wenigstens 17°, bei 7500 m noch immer mehr als 6 °C. Die täglichen Amplituden waren vor dem Schlundloch bis etwa 2°, bei 3500 m nur noch 1°; in der Planinska jama sind die täglichen Temperaturschwankungen unbedeutend.

Der Fluß Pivka gelangt in die Unterwelt mit sehr variablen Sauerstoff-Mengen, doch nähert sich die Sättigung wenigstens bei 3500 m der hundertprozentigen das vorherige Defizit oder Suffizit beeinflusst dies nur wenig. Ein solcher Zustand ist auch noch in der Planinska jama erhalten.

Die Menge der organischen Stoffe im Wasser haben wir bisher nur aufgrund von BSB und KMnO_4 -Verbrauch (Abb. 2) geschätzt. Alle bisherige Messungen (außer im tiefem Winter) haben gezeigt, daß sich der anfangs mässig hoher BSB-5 schon nach 3500 m auf die Hälfte des Wertes verringert und diesen kleinen Wert bis zum Ausfluß aus der Planinska jama erhalten hat. Die Sedi-mentanalysen werden wahrscheinlich mit diesen im Einklang sein, denn sehr

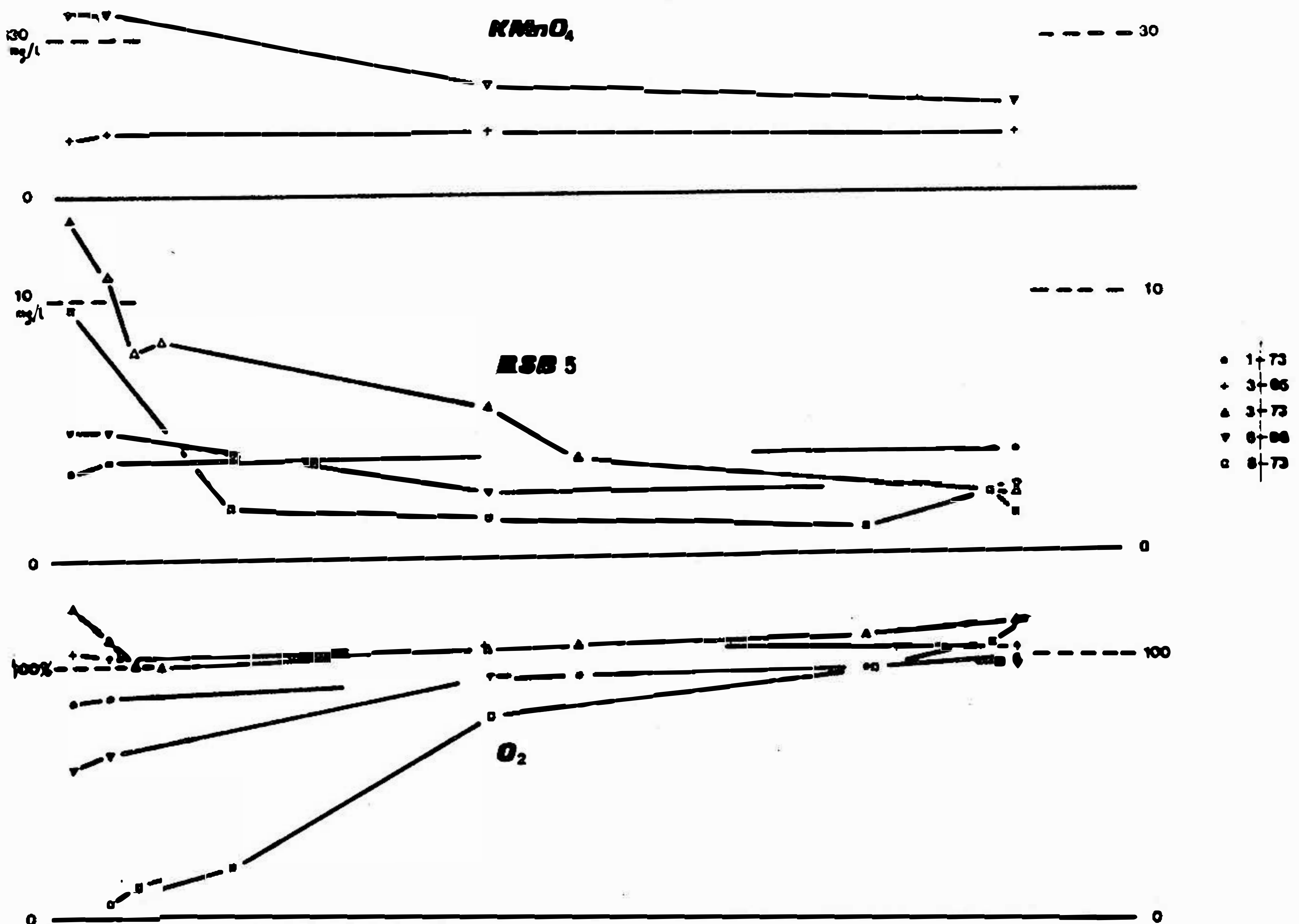


Abb. 2. Einige Daten über Wasserbeschaffenheit im unterirdischen Pivka-Lauf (unten — die diagrammatische Darstellung des Höhlensystems, km — Entfernung vom Schlundloch in km, P_0 — Bezeichnung der Beobachtungslokalitäten).

große Mengen der organischen Teilchen sedimentieren sich in den Eingangsteilen der Postojnska jama, bei 3500 m ist der Boden sichtbar rein. Unsere Untersuchungen waren bisher zu sporadisch, doch können wir den Fortgang der Pollution in letzten Jahren schon „organoleptisch“ feststellen. Ein besonderes Problem ist noch die Abhängigkeit so des Temperaturregimes wie auch der Wasserqualität längs des Höhlenflusses vom Wasserstand bzw. der Wassermenge.

Bei den Faunauntersuchungen haben wir uns bisher auf die Zoozönosen des mittelgroben Schotter im Laufe des Sickerflusses begrenzt. Diese bildet eine verhältnismäßig reiche Mischung der Troglobionten mit verschiedensten Trogliphilen- und Troglaxenen-Typen, welche in die Höhlen fast ausschließlich

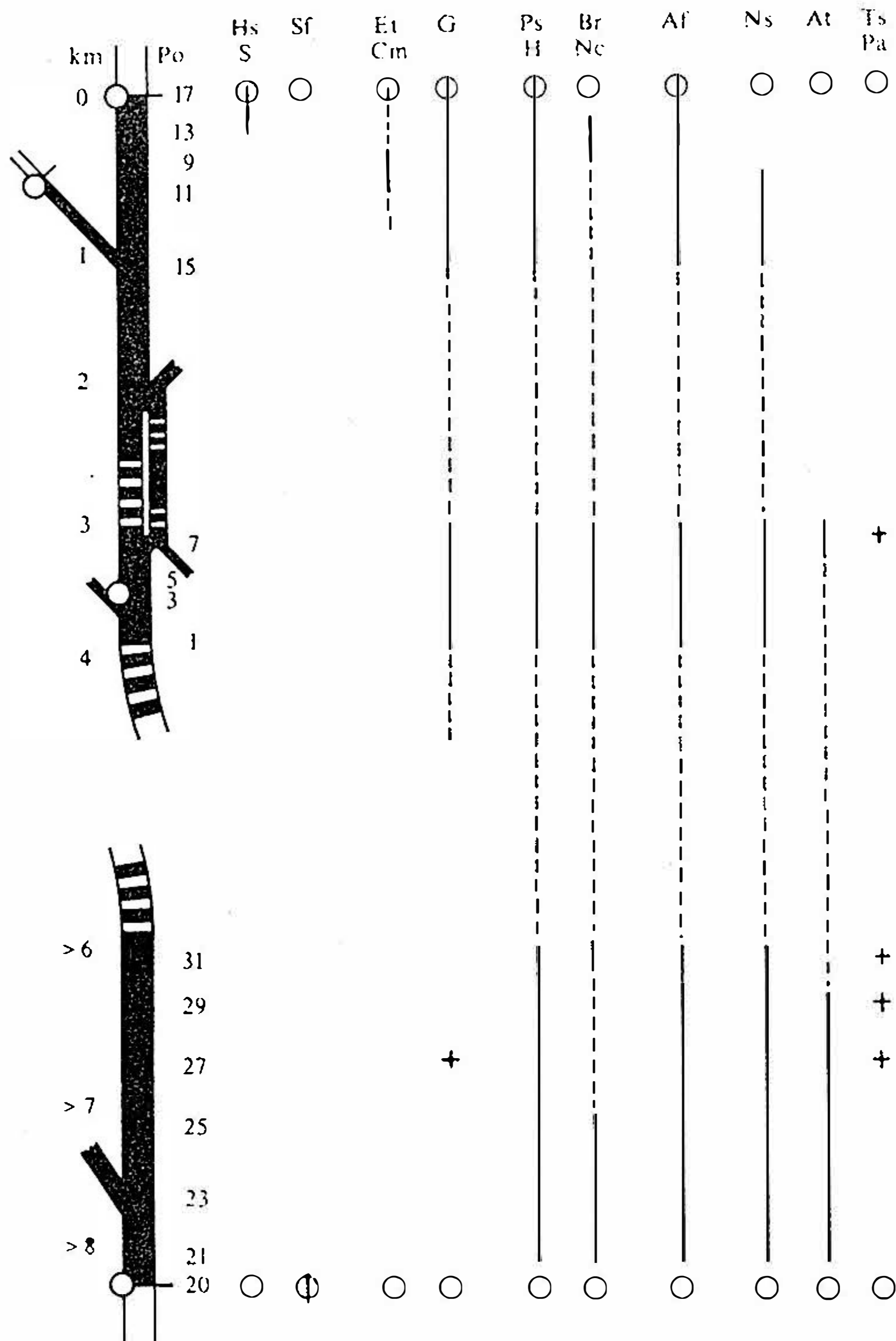


Abb. 3. Verbreitung einiger Tiere längs des unterirdischen Pivka-Laufes (Hs — *Helobdella stagnalis*, S — *Siphonuridae* g. sp., Sf — *Sadleriana fluminensis*, Et — *Erpobdella*, testacea, Cm — *Caenis moesta*, G — *Gammarus* sp., Ps — *Paraleptophlebia submarginata*, H — *Habrophlebia* sp., Br — *Brachyptera* cf. *risi*, Nc — *Nemoura* cf. *cambrica*, Af — *Ancylus fluviatilis*, Ns — *Niphargus puteanus spoeckeri*, At — *Acroloxus tetensi*, Ts — *Troglocaris schmidti*, Pa — *Proteus anguinus*).

mit der Richtung des Flusses eindringen. Einige von der Oberflächenarten bilden in diesem System schon mehr oder weniger spezialisierte unterirdische Rassen, wie z. B. *Ancylus fluviatilis* Müll. (Bole 1965), *Trocheta bykowskii* Gedr. (Sket, 1968), *Synurella* sp. und andere, die auch deswegen längs des ganzen unterirdischen Laufes der Pivka verbreitet sind. Ausgesprochen troglobionte Arten und Unterarten, z. B. *Proteus anguinus* Laur., *Troglocaris schmidti* Dorm., *Niphargus spoeckeri* Schllbg., *Asellus aquaticus cavernicolus* Rac., *Acroloxus tetensi* (Kuščer) dominieren im Planina-Teil des Systems und nur wenige davon nähern sich dem Eingang in Postojna auf weniger als 500 m Entfernung. Diese Erscheinung steht vollkommen im Gegensatz mit den vorher behandelten Beispielen. Wir können sie mit dem Eindringen der Konkurrenzstarken Organismen von der Oberfläche erklären, die in den Eingangsteilen der Höhlen wegen der milden Verunreinigung sehr günstige Lebensbedingungen gefunden haben. Die Populationsdichte einiger Oberflächenarten ist im ersten Kilometer des unterirdischen Laufes sogar bemerkbar höher als in dem beschlammten und mit den Algen bewachsenem Endteil des Oberflächenlaufes. Starke Populationen bilden hier (bis zum 3500 m) z. B. *Erpobdella testacea* (Savigny), *Gammarus* sp. (cf. *fossarum-wautieri*), *Caenis moesta* Bengtsson. Einige Oberflächenarten sind auf die nächste Nähe des Schlundloches (*Helobdella stagnalis*, Siphonuridae) oder der unteren Quelle (*Sadleriana fluminensis*) begrenzt und einige Arten haben sich ohne sichtbare morphologische Veränderungen längs des ganzen unterirdischen Laufes verbreitet.

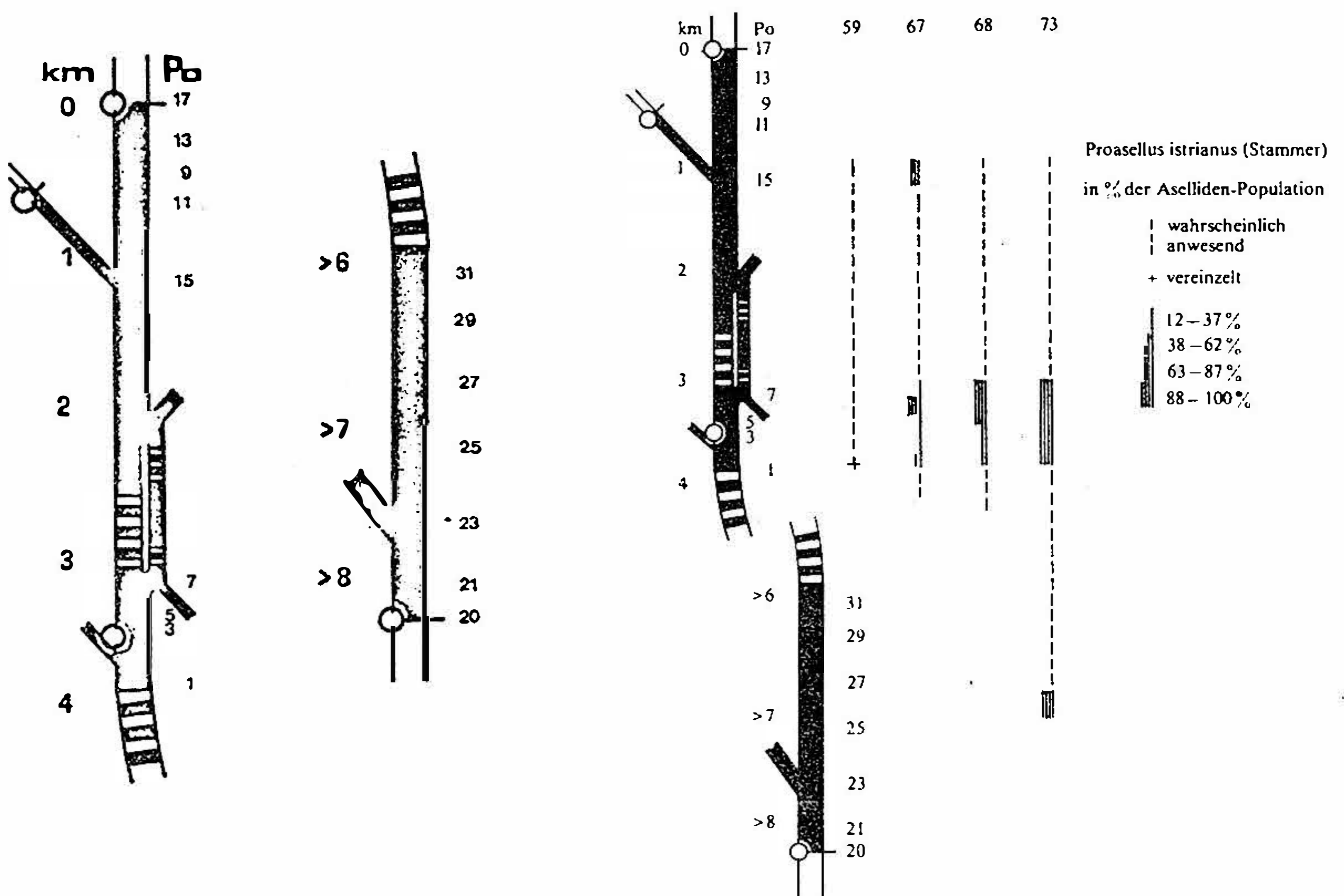


Abb. 4. Die Ausbreitung des *Proasellus istrianus* im Postojna-Planina-System während der Periode 1959 – 1973.

Solche sind z. B. *Glossiphonia complanata* L., *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens), *Habrophlebia* sp., *Brachyptera* cf. *risi*, *Nemoura* cf. *cambrica*, *Simuliidae* und andere. Es ist also klar, daß gewisse Oberflächentiere mit den unterirdischen kompetieren und sie dort verdrängen, wo sie den Zutritt haben und genug gute Lebensverhältnisse finden (Abb. 3).

Wir beobachten in den letzten Jahren eine bemerkbare Abnahme der Populationsdichte einiger troglobionten Arten sogar in Planinska jama. Das hat sich besonders bei *Asellus aquaticus cavernicolus* und *Acroloxus tetensi* klar gezeigt. Dagegen treten hier immer regelmäßiger vereinzelte *Gammarus*-Exemplare auf. Als eine Besonderheit möchte ich hier unterwegs die Invasion der trogliphilen Art *Proasellus istrianus* (Stammer) erwähnen. Wahrscheinlich durch die Expansion einer relikten Population im Gebiet der Otoška jama hat sich diese Asselart in letzten zwei Dezenien längs des Wasserlaufes verbreitet, in diesem Jahr haben wir sie schon in obersten Teilen der Planinska jama gefunden (Abb. 4).

Wir stellen also fest, dass die Pollution das Vordringen der Oberflächentiere in die unterirdische Wasserläufe erleichtert. Einerseits ist das günstig, weil sich damit das Selbstreinigungsvermögen der unterirdischen Gewässer vergrößert, andererseits ist das gleichzeitig für die weitere Existenz der „traditionellen“ Höhlenfauna gefährlich.

LITERATUR

- BARR T. C., KUEHNE R. A., 1971: Ecological studies in the Mammoth Cave system of Kentucky. II. The ecosystem, *Ann. Speleol.* 26 : 47—96.
- BOLE J., 1965: Rodova *Ancylus* O. F. Müll. in *Acroloxus* Beck (Gastropoda, Basommatophora) v podzemeljskih vodah Jugoslavije. *Razprave SAZU*, Cl. IV., 8 : 155—175.
- —, 1965 a): Varstvo podzemeljskega živalstva. *Varstvo narave*, 4 : 69—80.
- BRIEGLEB W., 1962: Zur Biologie des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). *Z. Morph. ökol. Tiere* 51 : 271—334.
- GOUNOT A.-M., 1967: La microflore des limons argileux souterrains: son activité productrice dans la biocoenose cavernicole. *Ann. Speleol.* 22 : 23—146.
- HOLSINGER J. R., 1966: A preliminary study on the effects of organic pollution of Banners Corner Cave, Virginia. *Int. J. Speleol.* 2 : 75—89.
- REJIC M., (im Druck): Indikatorji onesnaženja v podzemeljskih kraških vodah. *Biol. vestnik*.
- SCHREIBER G., 1929: Il contenuto di sostanza organica nel fango delle Grotte di Postumia. *Atti Accad. Ven.-Trent.-Istr.* 20 : 51—53.
- 1931: L'Azoto alimentare degli animali cavernicoli di Postumia (Considerazioni sul ciclo dell'Azoto). *Arch. zool. Ital.* 26 : 650—653.
- SKET B., 1968: K poznavanju favne pijavk (Hirudinea) v Jugoslaviji. *Razprave SAZU*, Cl. IV., 11 : 127—198.
- 1970: Predhodno poročilo o ekoloških raziskavah v sistemu kraške Ljubljance. *Biol. vestnik* 18 : 79—87.
- 1971: Problem zaštite podzemeljske favne in podzemeljskih vodah v krasu. „Simpozij zaštiti prirode u našem kršu“, Zagreb, 185—191.
- 1972: Zашčita podzemeljske favne se ujema z življenjskimi interesi prebivalstva. „Zelena knjiga“, Ljubljana, 137—140.
- ŠERKO A., 1964: Barvanje ponikalnic v Sloveniji. *Geogr. vestnik* 18.
- VARGA L., TAKATS T., 1960: Mikrobiologische Untersuchungen des Schlammes eines wasserlosen Teiches der Aggteleker Baradla-Höhle. *Acta Zool. Hung.* 6 : 429—437.

Db 035

EINE INTERESSANTE UNTERIRDISCHE HYDROIDEN-ART AUS JUGOSLAWIEN

B. Sket, J. Matjašič

Biologisches Institut der Universität von Ljubljana, Jugoslawien

Die im Jahre 1971 beschriebene *Velkovrha enigmatica* (Abb. 1, 2) Matjašič & Sket ist noch immer nur vom Originalfundort, aus dem Rak-Arm der Planinska jama (Höhle von Planina) in Slovenien (Jugoslawien) bekannt. Sie ist eine kolonienbildende Hydroiden-Form, deren aufrechte, etwa 1,5 mm hohe Polypen aus einem kriechenden Stolo entspringen. Der Hydrant ist kopfförmig, mit einem zweireihigem Kranz von 5 bis 10 Tentakeln versehen, seine Proboscis ist konisch, die Mundöffnung kreisrund. Der Hydrant ist nicht von einer Hydrotheca umgeben, die anderen Teile des Kormus sind mit Periderm bedeckt, der mehr oder weniger durchscheinend und gelblichbraun gefärbt ist. Das Periderm des Stolo ist an die Unterlage festgebunden.

Das Periderm ist mehrschichtig. Strukturen, welche die Anwesenheit einer reduzierten Hydrotheca zeigen könnten, sind an der Basis des Hydranten nicht vorhanden. Die Gastrodermis-Zellen sind im Hydranten höher als im Schaft, sie füllen auch die Tentakel aus. Die winzigen Cniden sind in zwei Formen ausgebildet.

Bei einigen Polypen haben wir unmittelbar unter den Hydranten die knospenden geschlechtlichen Individuen gefunden. Sie sind von einer vermutlichen Gonotheca umgeben, die sich im reiferen Stadium terminal öffnet. Mit der Reifung wächst der Schaft des Gonophoren in einigen Fällen sehr stark in die Länge, so daß der Hydrant schließlich als eine seitliche Bildung des Polypen erscheint. Das Periderm („Gonotheca“) der Gonophor-Knospe zerfällt augenscheinlich, der Schaft des reifen Gonophoren wird von einer schleimigen Masse umgeben, auf welcher wir auch einige Epizoen beobachten konnten. Der reife weibliche Gonophor ist fast kugelförmig bzw. ellipsoid. Seine Wandung ist manchmal fast glatt und gleichmäßig durchsichtig, bei einigen Exemplaren mit dünnen, radialen, doch gewundenen Leisten und nur selten mit vier dicken, geraden Radialleisten versehen. Die sonstige Teile der Wandung sind vollkommen durchsichtig, so dass die Eier, durchschnittlich 5 und verhältnismäßig groß, gut sichtbar sind. Männliche Gonophoren haben wir bisher nicht festgestellt. Nach einigen Wochen entwickelt sich aus dem Ei eine Planula, die etwa die halbe Länge des Gonophoren erreicht, länglich ist und im Vorderteil etwas dicker erscheint. Die Planula, außenmorphologisch unverändert, verläßt den Gonophor nach etwa zwei Wochen und bewegt sich nur wenig, sie schwimmt überhaupt nicht. Wir konnten die weitere Entwicklung bisher leider nicht

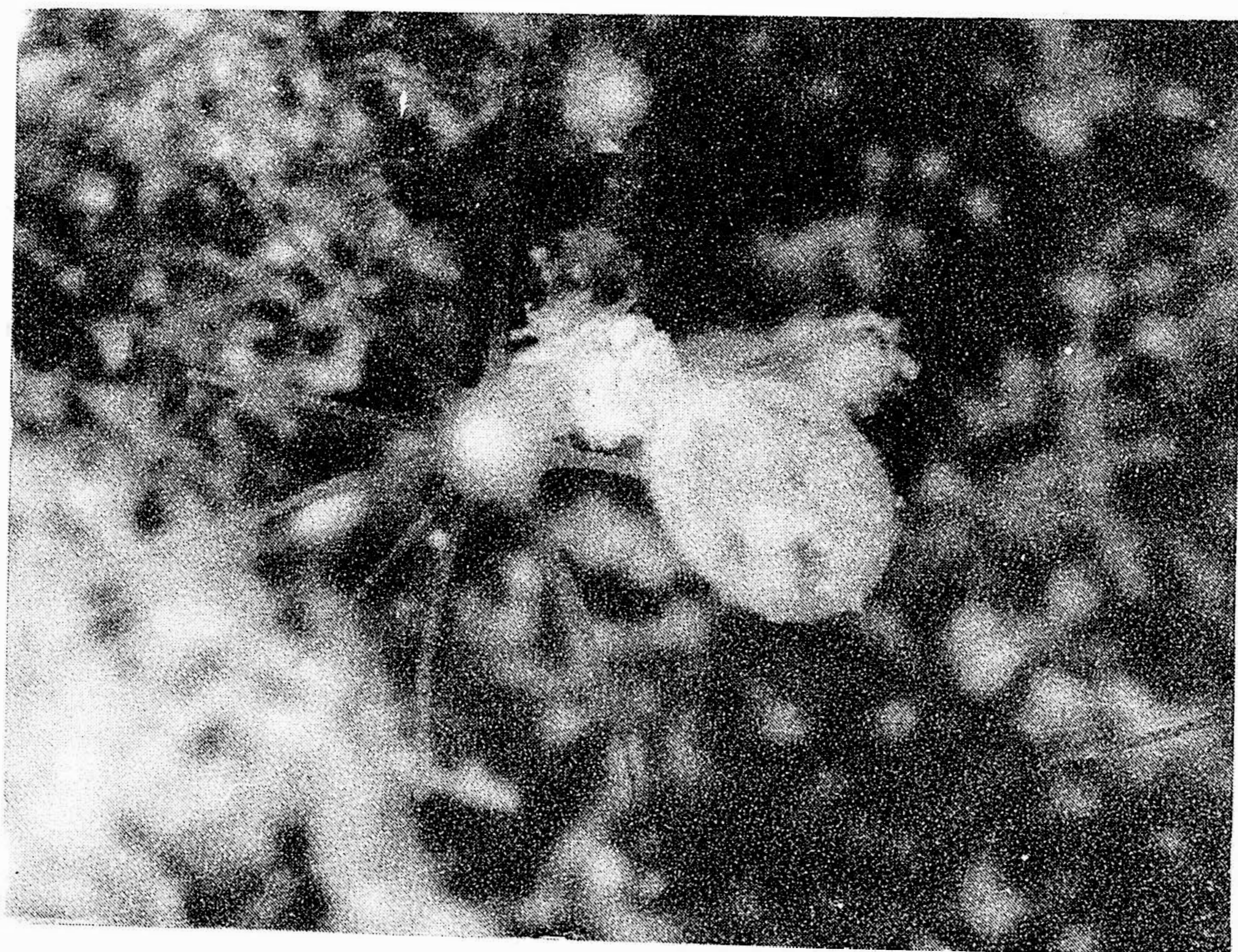
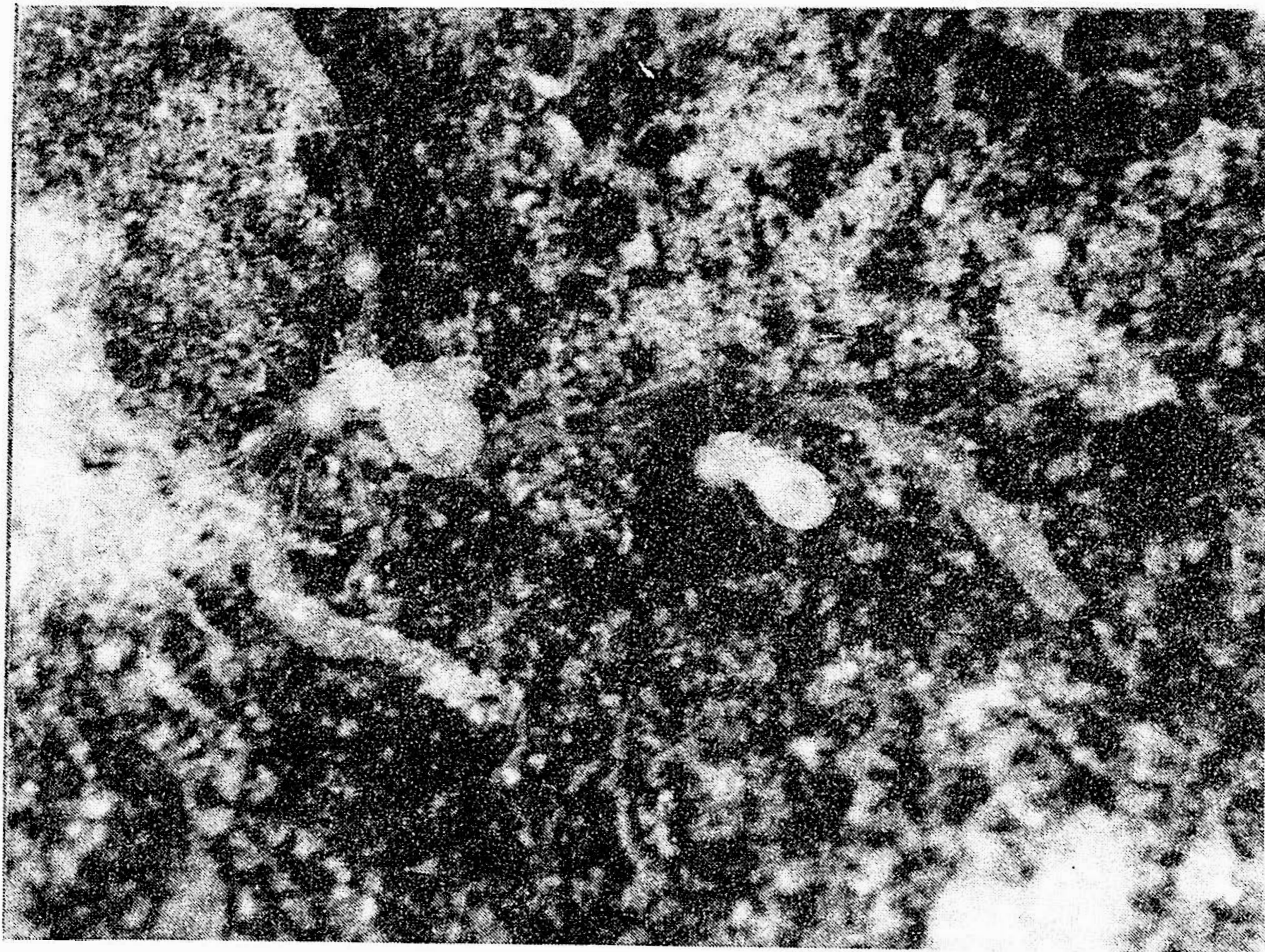


Abb. 1 – 2. *Velkovrha enigmatica* Matjašič und Sket mit eiertragenden Gonophoren.

verfolgen und haben auch die inneren Veränderungen der Planula nicht untersucht. Der jüngste Polyp, den wir gefunden haben, ist ein Einzeltier ohne Stolo, mit einer aufrechten Peridermröhre, die nicht länger ist, als der schlanke Hydrant. Letzterer besitzt 5 dünne Tentakel.

Velkovrha gehört in eine der Familien am Übergang von Thecata zu Athecata. Wir haben diese neue Form vorläufig in die Familie Bougainvilliidae eingereiht, doch müssen wir auch die Möglichkeit ihrer Zugehörigkeit zu den Haleciidae in Betracht ziehen, insbesondere wegen der Gonotheca-artigen Struktur.

Velkovrha lebt im unterirdischen Lauf des Sickerflusses Rak, der auch größere Mengen echter, reiner, unterirdischer Gewässer empfängt, also in einer verhältnismäßig typischen Höhlenumgebung. Die Troglobionten bilden größtenteils die Begleitfauna, die Aussentiere (z. B. Insektenlarven) sind hier äußerst arm vertreten. Wir haben die Hydroiden vorwiegend am Konglomerat gefunden. Einige Teile der Population befinden sich in Trockenperioden außerhalb des Wassers. Die hydrologischen Veränderungen in den letzten Jahren (höhere Wasserstände) haben uns ein kontinuierliches Beobachten dieser Hydroiden verhindert. Die einzige in letzter Zeit beobachtete Neuheit sind die oben beschriebenen reifen Gonophoren und die Planula.

LITERATUR

MATJAŠIČ J., SKET B., 1971: Jamski hidroid s slovenskega krasa. Biološki vestnik (Ljubljana) 19 : 139–145.

ZUR PROBLEMATIK DER ERFORSCHUNG DER FAUNA PHREATISCHER GEWÄSSER

Otakar Šterba

Lehrstuhl f. Zoologie u. Anthropologie Palacký Universität, Olomouc, ČSSR

Die Erforschung der Fauna von unterirdischen Gewässern war vor dem zweiten Weltkrieg vor allem auf Karstgewässer orientiert. Es war die Epoche der klassischen Biospeläologie, bedingt u. a. durch die Tatsache, daß keine effektiven Methoden des Zugangs zu anderen Grundgewässern bekannt waren. Die zeitgenössische Generation der Biologen wendet sich im Gegenteil immer mehr den phreatischen Gewässern zu, und von diesen besonders den seichten Grundgewässern, die aus oberirdischen Flüssen in Anschwemmungen infiltriert wurden. Mit diesen Gewässern befassen sich in den letzten Jahren mehrere Zoologen, und es wurden ihnen Hunderte von Arbeiten gewidmet. Für interstitiale Gewässer entlang der Wasserläufe wurden auch einige Bezeichnungen vorgeschlagen, wie z. B. Hyporheal (Orghidan), Potamophreatal (Šterba) oder Rhitro- u. Potamo Stagal (Husmann).

Protamophreatische Gewässer interessierten die Biologen durch ihre allgemeine Merkwürdigkeit und gleichzeitig Unerforschtheit. Sie sind sehr interessant vor allem vom ökologischen Gesichtspunkt aus, indem sie im bestimmten Sinne einen Übergang zwischen ober- und unterirdischen Gewässern bilden; dem entspricht auch ihre Fauna, die aus Stygobionten, Stygophilen und Stygoxen besteht. Die größte Gruppe bilden unbestreitbar die stygophilen Arten, die in oberirdischen Gewässern leben, aber regelmäßig und freiwillig auch in unterirdische Gewässer hinabsteigen. Zu dieser Gruppe gehört ein wesentlicher Teil kleiner bentischer Fauna.

In letzter Zeit wird den Interstitialgewässern von Anschwemmungen auch als potentiell ökologischem Zufluchtsort (Refugium) Aufmerksamkeit gewidmet. Theoretisch können wir nämlich annehmen, daß winzige Organismen aus oberirdischen Flüssen unter ungünstigen Bedingungen in potamophreatische Gewässer übergehen und in diesen eine erforderliche Zeit überleben können. Wir denken z. B. an chemische Vergiftungen, Überschwemmungen oder Einfrierungen des Flusses bis zum Grund des Flußbettes. Wenn in diesen Fällen die Lebewesen im oberirdischen Teil des Wasserlaufs blieben, käme es zu ihrer vollständigen Ausrottung oder wenigstens beträchtlichen Schädigung durch chemische Vergiftung oder mechanische Zermalmung durch heftig abgetriebene Sedimente, oder es käme zur Tötung durch Einfrierung im Eis. Aus der hydrobiologischen Praxis kennen wir jedoch Fälle, wo während einer Kalamität vom Flußgrund das Benthos verschwindet, aber bereits nach einigen Tagen sind hier wiederum benthische Arten einschließlich der Insektenlarven, die sich in

so kurzer Zeit aus der Eiern nicht entwickeln konnten. Wir nehmen an, daß diese Tiere die Kalamität in den Grundgewässern der Anschwemmungen überlebten.

Ähnliche Spekulationen können wir auch in der Frage des Überlebens in ungünstigen historischen Perioden, konkret in glazialen Perioden, anwenden, denn damals froren potamophreatische Gewässer auch nicht in Winter ein und stellen so ein großes ökologisches Refugium dar, das sich durch weit höhere durchschnittliche Jahrestemperatur auszeichnete, als sich dies auf das umliegende Milieu bezieht.

Potamophreatische Gewässer sind ein bedeutender Bestandteil der Landschaft, denn sie stellen einen wesentlichen Teil der unterirdischen Wasservorräte dar; in Wüsten und wüstenartigen Gebieten sind sie häufig das einzige Wasser, das in breiter Umgebung vorkommt, wobei sich der ganze oberirdische Wasserlauf in Schotter und Sand versenkt.

Diese einige Beispiele zeigen, wie potamophreatische Gewässer ein bedeutungsvolles Lebensmilieu darstellen; dennoch sind über ihre biotische und abiotische Verhältnisse heutzutage nur grundlegende Informationen bekannt. Es ist sicher, daß sich ihre Erforschung immer intensiver entwickeln wird.

Einige Biologen befaßten sich mit der Frage des Ausmaßes, also der räumlichen Definition dieser Gewässer. Schwoerbel ist der Meinung, daß ihr Ausmaß auf zwei bis drei Meter seitlich der Wasserläufe beschränkt ist, Štěrba dagegen ist in Übereinstimmung mit den hydrologischen Erkenntnissen der Ansicht, daß ihre Grenze durch direkten Einfluß des Wassers von oberirdischen Wasserläufen bestimmt wird, so daß in diesem Falle die potamophreatischen Gewässer wesentlich weiter ausgedehnt sein werden; in Sedimenten von Flußläufen in Niederungen können eine Weite bis von einigen Hundert Metern an der Seiten der Flüsse erreichen. Die Frage der horizontalen Ausweitung dieser Gewässer bleibt bislang offen, und sie muß — ähnlich wie viele weitere — erst durch eine spezielle Erforschung gelöst werden. Ich möchte hier jedoch auf einen weit wichtigeren Umstand aufmerksam machen, der auch den Hauptgegenstand dieses Beitrags bildet.

Alle, die wir uns bisher mit potamophreatischen Gewässern befassten, „vergassen“ denjenigen Teil derselben, der sich unmittelbar unter dem oberirdischen Wasserlauf befindet, und der von den potamophreatischen Gewässern wahrscheinlich am wichtigsten und wohl auch am ausgedehntesten ist.

Während Anschwemmungen entlang der Wasserläufe häufig beschränkt, eventuell gar nicht entwickelt sind, wird der eigentliche Grund bzw. Boden der Wasserläufe, bis auf Ausnahmen, durch eine Schicht von durchwässerten Sedimenten (Schotter, Sand, Lehm) gebildet. Fast alle Wasserläufe der Erde, von Quellenbächen bis zu Wasserströmen der Niederungen, werden in ihrer ganzen Länge entlang von einer Zone von interstitialen Gewässern in den Sedimente der Wasserlaufgründe begleitet. Dieser Streifen ist ebenso breit wie der Wasserlauf selbst und sein vertikales Ausmaß ist häufig größer, als die Tiefe des oberirdischen Wasserlaufs. Über diese Gewässer ist uns vom hydrobiologischen

Standpunkt nichts bekannt, und auch die hydrogeologischen Kenntnisse sind spärlich. Es kann gesagt werden, dass es sich in einem bestimmten Sinne um eines der letzten Lebensmilieus handelt, das bisher gar nicht untersucht wurde.

Alle bisherigen Arbeiten über potamophreatische Gewässer betreffen denjenigen Teil, der in Sedimenten entlang der Wasserläufe vorkommt, d. h. an den Ufern oder im trockenen Flußbett. Es ist unmöglich, verantwortungsvoll zu bewerten, inwieweit diese Gewässer mit den Interstitialgewässern unter dem oberirdischen Wasserlauf übereinstimmen, oder sich von diesen unterscheiden. Man kann jedoch voraussetzen, daß der zuletzt genannte Teil der Interstitialgewässer den typischsten Abschnitt des ganzen Potamophreathal bildet, der hier besonders stark durch den oberirdischen Wasserlauf beeinflußt sein wird, besonders in bezug auf Nahrungs-, Temperatur- und hydrokinetische Verhältnisse.

Weitere Unterschiede ergeben sich offensichtlich aus unterschiedlichen Möglichkeiten der Kommunikation zwischen dem Potamofreathal und Benthos. Während in die Sedimente unmittelbar unter dem Wasserlauf benthische Tiere direkt übergehen können, müssen diese in Anschwemmungen entlang der Flüsse über Grundsedimente übergehen. (Potamophreatische Gewässer direkt unter dem Wasserlauf spielen offensichtlich deshalb die wichtigste Rolle auch bei dem Überleben benthischer Organismen während Vergiftungen und anderer Kalamitäten.)

Interstitialgewässer unter oberirdischen Wasserläufen wurden bisher deshalb nicht untersucht, weil der Zugang zu diesen und ihre Separation von oberirdischen Gewässern des Wasserlaufs schwierig sind. Gleichzeitig ist jedoch klar, daß es für das Kennenlernen des ganzen Potamophreathals weiterhin unmöglich ist, diese Gewässer zu ignorieren. Deshalb begann ich im Jahre 1972 mit drei Studenten Arbeiten, die auf die Ausfindung angebrachter Methodik eingestellt war, die einen zufriedenstellenden Zutritt zu diesen Gewässern, ihre stratigraphische Abnahme und gleichzeitig Separation von anderem Wasser der Erdoberfläche erlaubt.

In der ersten Etappe wurden drei verschiedene Methoden vorgeschlagen, die an fünf Lokalitäten dreier verschiedener Wasserläufe in weiterer Umgebung von Olomouc überprüft wurden. Zwei der Wasserläufe sind Flüsse in Niederungen (Morava und Bečva), wo sich Anschwemmungen von großkörnigem Schotter befinden, dessen überwiegenden Teil Rollsteine von durchschnittlicher Größe bis zu 5 cm bilden und ungefähr 10 % des Sediments von Rollsteinen der Größe von 5–10 cm gebildet wird. Den dritten Wasserlauf stellte der Bach Trusovka (im Gebirgsvorland), dessen Grund sich durch Steine von über 25 cm Durchmesser auszeichnet. Es wurden drei verschiedene Methoden überprüft.

1. Die Methode des eingegrabenen Trogs:

Als Grundlage dieser Methode diente ein hölzerner Trog ohne Boden, in Form eines regelmäßigen Trapezes mit Seiten $70 \times 50 \times 30$ cm und einer Höhe von 60 cm. Dieser Trog wurde in das Sediment im Bach eingegraben, worauf die obere und untere Wand beseitigt wurde. Statt der unteren (d. h. der engeren)

Wand wurde ein Planktonnetz aufgesetzt. Die Sedimente im Trog wurden darauf partienweise mit Hilfe eines Spatens zerwühlt und der Wasserstrom, der den Trog durchfloß, durchspülte diese. Die Menge des Detrits und auch feiner Sand verstopften jedoch sehr bald das Planktonnetz. Ein weiterer Nachteil bestand in der ungenauen Absonderung des bereits durchspülten und noch nicht durchspülten Sediments, und deshalb arbeiteten wir mit Hilfe dieser Methode nicht mehr weiter.

2. Die Methode der Blechumzäunung:

Das Prinzip dieser Methode stellte eine Blechumzäunung dar, die aus Blechplatten von 50×50 cm zusammengestellt wurde (später wurde die Fläche auf 50×25 cm verringert). Die Umzäunung setzten wir auf den Boden des Wasserlaufs. Von der Außenseite untergruben wir sie mit Hilfe einer Spitzhacke, wodurch wir die Umzäunung in eine Sedimenttiefe von 35–40 cm versenkten — je nach der Tiefe des Oberwassers, das nicht von oben in die Umzäunung eindringen durfte. Danach wurde aus dem Inneren der Umzäunung quantitativ eine Sedimentschicht von 50 m Höhe abgenommen; diese wurde partienweise durchwaschen und durch ein Planktonnetz filtriert. Einen Teil des Sediments gaben wir in einen großen Eimer, verdünnten diesen mit filtriertem Flußwasser, zerwühlten das Sediment im Eimer, und nach einigen Sekunden, wenn der Schotter und Sand sank, filtrierten wir das Wasser mit den wirbelden Organismen und Detrit durch ein Planktonnetz. Die Durchschwemmung wurde 3- bis 5mal wiederholt, je nach der Menge des Detrits. Mit Hilfe eines Planktonnetzes wurde auch das Wasser in der Umzäunung filtriert. Nach dieser Entfernung des Detrits, nahmen wir der Reihe nach die ganze umgrenzte Sedimentschicht heraus und verarbeiteten das Sediment ebenso wie im Falle der benthischen Schicht. Die endgültige Separation der Organismen wurde im Labor unter einer mikroskopischen Lupe durchgeführt.

Aus Gründen eines großen Arbeitsaufwandes ist es nicht angebracht, die Umzäunungen in größere Tiefen zu versenken. Ein weiterer Nachteil ist die Unmöglichkeit, die stratigraphische Abnahme von mehreren Sedimentschichten durchzuführen. Eine Abnahme dauerte 2 Menschen ungefähr 4 Stunden. Als Vorteil der Methode gelten eine verhältnismäßig große Menge von gewonnenem Sediment, eine gute Absonderung der Anschwemmungen vom Flußwasser sowie auch das, daß diese Methode auch in Wasserläufen mit Steinblöcken angewandt werden kann, was bei der folgenden Methode nicht der Fall ist. Diese Methode kann nur zur Erforschung der Sedimente in kleinen Tiefen sowie in steinigten Abschnitten empfohlen werden.

3. Die Methode der eingetriebenen Röhren:

Das Prinzip dieser Methode besteht in der Eintreibung von Stahlröhren in das Sediment und das Ausschaufeln desselben aus der Röhre mit Hilfe eines besonderen Schöpfers. Wir gebrauchten eine Röhre, deren innerer Durchmesser 15 cm betrug, die Länge betrug 100–130 cm, die Dicke der Wände 3–4 mm. Später gebrauchten wir eine Röhre, deren unterer Rand zahnförmig ausgeschitten wurde. Durch Drehen der so bearbeiteten Röhre mit Hilfe einer Stange am

oberen Ende läßt sich die Röhre in sandigem oder schotterigem Grund leicht bis zu 50 bzw. 60 cm Tiefe eintreiben. Das weitere Eintreiben wurde durch Schläge mit einem schweren Hammer über eine dicke Stahlunterlage durchgeführt. Die Röhren trieben wir in eine Tiefe von 50 bis 120 cm. Danach entnahmen wir aus dem Inneren der Röhre mit einem Schöpfer das Sediment in Schichten von 10—30 cm. Nach der Abnahme der betreffenden Schicht, filterten wir das Wasser innerhalb der Röhre mit Hilfe eines Planktonnetzes an einem Stock oder Strick, um so die Organismen zu gewinnen, die nach Abnahme der letzten Schicht übriggeblieben sind. Die Durchschwemmung des erhaltenen Sediments nach den einzelnen Schichten erfolgte auf dieselbe Weise wie bei der vorhergehenden Methode.

Das Prinzip des speziellen Schöpfers bilden zwei Viertelkugeln aus Blech, die sich mit Hilfe einer langen Zugstange und einer Übersetzungseinrichtung öffnen und schliessen lassen. Im sandigen Sediment wird die ganze Halbkugel des geschlossenen Schöpfers mit Sand aufgefüllt. Die Abnahme erfolgt sehr schnell (die Abnahme einer 20 cm — Schicht von Sandsediment dauert ungefähr 5 Minuten). Bei Schotter mit Rollsteinen um 5 cm Durchmesser entstehen bei der Abnahme bereits bestimmte Schwierigkeiten, und die Abnahme verzögert sich. Rollsteine mit einem Durchschnitt von über 10 cm lassen sich nicht mehr abnehmen. In einigen Fällen halfen wir uns so, daß wir größere Steine mit einer Eisenstange zertrümmerten. Durch wiederholtes Eintreiben deformiert sich die Röhre am oberen Ende, so daß nach zirka 8 Abnahmen das obere Röhrenende entfernt werden muß. Die Abnahme sowie die grobe Bearbeitung einer Sonde aus der Tiefe eines Meters dauert 2 Personen ungefähr 3 Stunden.

Diese Methode läßt sich vorteilhaft bei sandigen, sumpfigen (schlammigen) und schottrigen Anschwemmungen anwenden, wo sich keine größeren Steine als mit 10 cm Durchmesser befinden, also vor allem in Wasserläufen der Niederungen. Diese Methode erwies sich als sehr perspektivisch, und wir arbeiteten mit Hilfe dieser Methode in weiteren Wasserläufen. Ihr größter Vorteil besteht in der Möglichkeit, genaue Menge des Sediments zu gewinnen und zwar auch aus größeren Tiefen, weiter die Exaktheit und Möglichkeit der stratigraphischen Abnahme. Außer dem eigentlichen Boden des Flusses verfolgen wir mit Hilfe der eingetriebenen Röhren auch die Interstitialgewässer in Anschwemmungen neben dem oberirdischen Wasserlauf. Dadurch wird ein Vergleich dieser zwei Gruppen von Interstitialgewässer ermöglicht.

Der Sinn dieses Referats war es, erstens, aufmerksam zu machen, dass die Interstitialgewässer in Anschwemmungen direkt unter dem oberirdischen Wasserlauf ein bedeutender Bestandteil der potamophreatischen Gewässer sind, wobei diesen bisher keine Aufmerksamkeit gewidmet wurde; zweitens wurden Methoden beschrieben, mit deren Hilfe diese Gewässer und ihre Biozönose erforscht werden kann. Bisher nahmen wir rund 50 Sonden ab (d. h. zirka 130 Proben), von denen einige zur Zeit noch nicht ausgewertet sind. Die eigentliche Forschung anhand der beschriebenen Methode befindet sich erst im Beginn, aber bereits jetzt ist es möglich, auf einige interessante Umstände aufmerksam zu machen.

Überraschend ist die Feststellung, daß eine Reihe von Arten, die als typische benthische Organismen aufgefaßt werden, verhältnismäßig tief in die Anschwemmungen unter dem Wasserlauf, eintreten. Es sind dies z. B. die Larven Chironomidae, Vertreter der Hirudinella, weiter *Tubifex tubifex* und *Rivulogammarus roeselii*, die wir laufend bis in Tiefen von 30—70 cm vorfanden.

Auf dem homogenen Sand des Flusses Rudava (südwestliche Slowakei) befinden sich im Wasserstrom keine Organismen, weil sie sich hier an nichts fest zuhalten haben. *Riv. roeselii* fanden wir hier jedoch noch in einer Tiefe von 100 cm und Larven der Eintagsfliege in der Tiefe von 80 cm. In einigen Fällen stellten wir auch eine weit größere Menge von *T. tubifex* und Larven von Chironomidae in Schichten von 10—30 cm als in der benthischen Schicht. Es bestätigt sich auch die Voraussetzung, dass Interstitialgewässer unterhalb der Wasserläufe reicher belebt sind, als in Anschwemmung neben den Wasserläufen.

Bereits aus diesen einigen Ergebnissen geht klar hervor, dass potamophreatische Gewässer direkt unter den oberirdischen Wasserläufen ein außerordentlich interessantes und wichtiges Lebensmilieu darstellen, dem die Biologie noch viel schuldig bleibt.

**SOUS-SECTION Dc
PALÉONTOLOGIE KARSTIQUE QUATERNAIRE**

Convocateur: Dr. Vojen Ložek, DrSc.
Institut de Géologie, Académie de Sciences Tchécoslovaque, Prague

- Dc 001 Бурчак-Абрамович Н. И. (СССР — URSS) :
К изучению ископаемых птиц карстовых пещер южной части СССР (Кавказ, Крым, южная и западная Украина, Молдавия, Средняя Азия)
- Dc 002 Draxler I. (Autriche) :
Pollenkörner als Nahrungsreste der Höhlenbären in Sedimenten Ostalpiner Bärenhöhlen
- Dc 003 Mais K. (Autriche) :
Die Salzofenhöhle im Toten Gebirge (Steiermark, Österreich) als jungpleistozäne Tierfalle
- Dc 004 Оводов Н. Д. (СССР — URSS) :
Позднеплейстоценовая фауна млекопитающих пещер Страшная и Логово Гиени на Алтае и проблема палеогеографии
- Dc 005 Tratman E. K. (Grande Bretagne) :
Cromerian fauna from a bone fissure in the Mendip Hills, Somerset, England

Dc 001

К ИЗУЧЕНИЮ ИСКОПАЕМЫХ ПТИЦ КАРСТОВЫХ ПЕЩЕР ЮЖНОЙ ЧАСТИ СССР (КАВКАЗ, КРЫМ, ЮЖНАЯ И ЗАПАДНАЯ УКРАИНА, МОЛДАВИЯ, СРЕДНЯЯ АЗИЯ)

Н. И. Бурчак-Абрамович

Тбилиси 49, Просп. Вата Пшавела 45, СССР

На территории СССР карстовые пещеры развиты преимущественно в ее южной части, там где простираются горные хребты сложенные карстующимися горными породами. Первые работы по изучению костей ископаемых птиц из пещерных отложений были проведены на крымском материале. Отсюда кости птиц и млекопитающих поступали из археологических раскопок, проводимых в крымских пещерах. Первая сводка по плейстоценовым птицам Крыма принадлежит А. Я. Тугаринову (1937). Позже, начиная с 1960 г. ископаемыми птицами Крыма занялся М. А. Воинственский (1960, 1961, 1963, 1967). С 1939 г. начали появляться работы по среднеплиоценовым птицам из одесских карстовых пещер (т. н. «одесских катакомб»). Это: Н. И. Бурчак-Абрамович (1939, 1953 о страусах), А. Я. Тугаринов (1940), П. В. Серебровский (1941), Д. К. Третьяков (1941), В. И. Зубарева (1948), М. А. Воинственский (1960, 1967, 1959). В 1949 г. опубликована работа П. В. Сусловой о птицах мустьерской стоянки пещеры Тешик-Таш в Узбекистане. Плейстоценовыми и голоценовыми птицами из отложений пещер Западной Украины занялись И. В. Марисова и К. А. Татаринев (1962), И. В. Марисова (1962, 1968), К. А. Татаринев (1962, 1965, 1968). По ископаемым птицам из пещер Молдавии работы И. М. Гани (1964, 1965, 1969, 1972). По Кавказу работы Н. И. Бурчак-Абрамовича (1964, 1966, 1969, 1971, 1972), О. Г. Бендукидзе (1971, 1972).

Наиболее древняя в СССР пещерная орнитофауна датируется средним плиоценом (эоплейстоцен, руссильон, молдавский фаунистический комплекс). Находится она в г. Одессе в карстовых пещерах (т. н. «одесских катакомбах» — подземных каменоломнях известняка, прорезывающих по пути карстовые ходы). Многолетними палеонтологическими раскопками здесь обнаружено до 30 видов млекопитающих, 25 видов птиц, несколько видов амфибий и рыб. В сводный список птиц входят (Пидопличка И., 1956; Воинственский М., 1960, 1967):

Struthio sp., *Pliogallus coturnoides* Tugarinov, *Gallus* sp., *Gallus* cf. *aesculapi* Gaud., *Alectoris pliocaenica*, Tug., *Ammoperdix ponticus* Tug., *Leptoptilus pliocaenicus* Zub., *Grycaja odessana* Zub., *Chlamydotis pliodeserti* Ser., *Pliocarbo longipes* Tug., (sin. *Haliaeetus fossilis* var. *odessana major* Widhalm, 1886), *Totanus numenioides* Ser., *Aquila* sp., *Vultur* sp., *Asio pigmaea* Ser., *Strix* sp., *Asio* sp., *Corvus* cf. *frugilegus* L., *Anthus* cf. *campestris* L., *Oenanthe* sp.

Отсюда описано 9 новых ископаемых видов птиц, систематическое положение ряда видов еще остается невыясненным. Одесский страус вероятно является новым видом весьма крупного страуса. Кроме костей собрано большое количество скорлупы страусиных яиц, макро и микроскопическое изучение которой должно помочь в уточнении его систематического положения. Весьма своеобразна *Grucaja odessana* с ее необычайно уплощенной тибитарзальной костью. Первоначально грицаю сближали с гагарами, но исследования М. А. Воинственского (1959) показали принадлежность ее к дрофиным и это дало М. Воинственскому (1967) основание предложить для грицаи наименование *Otis grusaia* (Zub.) В связи с этим вполне вероятно, что описанная из одесских катакомб дрофа — *Chlamydotis plodeserti* Ser. и грицайя одна и та же птица и тогда первое название, как более позднее, станет синонимом грицаи. Видгалльм И. (Widhalm J., 1886) в каменоломнях известняка окр. г. Одессы (в Новой Слободке) собрал кости

Pelecanus odessanus Widh., *Cygnus* sp. Widh., *Colymbus* sp. Widh., *Haliaeetus fossilis* var. *odessana major* Widh., *H. f. var. odessana media*, *H. f. var. odessana minor*.

Однако в работе Видгалльма нет указаний на то, что кости птиц им были собраны именно в карстовых пустотах. Изучение птиц из одесских катакомб продолжается. К раннеплейстоценовым (гомиценовым) местонахождениям фауны относятся песчаные карьеры у с. Синяково — 1 Тернопольской области. Здесь фауна заключена в песках, заполнивших карстовые трещины и грот. Среди множества костей млекопитающих оказалось 5 видов птиц:

Coturnix cf. *coturnix*, *Gallinula* cf. *chloropus*, *Anas* cf. *acuta*, *Aquila* sp., *Turdus merula* (Татаринов К. А., 1970)

Находки плейстоценовых птиц в пещерах СССР почти во всех случаях связаны с археологическими раскопками палеолитических стоянок. Наиболее древние нижнеплейстоценовые птицы происходят из среднеашельских культурных слоев, наиболее поздние из верхов верхнего палеолита и переходных к мезолиту. Достоверные ашельские птицы известны с Кавказа. Среднеашельско-мустьерская стоянка пещеры Кударо 1 в Юго-Осетии ГССР расположена в горах на высоте до 1700 м над у. м. Изучается арх. В. П. Любиным. В ее составе до сих пор определено до 35 видов млекопитающих (Верецагин Н. К., 1959), свыше 25 видов птиц (Бурчак Н. И., Любин В. П.), еще остаются неизученными рептилии, амфибии и рыбы. Среди птиц нами определены:

Dryocopus martius (L.), *Columba livia* L., *Anas crecca* L., *Anas clypeata* L., *Aythya nyroca* (Güld.), *Aythya ferina* (L.), *Anser* sp., *Strix aluco* L., *Athene noctua* (Scop.), *Buteo buteo* (L.), *Aquila chrysaetos* L., *Accipiter gentilis* (L.), *Accipiter nisus* (L.), *Aesalon columbarius* (L.), *Cerchneis tinnunculus* (L.), *Lyrurus mlokosiewiczzi* (Tacz.), *Perdix perdix* (L.), *Alectoris kakelik* (Falk.), *Phasianus colchicus* L., *Coturnix coturnix* (L.), *Tetraogallus* cf. *caucasicus* (Pall.), *Gallus* sp., *Phyrrhocorax phyrrhocorax* (L.), *Phyrrhocorax graculus* (L.), *Ptyonoprogne rupestris* (Scop.), *Passeriformes non det.*

По соседству с Кударо 1 находится одновозрастная с ним пещерная стоянка Цона (высота до 2100 м над у. м.), изученная арх. С. Каландадзе. В Цона нами констатированы среди птиц — *Tetraogallus* cf. *caucasicus* (Pall.), *Gypsaetus osseticus* Bur., *Phyrrhocorax graculus* (L.) Орнитофауна обеих стоянок представ-

лена высокогорными видами — улар, тетерев, альпийская галка, лесными — сарыч, черная желна, тетеревиатник, перепелятник, обыкновенная пустельга, неясыть, горно-луговыми — перепел, серая куропатка, скальными — клушица, кеклик, сизый голубь, горная ласточка, долинно-лесными — фазан, дикая курица, водно-болотными — гусь (серый?), 4 вида уток. Два вида — *Gypsaetus osseticus* Bur. и *Gallus* sp. являются новыми ископаемыми формами. Представители рода *Tetraogallus* до сих пор не были известны в ископаемом состоянии, находки в Кударо I и Цона являются первыми.

Единственной среднеашельской стоянкой в Молдавии датируют нижние слои грота Старые Дуруиторы в Рышканском районе. Здесь определены 13 видов птиц:

Lagopus lagopus (L.), *Lagopus voinstvenskii* (Gan.), *Lyrurus tetrix* (L.), *Perdix perdix* (L.), *Anas platyrhynchos* (L.), *Nyroca nyroca* (Güld.), *Falco tinnunculus* (L.), *Athene noctua* (Scop.), *Dendrocopus major* (L.), *Corvus inonedula* (L.), *Pica pica* (L.), *Emberiza hortulana* (L.), *Turdus merula* (L.) Описанный И. Ганя (1971) новый вид ископаемой белой куропатки (*Lagopus voinstvenskii* Gan.) из пещер Старые Дуруиторы, Тринка и Брынзеви I отличается, от *L. lagopus* (L.) заметно меньшими размерами и некоторыми деталями строения цевки. Описан по 17 цевкам.

Значительно многочисленнее палеорнитофауна пещер СССР в среднем палеолите (культура мустье). На Кавказе назовем среди грузинских мустьерских стоянок Кепшинскую пещеру на р. Мзымте возле с. Красной Поляны в Абхазии (Любни В. П., Бурчак-Абрамович Н. И., Клапчук М. Н., 1971). Из птиц определены: *Tetraogallus* cf. *caucasicus* (Pall.), *Lyrurus mlokosiewiczzi* (Tacz.), *Pyrrhocorax graculus* (L.), *Passeriformes* non det. Стоянка лежит на высоте 200—250 м над у. м., поэтому весьма интересно нахождение в ней таких высокогорных форм, как улар, тетерев, альпийская галка, прометеева полевка, снеговая полевка, козел-гур. Мустьерская стоянка пещеры Джручула в Имеретии Груз. ССР (раскопки Д. М. Гушабрамишвили). По нашим определениям 8 видов птиц:

Anser anser (L.), *Anas penelope* (L.), *Lyrurus mlokosiewiczzi* (Tacz.), *Perdix perdix* (L.), *Alectoris graeca* (Meisn.), *Garrulus glandarius* (L.), *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.), *Turdus* sp. Тетерев в стоянке является высокогорным обитателем, остальные жители леса, скал, водных бассейнов. Мустьерская пещерная стоянка г. Еревани (раскопки Б. Г. Ерицяна). Отсюда нами определены *Lyrurus mlokosiewiczzi*, Ерицян Б. (1970) упоминает «голубя и чайку».

В Крыму пещерные стоянки времени мустье с фауной изучены из 6-ти пунктов (Гугаринов А. Я., 1937; Воинственский М. А., 1967): I. Пещера Кник-Коба на р. Зее. Нижние культурные слои иногда относят к позднему ашелю. 9 видов птиц:

Perdix perdix (L.), *Gallus* sp., *Columba livia* (L.), *Scolopax rusticola* (L.), *Falco tinnunculus* (L.), *Pyrrhocorax graculus* (L.), *Turdus merula* (L.), *T. philomelos* (Brehm), *Oenanthe oenanthe* (L.)

II. Пещера Аджи-Коба на плато Караби-яйла (высота над у. м. 1000 м). 29 видов птиц: *Lagopus lagopus* (L.), *L. mutus* (Mont.), *Coturnix coturnix* (L.), *Perdix perdix* (L.), *Porzana porzana* (L.), *Gallinula chloropus* (L.), *Charadrius (alexandrinus L?)*, *Tringa ochropus* (L.), *Tringa totanus* (L.), *Anas querquedula* (L.), *Anas acuta* (L.), *Nyroca fuligula* (L.), *Bucephala clangula* (L.), *Mergus serrator* (L.), *Colymbus nigricollis* (Brehm), *Falco cherrug* (Gray),

Strix aluco (L.), *Pyrhocorax pyrrhocorax* (L.), *Sturnus vulgaris* (L.), *Coccothraustes coccothraustes* (L.), *Chloris chloris* (L.), *Carduelis carduelis* (L.), *Passer montanus* (L.), *Emberiza calandra* (L.), *Lullula arborea* (L.), *Eremophila alpestris* (L.), *Anthus campestris* (L.), *Oenanthe oenanthe* (L.), *Prunella modularis* (L.).

Как это видно из списка в стоянке Аджи-Коба присутствуют горные птицы (клушица, оба вида белых куропаток, рогатый жаворонок), наличие II видов водных и болотных птиц говорит о близости какого-то водного бассейна, лесные виды (неясить, лесной жаворонок и др.) свидетельствуют о соседстве с лесом, относительно теплолюбивые виды (зеленушка, дубонос, каменка и др.) о несуровых климатических условиях, во всяком случае, в летнее гнездовое время. III. Грот Чокурча на р. Салгир. Обнаружены 6 видов птиц:

Columba livia (L.), *Falco tinnunculus* (L.), *Bubo bubo* (L.), *Garrulus glandarius* (L.), *Alauda arvensis* (L.), *Turdus philomelos* (L.). IV. Старосельская пещера возле г. Бахчисарая. 3 вида птиц: *Columba livia* (L.), *Falco tinnunculus* (L.), *Falco cherrug* (Gray). V. Пещера Шайтан-Коба. 7 видов птиц: *Falco tinnunculus* (L.), *Perdix perdix* (L.), *Columba livia* (L.), *Apus melba* (L.), *Apus apus* (L.), *Coloeus monedula* (L.), *Pica pica* (L.), VI. Пещера Кош-Коба в районе р. Зуи. *Pyrhocorax pyrrhocorax* (L.).

В Молдавии птицы времени мустье найдены в гроте Бутешты на р. Каменкуцы (Ганя И. М., 1972) где констатировано 3 вида куриных птиц *Lagopus lagopus* (L.), *Lagopus voinstvenskii* (Gan.), *Lyrurus tetrrix* (L.). Грот Трипка на р. Драбнштя. 8 видов птиц: *Lyrurus tetrrix* (L.), *Lagopus voinstvenskii* (Gan.), *Perdix perdix* (L.), *Gallus* sp., *Columba palumbus* (L.), *Scolopax rusticola* (L.), *Falco* sp., *Passeres* gen. ? sp. ?

В Средней Азии птицы описаны из мустьерских слоев пещеры Тешик-Таш в Гиссарском хребте Южного Узбекистана (Суслова П. В., 1949), расположенной на высоте 1500 м над у. м. В стоянке среди множества костей млекопитающих оказалась 101 кость птиц. В сборах до 20-ти видов птиц:

Alectoris kakelik (Falk.), *Perdicinae*, Gen. ?, *Columba rupestris* (Pall.), *Columba livia* (L.), *Columba* sp., *Anas* sp., *Falco tinnunculus* (L.), *Otus* cf. *scops* (L.), Gen. ? aff., *Asio* *Apus apus* (L.), *Apus melba* (L.), *Corvus frugilegus* (L.), *Corvus* sp., *Pyrhocorax pyrrhocorax* (L.), *Corvidae*, Gen. ?, *Emberiza calandra* (L.), Gen. ? aff. *Emberiza* (L.), Gen. ? aff. *Motacilla* (L.), Gen. ? aff. *Anthus* (Bech.), *Turdus* aff. *merula* (L.), *incertae familiae*.

П. В. Суслова в списке выделяет птиц альпийской зоны (кеклика, голубей, клушицу, стрижей), птиц древесных и кустарниковых зарослей (пустельгу, совку, дрозда, мелких воробьиных), грача и уток как пролетных птиц.

Наиболее богато представлена в пещерах верхнеплейстоценовая фауна птиц, как правило, сосредоточенная в верхнепалеолитических стоянках. На Кавказе таких пунктов с находками костей ископаемых птиц до 7, в Крыму 5, Западной Украине 1, Молдавии 3, Южном Урале 4. Сюда же мы включаем пещеры, в которых верхнепалеолитическая фауна залегает вместе с мезолитической, если они ясно не разграничены стратиграфически, напр. пещеры Ква-Чара, Кёп-Багаз, Хупынышшахва в Абхазии. Вообще же мезолитическую фауну и моложе мы не рассматриваем. Все виды верхнеплейстоценовых птиц рецентные, подвидовое положение их для большинства видов не выяснено. Единственный вымерший, и к тому же вероятно новый вид — *Gallus* sp. Для экономии места мы даем сводный список пещерных птиц верхнего плейстоцена южной половины СССР без обозначения пунктов находок.

1. *Lagopus lagopus* (L.) (Грузия, Западная Украина, Крым, Молдавия, Южный Урал).

2. *Lagopus mutus* (Mont.) (K., M., IO. Y.). — 3. *Lagopus voinstvenskii* (Gan.) (M.). —
4. *Lyrurus tetrix* (L.) (K., З. У., М., IO. Y.) — 5. *Lyrurus mlokosiewiczii* (Tacz.) (Г.) —
6. *Coturnix coturnix* (L.) (Г., З. У., М.) — 7. *Perdix perdix* (L.) (Г., К., М.) — 8. *Alectoris kakelik* (Falk.) (Г., К.) — 9. *Phasianus colchicus* (L.) (Г., К.) — 10. *Gallus* sp. (Г., З. У., К., М.) — 11. *Tetrao urogallus* (L.) (IO. Y.) — 12. *Columba livia* (L.) (Г., З. У., К., М.) —
13. *Columba palumbus* (L.) (Г., К., М.) — 14. *Columba* sp. (З. У., IO. Y.) — 15. *Streptopelis turtur* (L.) (K., M.) — 16. *Crex crex* (L.) (Г., К., М.) — 17. *Porzana porzana* (L.) (K.)
18. *Grus grus* (L.) (З. У.) — 19. *Otis tetrax* (L.) (K., M.) — 20. *Squatarola squatarola* (L.) (З. У.) — 21. *Vanellus vanellus* (L.) (З. У., К., М.) — 22. *Philomachus philomachus* (L.) (З. У.) — 23. *Charadrius* sp. (З. У.) — 24. *Scolopax rusticola* (L.) (З. У., К.) — 25. *Capella gallinago* (L.) (З. У.) — 26. *Numenius phaeopus* (L.) (З. У.) — 27. *Limicola* (IO. Y.) —
28. *Larus canus* (L.) (З. У.) — 29. *Larus* sp. (*ichthyaetus*?) (Г.) — 30. *Chlidonias nigra* (L.) (K.) — 31. *Anser anser* (L.) (M.) — 32. *Anser* sp. (З. У.) — 33. *Anas* sp. (IO. Y.) —
34. *Anas penelope* (L.) (З. У.) — 35. *Anas acuta* (L.) (M.) — 36. *Anas crecca* (L.) (K.) —
37. *Anas querquedula* (L.) (З. У., Г.) — 38. *Anas strepera* (L.) (З. У.) — 39. *Anas clypeata* (L.) (З. У., М., К.) — 40. *Anas platyrhynchos* (L.) (З. У., К., М.) — 41. *Tadorna tadorna* (L.) (K.) — 42. *Nyroca nyroca* (L.) (K., M.) — 43. *Aythya fuligula* (L.) (Г.) — 44. *Bucephala clangula* (L.) (З. У.) — 45. *Bubo bubo* (L.) (Г.) — 46. *Asio otus* (L.) (З. У., К., М.)
47. *Asio flammeus* (Pont.) (З. У., М.) — 48. *Otus scops* (L.) (З. У., К., М.) — 49. *Athene noctua* (Scop.) (K., M.) — 50. *Strix aluco* (L.) (M.) — 51. *Aegolius funereus* (L.) (K.) —
52. *Strigidae* gen.? (IO. Y.) — 53. *Falco peregrinus* (Tunst.) (M.) — 54. *Falco vespertinus* (L.) (K., M.) — 55. *Falco columbarius* (L.) (З. У., К.) — 56. *Falco subbuteo* (L.) (K.) —
57. *Falco tinnunculus* (L.) (Г., З. У., К., М.) — 58. *Falco naumanni* (L.) (K.) — 59. *Tinnunculus* sp. (IO. Y.) — 60. *Aquila* sp. (Г., З. У., IO. Y.) — 61. *Aquila chrysaetos* (L.) (K.) —
62. *Aquila rapax* (Tem.) (M.) — 63. *Buteo lagopus* (Pont.) (K.) — 64. *Accipiter nisus* (L.) (K.) — 65. *Accipiter gentilis* (L.) (Г.) — 66. *Accipiter* sp. (З. У., М., IO. Y.) — 67. *Circus cyaneus* (L.) (K.) — 68. *Circus pygargus* (L.) (K.) — 69. *Haliaeetus albicilla* (L.) (Г.) —
70. *Upupa epops* (L.) (M.) — 71. *Apus apus* (L.) (K.) — 72. *Dryocopus martius* (L.) (Г.) — 73. *Dendrocopus major* (L.) (K.) — 74. *Dendrocopus medius* (L.) (K.) — 75. *Corvus corax* (L.) (Г., З. У.) — 76. *Corvus cornix* (L.) (K.) — 77. *Corvus* sp. (L.) (IO. Y.) —
78. *Corvus frugilegus* (L.) (З. У., К.) — 79. *Corvus monedula* (L.) (З. У., К., М.) —
80. *Pica pica* (L.) (Г., З. У., К., М., IO. Y.) — 81. *Garrulus glandarius* (L.) (З. У., К., М.) —
82. *Nucifraga caryocatactes* (L.) (З. У.) — 83. *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.) (Г., К.) —
84. *Pyrrhocorax graculus* (L.) (Г., К.) — 85. *Sturnus vulgaris* (L.) (K.) — 86. *Lanius cristatus* (L.) (K., M.) — 87. *Parus major* (L.) (K.) — 88. *Saxicola rubetra* (L.) (K.) —
89. *Oenanthe oenanthe* (L.) (K., M.) — 90. *Erithacus rubecula* (L.) (K.) — 91. *Turdus viscivorus* (L.) (M.) — 92. *Turdus pilaris* (L.) (K.) — 93. *Turdus merula* (L.) (Г., З. У., К., М.) — 94. *Turdus iliacus* (L.) (З. У.) — 95. *Turdus philomelos* (L.) (K.) — 96. *Prunella modularis* (L.) (K.) — 97. *Anthus trivialis* (L.) (K.) — 98. *Anthus campestris* (L.) (K.) — 99. *Emberiza hortulana* (L.) (K.) — 100. *Emberiza calandra* (L.) (K.) — 101. *Plectrophenax nivalis* (L.) (З. У., К.) — 102. *Galerida cristata* (L.) (K., M.) — 103. *Lullula arborea* (L.) (K.) — 104. *Bremophila alpestris* (L.) (K.) — 105. *Alauda arvensis* (L.) (K., M.) — 106. *Melanocorypha calandra* (L.) (K., M.) — 107. *Melanocorypha yeltoniensis* (Forst.) (K.) — 108. *Hirundo rustica* (L.) (K.) — 109. *Hirundo* sp. (IO. Y.) 110 — 111. *Delichon urbica* (L.) (З. У.) — 112. *Coccothraustes coccothraustes* (L.) (K.) — 113. *Carduelis carduelis* (L.) (K.) — 114. *Petronia petronia* (L.) (K.) — 115. *Passer montanus* (L.) (K.) — 116. *Passer domesticus* (L.) (K.) — 117. *Cannabina cannabina* (L.) (З. У.) — 118. *Chloris chloris* (L.) (K.) — 119. *Loxia curvirostra* (L.) (K.) — 120. *Erythrura rubicilla rubicilla* (Guld.) (Г.) — 121. *Montifringilla nivalis* (L.) (K.) — 122. *Passeriformes* (З. У., К., М., IO. Y.).

Сокращения: Г. = Грузия. З. У. = Западная Украина. К. = Крым. М. = Молдавия. IO. Y. = Южный Урал.

Dc 002

POLLENKÖRNER ALS NAHRUNGSRESTE DER HÖHLENBÄREN IN SEDIMENTEN OSTALPINER BÄHRENHÖHLEN

Ilse Draxler

Geologische Bundesanstalt, Wien, Österreich

Abstract. In the highest situated stone-age station for cave bear hunters in the Eastern Alps, the Salzofenhöhle, 2005 m above sea-level, Totes Gebirge, Styria, in the Schlenkendurchgangshöhle, 1550 m above sea-level, near Salzburg and partly also in the Drachenhöhle near Mixnitz, 950 m above sea-level, Styria, a very well preserved pollen-flora, derived predominantly from herbs was found and identified. Several experiments and the pollen-flora itself have shown that these grains mainly were a part of the cave bears diet and were not transported by the wind or by the percolating water. The percentage of arboretic pollen to non-arboretic pollen is very small. Therefore the stratigraphic classification of the sediments on the basis of the pollenspectrum has to be done very cautious. It seems that the settlement of the Salzofenhöhle by man and cave bear most probably took place in an interstadial at the beginning of the Würmglaciation.

Zum Fossilinhalt der Sedimente alpiner Bärenhöhlen gehören auch Pollenkörner und Sporen. Die Anregungen zu pollenanalytischen Untersuchungen von Höhlensedimenten sind in Österreich von Herrn Prof. K. Ehrenberg ausgegangen, dem wissenschaftlichen Leiter der Grabungen und Erforschung der Salzofenhöhle (Ehrenberg 1969) im Toten Gebirge und der Schlenkendurchgangshöhle in der Osterhorngruppe bei Salzburg (Ehrenberg 1969a).

Die von den pollenanalytischen Untersuchungen zu erwartenden Hinweise auf die klimatischen Verhältnisse, die zur Zeit der Besiedlung der Höhlen durch Mensch und Tier geherrscht haben, sollten die genauere stratigraphische Einstufung der fossilführenden Schichten und der Kulturschichte ermöglichen.

Prof. W. Klaus gelang die vollständige Abtrennung des Pflanzendetritus mit den Pollenkörnern und Sporen vom umgebenden Sediment durch die von ihm entwickelte sogenannte „Alkoholring“-Methode, die noch zusätzlich zu der herkömmlichen Aufbereitung angewendet werden muß.

Überraschenderweise fand sich trotz des hohen Karbonatgehaltes der Sedimente aus der Salzofenhöhle, der Schlenkendurchgangshöhle und der Drachenhöhle in bestimmten Schichten eine ausgezeichnet erhaltene fossile Kräuterpollenflora.

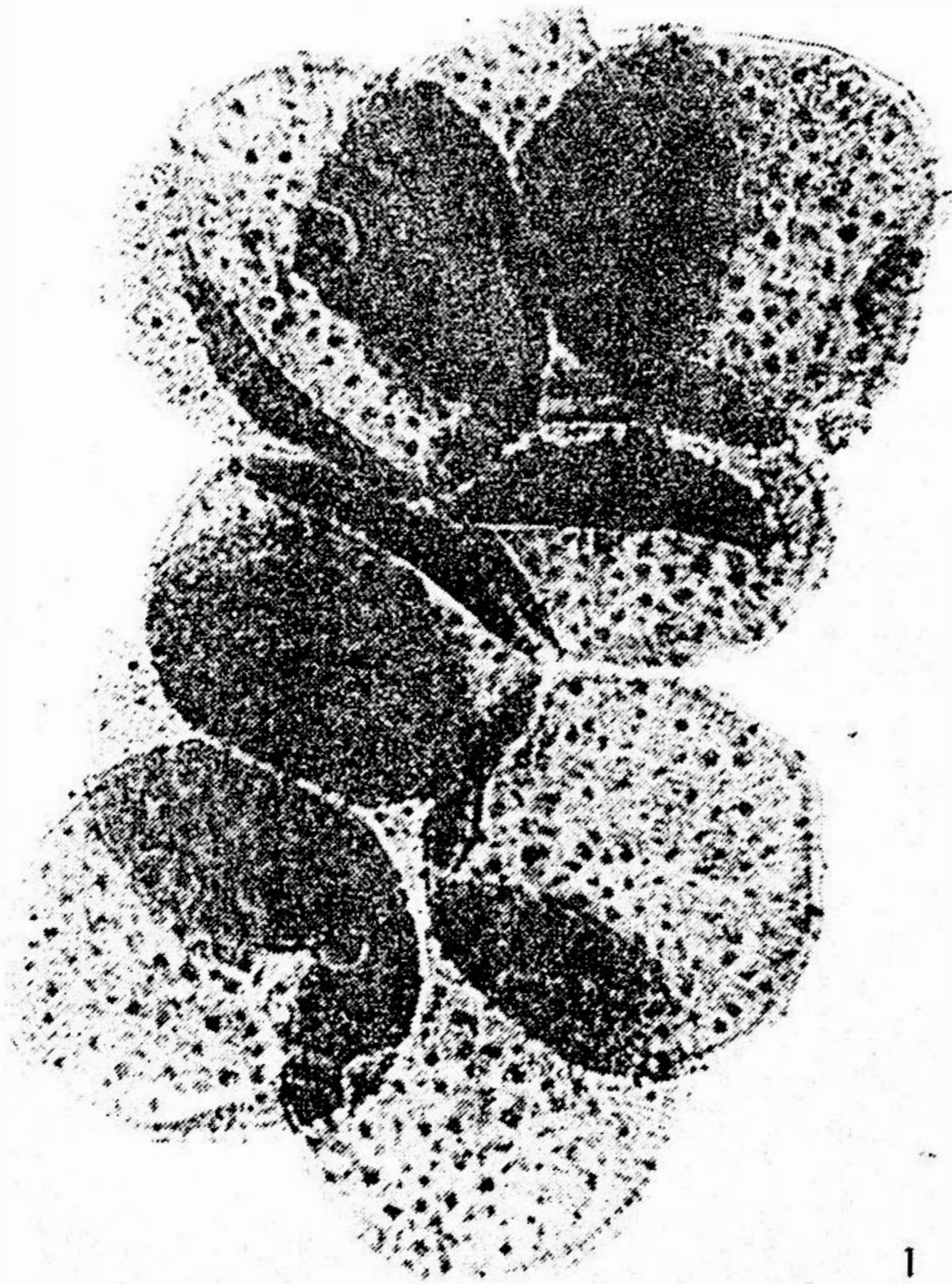
Die Höhlensedimente, von denen die Proben entnommen wurden, bestehen vorwiegend aus Phosphaterde (Schadler 1961). An der Bildung dieser Ablagerungen waren in der Salzofenhöhle und der Schlenkendurchgangshöhle hauptsächlich Exkremete und Reste von Höhlenbären beteiligt.

In der Salzofenhöhle reichte die Höhlenbärenschiechte in den eingangsnahen Höhlenräumen zur Zeit der Grabungen bis an die Oberfläche. Nach etwa 30–40 cm setzt sie sich in einen fossil- und phosphatärmeren hellbraunen lehmigen Steinschutt fort. An der Basis liegt ein fossilfreier graubrauner Lehm, der wahrscheinlich intramontan entstanden ist. Die Proben aus den eingangsnahen Räumen der Salzofenhöhle wurden an sieben Grabungsprofilen in 5–25 cm Abstand entnommen. Die quantitative Verteilung und der Erhaltungszustand der Pollenkörner schwanken innerhalb der Profile. In der Höhlenbärenschiechte waren die Exinen ganz ausgezeichnet erhalten. Der Anteil an Indeterminata war vernachlässigbar gering. Die Konzentration erreichte bis zu 40 000 Pollenkörner pro cm^3 Sediment. Diese Schichte zeichnet sich auch durch eine besondere Vielfalt an Kra uterpollenko rner aus, die bisher noch in keinem obertags entstandenen Sediment gefunden wurde und nur aus verschiedenen anderen Ba renho hlen der Alpenla nder o sterreich, der Schweiz und Frankreichs, sowie aus Dungablagerungen des Riesenfaultieres in einer Ho hle im Grand Canyon bekannt wurden.

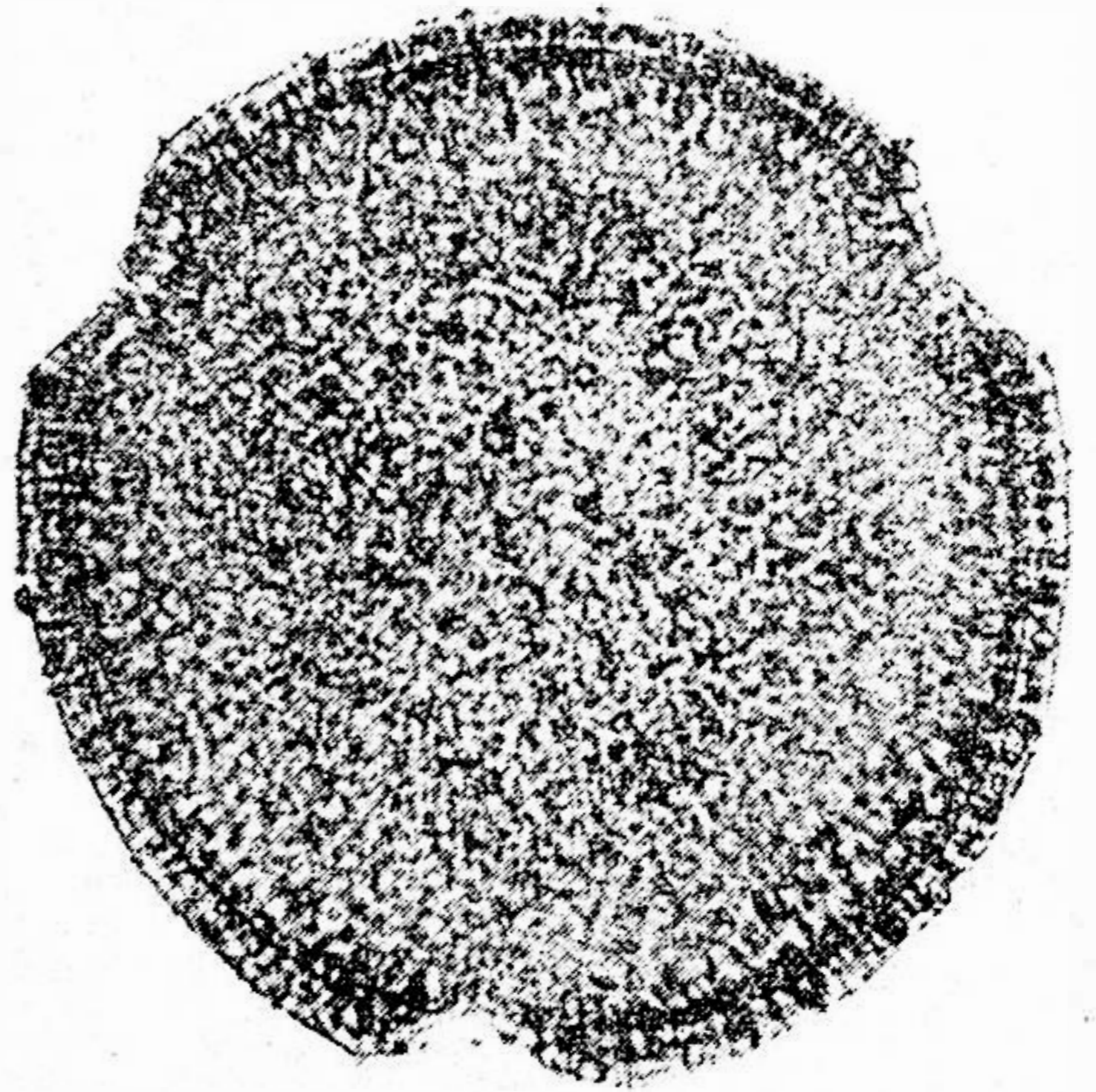
In allen Proben aus dem lehmigen Steinschutt zeigen die Exinen fast durchwegs starke Korrosionserscheinungen, die wahrscheinlich durch Bakterien hervorgerufen wurden. Die absolute Pollenfrequenz liegt bei 3–500 Pollenko rner pro cm^3 . Pollenanalytisch ko nnen diese Proben nicht mehr ausgewertet werden, da zu viele Pollenko rner unbestimmbar sind.

In den untersuchten Proben aus allen drei Ba renho hlen ist der Anteil des Baumpollens gegenu ber den Nichtbaumpollen auffallend gering. Der Prozentsatz an Baumpollen liegt unter 10 %. Nur in den oberfla chennahen Proben etwas ho her. Wie ko nnen diese schlechtflugfa higen Pollenko rner insektenblu tiger Kra uter, die nur eine geringe Pollenmenge produzieren, in das Ho hleninnere gelangt sein? Manche Autoren waren der Auffassung, da die Kra uterpollenko rner durch den Wind eine kurze Strecke in die Ho hle transportiert wurden. Fu r die Salzofenho hle wurde auf Grund des rezenten Pollenniederschlages, der in Schalen aufgefangen wurde, festgestellt, da in das Ho hleninnere fast nur Pollenko rner von Poaceen Pinus gelangen, obwohl sich der Eingang in die Ho hle in einer waldfreien, sehr kra uterreichen Vegetationsstufe befindet.

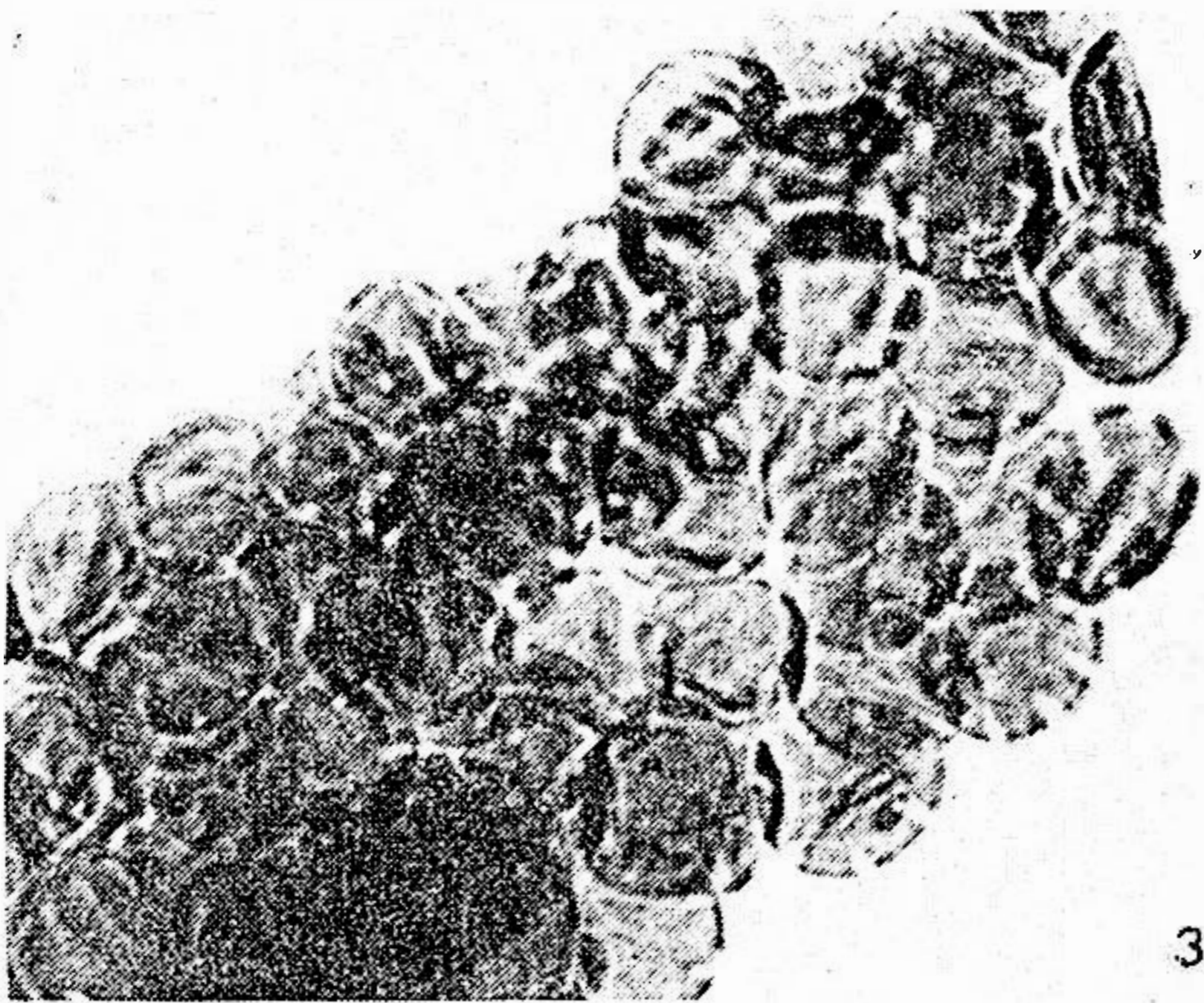
Eine weitere Mo glichkeit wa re, da das Wasser, wie es sta ndig von der Oberfla che in die Ho hle sickert, Pollenko rner und Sporen in den Sedimenten anreichert. Um dies genauer zu u berpru fen wurden Sedimentproben aus dem nur mit Strickleitern zuga nglichen eingangsfernen Ba renfriedhof unterhalb einer heute sta ndig vom Wasser u berrieselten Stelle entnommen und aufgereitet. Es waren Pollenformen von Fo hre, Fichte, Erle, Birke, Linde und Sporen des dornigen Moosfarnes enthalten, die wahrscheinlich von oben eingeschwemmt wurden. Kra uterpollenformen, wie sie in der Ho hlenba renschiechte zu finden sind, treten in diesen sonst fossilleeren Sedimenten nicht auf. In einer Sedimentprobe unterhalb oberfla chlich liegender Ba renknochen, waren die Pollenexinen so korrodiert, da keine weitere Bestimmung mo glich war. Die von der Oberfla che in die Salzofenho hle eindringenden Wa sser, ko nnen daher nur eine



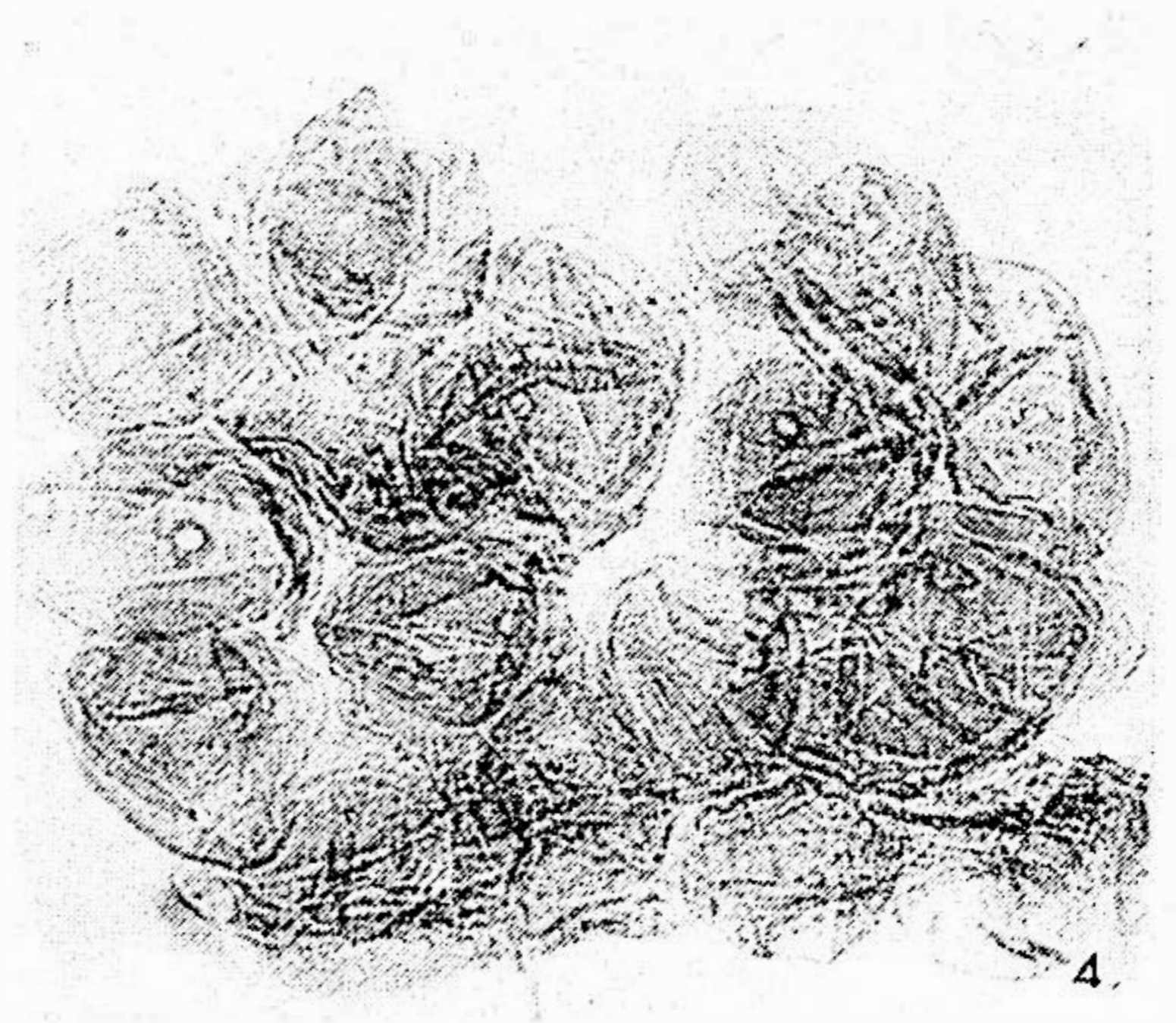
1



2



3



4

Abb. 1. Pollengruppe von *Knautia* (500 ×); Salzofenhöhle.

Abb. 2. *Knautia* (700 ×); Drachenhöhle bei Mixnitz (oberhalb der Sinterplättchenschichte).

Abb. 3. Pollengruppe von *Rubiaceae*, cf. *Galium* (500 ×); Salzofenhöhle.

Abb. 4. Pollengruppe von *Poaceae* (500 ×); Drachenhöhle bei Mixnitz, (oberhalb der Sinterplättchenschichte).

verhältnismäßig untergeordnete Rolle für die Anreicherung von Pollenkörnern und Sporen im Sediment spielen, da diese in den karbonatreichen Sedimenten weitgehend zerstört werden.

Klaus hat 1967 in einem kurzen Bericht über die Pollenführung der Sedimente der Schlenken-Durchgangshöhle in der Osterhorngruppe bei Hallein, Salzburg, bereits erwähnt, daß die dunklen verkrusteten Kräuterpollenkörner, die man auch in der Salzofenhöhle findet, vielleicht den Darmtrakt des Höhlenbären passiert hätten. Durch einen Fütterungsversuch an einer Braunbärin, der verschiedene Alpenkräuter unter Honig vermischt und in Karotten versteckt geboten wurden, konnte gezeigt werden, daß die Pollenexinen durch den Verdauungsvorgang in keiner Weise angegriffen werden. Das Fell wird kaum eine Rolle für die starke Anreicherung von Kräuterpollenkörnern gespielt haben. Es scheint, daß ein Großteil der vielen Millionen Kräuterpollenkörner aus den Phosphaterden in erster Linie als unverdaute Bestandteile der Nahrung der Höhlenbären fossil wurden, d. h. coprogener Herkunft sind.

Unter diesen besonderen Umständen ist eine Kräuterpollenflora aus den Kalkalpen erhalten geblieben und damit auch Fossilien von so manchen Pflanzen, die aus älteren Schichten, als aus spätglazialen bisher noch nicht bekannt waren oder überhaupt noch nie fossil nachgewiesen wurden. Die biospezifische Bestimmung der Kräuterpollenflora aus den Höhlensedimenten bedeutet eine wichtige Ergänzung der bekannten Baumpollenfloren jungeszeitlicher Ablagerungen. Die Bestimmung sollte jedoch bis zur Art möglich sein. In den meisten Fällen ist eine Pollenform jedoch mehreren Arten einer Gattung gemeinsam. Hier sind in Zukunft durch die Anwendung des Rasterelektronenmikroskops Fortschritte zu erwarten.

Innerhalb der insektenblütigen Kräuter dominieren Asteraceae. In der Salzofenhöhle ist besonders das vereinzelte Vorkommen des Pollenkornes der blaublühenden Kugeldistel aufgefallen, die heute um das Tote Gebirge nicht vorkommt. Es ist anzunehmen, daß diese Pollenkörner über den vom Bären gefressenen Honig in die Sedimente gelangt sind. Eine ganze Reihe von den zumindest bis zur Gattung bestimmbareren Florenelementen sind heute auch in den Hochstaudenfluren der subalpinen Stufe in Umgebung der Höhle anzutreffen (z. B. *Valeriana officinalis*, *Geranium*, *Epilobium* cf. *angustifolium*, *Knautia* cf. *silvatica*, *Cicerbita*).

Ein sehr hoher Prozentsatz der fossilen Pollenflora besteht aus Poaceen (bis 60 % der Gesamtpollensumme). Poaceen spielen selbstverständlich heute in der Vegetation der Umgebung der Salzofenhöhle eine große Rolle, doch wurden sowohl in den außer- und innerhalb der Grabungsräume aufgestellten Schalen, als auch in Moospolstern aus der Umgebung der Salzofenhöhle nie derart hohe Prozentsätze von Poaceenpollenkörnern wie in der Höhlenbärenschicht gefunden.

Auch Pollenkörner aus Knospen, die noch in Gruppen zusammenhängen (Abb. 1, 3, 4) sind ein Beweis dafür, daß die Gräser und Kräuterpollenkörner aus der Nahrung der Höhlenbären stammen, denn ganze Teile von Staubge-

fäßen, bzw. Knospen werden kaum durch den Wind in die Höhle transportiert worden sein.

Schon lange vermuteten die Paläontologen, daß der Kieselsäuregehalt der Epidermiszellen der Poaceen die Abschleifspuren und Defekte an den Zähnen der Höhlenbären verursachte und zu den durch Überbeanspruchung des Gebisses hervorgerufenen Erkrankungen des Kauapparates führte.

Die Verlängerung des Fazialschädels gegenüber dem Hirnschädel im Vergleich zum Braunbären ist keineswegs für alle Höhlenbären charakteristisch (Ehrenberg 1955) und man kann daher von diesem Merkmal einiger Exemplare keine Rückschlüsse auf die vorwiegend pflanzliche Nahrung des Höhlenbären ziehen (Draxler 1972).

Die Zusammensetzung der Nichtbaumpollenflora entspricht weder einer steppenartigen Vegetation, trotz der hohen Prozentsätze an Poaceen, noch einer Tundra, sondern hauptsächlich der kräuterreichen Hochgrasfluren, wie man sie heute im Toten Gebirge zwischen Wald- und Baumgrenze findet und den Hochstaudenfluren mit den hochwüchsigen Kräutern. Der Höhlenbär mußte zur Nahrungssuche offene Baumbestände oberhalb der Waldgrenze und die Krummholzregion bevorzugt haben.

Auf Grund der geringen Baumpollenfrequenz ist eine diagrammatische Auswertung für stratigraphische Zwecke, sowie bei Pollendiagrammen aus Ablagerungen von Seen und Mooren nur sehr schwer möglich. Die fossilen Baumpollenspektren sind ähnlich zusammengesetzt, wie die aus rezenten Oberflächenproben der subalpinen Stufe oberhalb der Waldgrenze.

An Baumpollen wurden in den Sedimenten der Salzofenhöhle nachgewiesen: vorwiegend *Pinus*, darunter eine striierte Pollenform (mit einer Art Läsur am proximalen Pol), *Picea*, ganz vereinzelt *Abies*, *Tilia* cf. *platyphyllos*, *Alnus glutinosa/incana*, *Alnus viridis*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Betula*, *Salix* und *Acer*.

Um die Höhlenbärenschichten auf Grund der Pollenflora, die erst von der Salzofenhöhle gründlicher bearbeitet wurde, in das Wärmeoptimum des Riß/Würminterglazials einzustufen, müßte man trotz der Höhenlage in den Sedimenten mehr Pollenkörner des Eichenmischwaldes und von der Hainbuche und Tanne finden, als dies der Fall war. Pollendiagramme in ähnlicher Höhenlage stehen zum Vergleich nicht zur Verfügung. Ob in den Alpen die Temperaturen während des Brørup-Interstadials soweit angestiegen sind, daß eine Besiedlung dieser hochalpinen Höhle möglich war, ist fraglich. Den Baumpollenspektren nach könnte es sich um diesen Zeitabschnitt zu Beginn des Würm gehandelt haben.

Weitgehend ähnlich wie in der Salzofenhöhle sind die Pollenspektren aus der Drachenhöhle bei Mixnitz, von der aber bisher nur einige Mischproben untersucht wurden. Aus der Phosphaterdeschichte oberhalb der sogenannten Sinterplättchenschichte ließ sich ein organischer Rückstand mit vielen ausgezeichnet erhaltenen Kräuterpollenkörnern gewinnen (Abb. 2). Asteraceen herrschen vor, ebenso Poaceen. *Echinops* ist ebenso vereinzelt vorhanden, wie

die Hochstaudenflurenelemente *Knautia*, *Geranium* und *Centaurea montana*. Auffallend sind auch wieder große Klumpen von Pollenkörnern (Taf. 1, Abb. 4). Überraschenderweise führten Sedimentproben aus knochenreichen Phosphatlagen der Drachenhöhle überhaupt keine Pollenkörner, aber auch keinerlei Pflanzendetritus mehr. Hier dürften die Erhaltungsbedingungen aus noch unbekannter Ursache zu ungünstig gewesen sein. In der Drachenhöhle ist bekanntlich im Gegensatz zur Salzofenhöhle auch Fledermausguano an der Sedimentbildung beteiligt gewesen. Inwiefern dadurch die Pollenführung und erhaltung beeinflußt wurde, ist noch zu untersuchen.

Trotz selektiver Pollenzerstörung, eventueller Umlagerung durch wühlende Tiere, Einwehung oder Einschwemmung von rezentem und subfossilem Pollen scheint diese Menge und Vielfalt an Krüuterpollen in den phosphatreichen Höhlenbärensichten nicht das Ergebnis aller dieser Zufälle zu sein, sondern stellt einen wichtigen weiterhin noch genauer zu erforschenden Fossilinhalt dar.

LITERATUR

- DRAXLER I., 1972: Palynologische Untersuchungen an Sedimenten aus der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 76, 161–186, Wien.
- EHRENBERG, K., 1955: Über Höhlenbären und Bärenhöhlen. *Verh. Zool. — Botan. Gesellsch. Wien*, 95, 19–41.
- 1969: Ergebnisse und Probleme der Erforschung der Salzofenhöhle (ein vorläufiger Schlußbericht). *Act. 4. Congr. Int. Speleol. 1965*, 4–5, 315–319, Ljubljana.
- 1969 a): Die bisherigen Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schlenkendurchgangshöhle im Land Salzburg. *V. Int. Kongr. Speläologie, Stuttgart 1969*, Abh. München.
- KLAUS W., 1967: Vorbericht über pollenanalytische Untersuchungen von Sedimenten aus der Schlenken-Durchgangshöhle a. d. Tauogl (Salzburg). *Anz. Csterr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.* 12 379–380, Wien.
- SCHADLER J., 1961: Über Höhlensedimente in Österreich. *Österr. Hochschulzeitung*, S. 9, 1. Juli, 1961, Wien.

Dc 003

DIE SALZOFENHÖHLE IM TOTEN GEBIRGE (STEIERMARK, ÖSTERREICH) ALS JUNGPLEISTOZÄNE TIERFALLE

Karl Mais

Bundesdenkmalamt, Wien, Österreich

Die Salzofenhöhle im steirischen Teil des Toten Gebirges zählt zu den hochalpinen Bärenhöhlen und zu den höchstgelegenen Rastplätzen des eiszeitlichen Höhlenbärenjägers (Abb. 1). Ihre jungpleistozäne Fauna und ihre prähistorischen Befunde sind durch ihren Bearbeiter, Herrn Prof. Dr. Kurt Ehrenberg weit bekannt geworden.

TOPOGRAPHIE DER HÖHLE

Die Höhle besitzt eine Gliederung in eine „Obere Etage“, in eine schacht- und Röhrenzone, den sogenannten „Rundzug“ und eine mehrgliedrige untere Etage.

Das Höhlenportal (2005 m) führt nach einer Verengung in den Hallenteil der Oberen Etage. Von hier aus schliessen mehrfach Nebenkammern und abführende Kolkröhren an. Diese durchörtern das Muttergestein in horizontaler, schräger und vertikaler Richtung. Sie stellen Verbindungen zu anderen Kammern her und vermitteln stellenweise einen unvermuteten Absturz in tiefere Teile des Rundzuges.

Diese Abbrüche enden einerseits blind in Schächten (wie Opferschacht und Löwenschacht) andererseits führen sie in kleine Hallen mit verschiedenen Fortsetzungsmöglichkeiten (wie z. B. Karl-Hans-Otto-Halle oder kurz KHO-Halle). Die Mehrzahl dieser Abzweigungen leiten wieder zu schachtartigen Abbrüchen und steilen Röhren, die für erwachsene Menschen gerade noch schließbar sind. Bisweilen münden die Röhren wieder in Raumerweiterungen mit abführenden Kolken. Im unteren Teil des Rundzuges treten höhere Schachstufen auf als im oberen Teil. Sie führen alle, abgesehen von wenigen Ausnahmen, in den unteren Teil eines grossen Kluftganges („Riesengang“), der die Bezeichnung „Bärenfriedhof“ trägt. Der Bärenfriedhof zeichnet sich durch seine Knochenlagen aus, er liegt rund 50 Meter unter dem Eingangsniveau. Auch vermittelt er den Zugang zu den weiteren Räumen der mehr als 3 km langen Höhle.

DIE HÖHLE ALS LEBENS- UND ALS TODESRAUM

Bei der Entdeckung der Höhle waren zahlreiche Knochen und Schädel von Höhlenbären an der unregelmäßig gewellten Sedimentoberfläche der Oberen

Etage anzutreffen. Bei den Grabungen hat sich ergeben, dass die fossilführenden Sedimente im Eingangsbereich und der anschließenden Halle am mächtigsten waren (bis 3 m) und gegen das Innere bzw. die Seitenteile abnahm (bis unter einen halben Meter). Darunter waren die Schichten fossilreicher (Ehrenberg 1941, 1957; Schmid 1957).

Die Fossilfunde ergaben, daß die Höhle von Höhlenbären aller Altersstufen aufgesucht worden war; sie war ganzjährig besiedelt. Die Hauptbesiedlungszeit wird in die Winterperiode gefallen sein. Die Eingangsregion und die Halle haben den eigentlichen Lebensraum dargestellt. Seitenteile und Kolke waren, nach den geringen Ablagerungen, spärlicher besucht und besiedelt worden. Dies wohl durch Einzelgänger, explorierende Jungbären und Tiere auf der Suche nach geeigneten Winterquartieren. Dabei gelangte ein Teil auch an die Abbrüche und Schächte und stürzte in die Tiefe. An wenigen Stellen kann es diesen Tieren wieder gelungen sein in den Lebensraum der Höhle zurückzukehren. Der Todesraum liegt somit unterhalb der Oberen Etage. In dem Todesraum können an vielen, meist etwas ebeneren Stellen Knochenansammlungen angetroffen werden. Dies besonders an den Fußpunkten der Schächte und unterhalb oben einmündender Kolkröhren. An vorstehenden Konsolen und Einnischungen des Rundzuges fanden sich zum Teil im Verband liegende Knochen; z. B. im Löwenschacht (Ehrenberg 1941). Am Bärenfriedhof war eine fast zusammenhängende Knochenlage sehr auffällig.

Untersuchungen der Lagerungsverhältnisse und der Mächtigkeit der fossilführenden Schichten im Bereich des Rundzuges und des Bärenfriedhofes sind während der Forschungen Ehrenbergs im Jahre 1939 in informativer Weise erfolgt. Die späteren systematischen Grabungen konzentrierten sich in ihrer Problemstellung auf den Lebensraum der Höhlenbären und die Siedlungsstätte der Höhlenbärenjäger.

Im Jahre 1966 brachte eine Erkundungsfahrt die Entdeckung eines bisher unberührt gebliebenen Schachtes, dessen Sohle von Knochen abgestürzter Tiere bedeckt war. Im Jahre 1972 konnte eine systematische Untersuchung dieser Lagerungsverhältnisse durchgeführt werden. Dabei kam es auch zu einer Prüfung der Fossilführung in den Sedimenten des Bärenfriedhofes.

DIE HÖHLE ALS TIERFALLE

In der Literatur als Tierfalle mehrfach erwähnt ist dennoch keine eingehende Beschreibung in dieser Beziehung erfolgt.

Aus der Abbildung sind die verschiedenen Absturzwege zu entnehmen. Sie sind schematisch dargestellt. Waagrechte Linien geben einen annähernd horizontalen Höhlenteil wieder. Senkrechte Linien symbolisieren einen Absturz, schräge eine Rutschstrecke. Am Ende der Linien weisen Pfeile die mögliche Bewegungsrichtung an. Sind an beiden Enden Pfeile vorhanden, so zeigt dies eine beidseitig begehbare Strecke. Überhänge und Schächte ab einer Tiefe von rund 3 Metern wurden als einwegig betrachtet. Horizontale Strecken sind unmaßstäblich, ebenso schräge; vertikale jedoch maßstäblich dargestellt.

In der graphischen Darstellung sind alle bekannten und verfolgbaren Höhlenstrecken enthalten. Sie wurden auch alle selbst begangen. Eine Erklärung der Absturzwege scheint nicht notwendig.

DIE LAGERUNG DER KNOCHEN

In der unten erwähnten Literatur ist auch viel über die Lagerungsverhältnisse der Skeletteile der Höhlenbären enthalten. Die neueren Forschungen haben jedoch einige neue Aspekte hinzugefügt.

Es zeigte sich, dass wohl am Grunde der Schächte große Knochenlager von zu Tode gestürzten Tieren vorherrschen, dass aber auch an schwer erreichbaren Stellen Knochen liegen, die erst nach Überwindung ausgesetzter und gefahrvoller Kletterstellen erreichbar waren. Zwei dieser Stellen sind auf der Abbildung durch Rufzeichen (!) besonders hervorgehoben.

Die eine dieser Stellen befindet sich im Rundzug oberhalb des Abbruches in die KHO-Halle. Der einzige Zugang zu ihr relativ schwierig. Um zu ihr zu gelangen, mussten die Höhlenbären zuerst am Abbruch in den Löwenschacht vorbei kommen, dann über ein schmales Felsband, am Abbruch in die KHO-Halle entlang, und eine rund 3 m hohe Blockstufe hinaufklettern. In dem daran anschließenden Kluftgang konnten 1961 zwei Bärenschädel und zahlreiche Knochenreste angetroffen werden. Es ist zu rechnen, daß Bären diese gefahrvolle Kletterei mehrfach zurückgelegt haben.

Die andere bemerkenswerte Stelle liegt bereits rund 30 Meter unterhalb des Eingangsniveaus. Um dorthin zu gelangen mussten die Bären bereits Abstürze über mehrere Stufen (rund 3 m, rund 9 m, 5 m) und eine steile Rutschstrecke von fast 10 m überwinden und danach in einen Gang mit einem schrägen Bodenschacht kriechen. An einem Schachtmund angelangt mussten sie 2 Meter abklettern und am Schachtmund entlang in einen horizontalen Teil gelangen. Dieser Teil enthält verschiedene Skelettreste im Verband. Ein hier verendeter Bär hat sich in eine immer enger werdende Seitennische verkrochen, sein Skelett scheint vollständig.

Von dort konnten die Höhlenbären an einen rund 5 Meter tiefen Absturz und zu anderen Schachtstufen vordringen, die alle zum Bärenfriedhof führen. Sie konnten aber auch nach dem ersten Abbruch in einen engen und sehr steilen Canon einschließen. Dieser Canon besitzt nach wenigen Metern eine enge Sohlenöffnung, die in einen mehr als 5 m tiefen brunnenförmigen Schacht (= Bärenfalle) abbricht. Der weitere Verlauf des Canons vermittelt einen 4 m Abbruch in den Bärenfriedhof.

Die Sohle der Bärenfalle zeigte unberührt liegende Knochen. Diese stammen durchwegs von jungen Tieren, denen es gelang lebend alle erwähnten Schächte und Rutschstrecken bis in eine Tiefe von 45 Meter unter dem Eingang zurückzulegen. Verbisse an Knochen zeugen von einem verzweifelten Kampf ums Leben.

Bären, die einen anderen Weg, siehe Abbildung rechte Seite, eingeschlagen haben, dürften kaum lebend zum Bärenfriedhof gelangt oder kurz danach den Verletzungen erlegen sein.

Überlebende Tiere haben sich aber vom Bärenfriedhof weggeschleppt. Diese wenigen konnten gegen Nordosten jedoch nur bis an den Grund eines fortsetzungslosen Schachtes gelangen. Von dort sind mindestens fünf Individuen belegt. Eines davon, weitgehend erhalten, hat sich in eine Nische verkrochen. Gegen Südwesten konnten sich die Tiere bedeutend weiter weg bege-

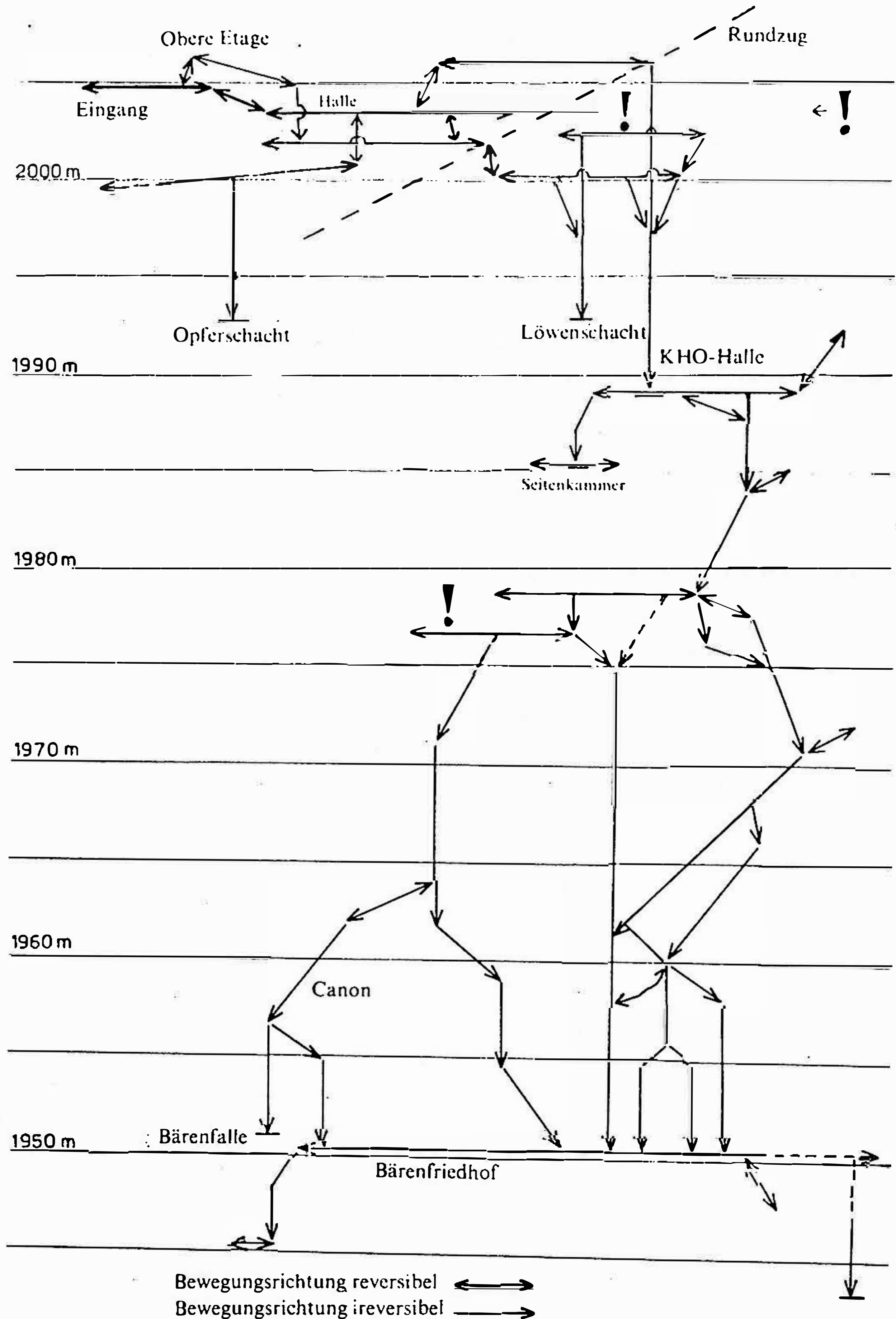


Abb.: Salzhöhle — Absturzwege der Höhlenbären.

ben. Zufallsfunde gibt es in entlegenen Teilen der Höhle. Der Bärenfriedhof ist gegen Südwesten nicht scharf begrenzt.

Im Bereich des Rundzuges und der zum Bärenfriedhof führenden Schächte sind Knochenablagerungen vorhanden. In der Regel liegen sie einer sterilen Sedimentfläche auf, selten dem gewachsenen Felsen. Richtige Höhlenerde ist nur in der Oberen Etage, dem Lebensraum der Höhlenbären ausgebildet. Darunter, im Todesraum, ist das zwischen den Knochen vorhandene Sediment stark lehmig bis sandig, wie in der KHO-Halle. Dort ist die fossilführende Schichte rund 70 cm mächtig. In tieferen Teilen des Rundzuges liegen die Knochen oberflächlich, zwischen ihnen befinden sich nur spärliche Sedimententeile. Am Bärenfriedhof liegt eine einzige, wenige Zentimeter starke Knochenlage dem sterilen Sediment auf. Unterhalb von Klemmblöcken, bzw. fern der Absturzwege fehlen die Knochen vollständig. In einer Entfernung von 10 m von den Schächten sind praktisch keine mehr vorhanden. Dies weist deutlich darauf hin, dass die Höhlenbären einen Absturz auf den Bärenfriedhof nicht überstanden haben.

DISKUSSION

Aus der bisher vorliegenden Originalliteratur über die tiefern Teile der Salzofenhöhle, sowie der Erwähnung durch Zapfe 1954 ist zu ersehen, daß die Schächte der Höhle, besonders des Rundzuges bis zum Bärenfriedhof als Tierfalle fungieren. Biese 1933 hat den Opferschacht als Beispiel dargestellt. Von Ehrenberg sind ab 1941 mehrfach Darstellungen des Rundzuges erfolgt. Es ist auch diskutiert worden, ob die Höhlenbären nicht auch auf einem anderen Weg als über den Rundzug in den Bärenfriedhof gelangt sein können. Nach den eingehenden Analysen der Absturzwege und der Untersuchung der Fossilführung lässt sich keine andere Zugangsmöglichkeit wahrscheinlich machen. Es erscheint als sicher, daß alle Knochenreste die in den tieferen Teilen der Salzofenhöhle anzutreffen sind von Tieren stammen, die von der Oberen Etage durch den Rundzug abgestürzt sind. Manche Tiere konnten die Abstürze überleben und sich weiterschleppen. Reste von ihnen finden sich stets an unüberwindlichen Hindernissen, wie ausgangslosen Schächten. Kratzspuren an den Höhlenwänden und Bisspuren an Knochen zeigen an, daß manche Tiere vergeblich versucht haben wieder die Freiheit zu erlangen und zu überleben.

Aus der ziemlich mächtigen Fossilschichte im oberen Teil des Rundzuges, besonders der KHO-Halle ist zu schliessen, daß viele, wenn nicht gar der Großteil der abgestürzten Tiere bereits dort den Tod gefunden haben. Manche der noch Überlebenden sind sicher bald an den erlittenen Verletzungen zugrunde gegangen. Nur ein geringer Teil dürfte weiter gegen den Bärenfriedhof vorgeedrungen sein. Relativ unverletzten Individuen kann es gelungen sein, den senkrecht abfallenden Schächten auszuweichen und schwierige Klettereien durchzuführen, wie dies weiter oben dargestellt worden ist. Diese Tiere mußten sich dabei sehr gut an die Dunkelheit und die dort herrschenden Gefahren angepaßt haben. In den Teilen, die nur durch Kletterei zu erreichen sind, konnten in der Regel Reste jüngerer Tiere angetroffen werden.

Im oberen Teil des Rundzuges dürfte es auch verschiedentlich zu „Familientragedien“ gekommen sein, als abgestürzte Jungbären nach dem Muttertier gerufen haben und diese beim Versuch den Jungen zu helfen selbst in die Tiefe gestürzt sind.

Bemerkenswert erscheint, dass in den tieferen Teilen des Rundzuges den sterilen Sedimenten nur mehr eine einzige Knochenlage aufliegt. Dies läßt auf eine geringe Erreichbarkeit durch die Bären schliessen die meisten sind bereits weiter oben ums Leben gekommen. Weiters ist ein Stillstehen der Sedimentation bereits während der Besiedlung der Höhle durch die Bären festzustellen, da an den Knochen nur geringe graue Sedimentbeläge zu erkennen sind. Daraus kann geschlossen werden, daß durch die Lebenstätigkeit der Höhlenbären ein großer Teil der Höhlenerdebildungen in der Oberen Etage entstanden ist. Seit dem Absetzen der sterilen Sedimente haben auch die Raumformen keine weitere Entwicklung durchgemacht. Die Salzofenhöhle stellt eine richtige Bärenhöhle dar, an deren Lebensraum Tierfallen anschliessen, denen fast ausschließlich die Höhle bewohnende Bären zum Opfer gefallen sind.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Salzofenhöhle ist von der Eingangsetage (2005 m) bis zum Bärenfriedhof, der 50 m unter dem Eingang liegt, durch Schächte und Zwischenebenen gegliedert. Die Eingangsetage (Obere Etage) stellt den Lebensraum der Höhlenbären dar und besitzt eine gut entwickelte Höhlenbärenschicht, die sterilen Sedimenten aufliegt. Am Grunde der unvermutet abbrechenden Schächte liegen Knochenreste zahlreicher abgestürzter und verendeter Bären. Überlebende schleppten sich weiter, fielen tiefer und gelangten schließlich bis zur Sohle des Bärenfriedhofes. Dort verendeten praktisch alle anlangenden Tiere. Die Absturzwege sowie die Mächtigkeit und Lagerung der Knochen werden besprochen.

LITERATUR

- BIESE W., 1933: Bericht über die Beobachtungen in der Salzofenhöhle. A. Morphologische und paläontologische Beobachtungen. Mitteilungen über Höhlen und Karstforschung, Berlin 1933.
- EHRENBERG K., 1941: Bericht über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. I. Über bemerkenswerte Fossilvorkommen in der Salzofenhöhle. Palaeobiologica, Wien 1941, Bd. 7, p. 325–348.
- 1949: Bericht über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge III. Die Expedition im September 1948. Anz. d. math. naturw. Kl. d. Österr. Akademie d. Wissensch., 1949, Bd. 159, p. 40–43.
- 1957: Bericht über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge VIII. Bemerkungen zu den Ergebnissen der Sediment-Untersuchungen von Elisabeth Schmid. Anz. d. math. naturw. Kl. d. Österr. Akademie d. Wissensch., 1957, Bd. 166, p. 57–63.
- SCHMID E., 1957: Von den Sedimenten der Salzofenhöhle. Anz. d. math. naturw. Kl. d. Österr. Akademie d. Wissensch., 1957, Bd. 166, p. 43–55.
- ZAPFE H., 1954: Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen. Beiheft zur Zeitschrift Geologie, Nr. 12/1954, Berlin, 60 p.

Dc 004 ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ФАУНА МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕЩЕР СТРАШНАЯ И ЛОГОВО ГИЕНЫ НА АЛТАЕ И ПРОБЛЕМА ПАЛЕОГЕОГРАФИИ

Н. Д. Оводов

Институт истории, филологии и философии СО АН СССР,
Новосибирск, СССР

Алтай — один из немногих уголков Северной Азии, поражающий не только красотой ландшафтов, но также изумительным богатством состава флоры и фауны, отмеченным еще путешественниками и исследователями XVIII и XIX веков. Эта особенность его обусловлена тремя основными причинами: 1. географическая приуроченность к переходной области между таежной и степной зонами, 2. расчлененность рельефа, местами подобная альпийской, и 3. влияние соседних регионов: Казахстана, Сибири и Центральной Азии, имевших в отдельности своеобразный путь формирования природных комплексов.

Алтай изобилует выходами известняка и карстовых проявлений в нем в виде многочисленных гротов, горизонтальных пещер и колодцев. В настоящее время только на Западном Алтае учтено более 150 пещер. Изучение их с позиций палеонтологии и археологии возможно составит в будущем основу для палеогеографических реконструкций территории Алтая на протяжении второй половины антропогена.

В 1831 году по инициативе доктора Геблера и горного инженера Кулибина на Западном Алтае по долинам рек Чарыша и Ханхары было исследовано несколько пещер. Палеозоологические результаты этих раскопок, изложенные в работах Пандера и Зембницкого, Гельмерсена, Ратке, Фишера, Эйхвальда и окончательно проверенные академиком Ф. Ф. Брандтом (Brandt, 1871), указали на наличие в пещерных отложениях большого количества ископаемых костей млекопитающих, в том числе вымерших видов.

Позднее в пещерах этой же части Алтая были произведены сборы остатков мелких млекопитающих, обработанных Б. С. Виноградовым (Vinogradov, 1922) и С. И. Оболенским (1924). Спустя еще несколько десятилетий в результате археологических раскопок был собран новый ископаемый фаунистический материал из двух палеолитических пещер: Бухтарминской и Усть-Канской (Верещагин, Мельникова, 1958; Rudenko, 1961). В итоге всех этих исследований был получен список млекопитающих из 45 видов, принадлежащих к 8 отрядам: Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla.

К сожалению, этот палеозоологический материал не был подкреплён строгими стратиграфическими наблюдениями, поэтому представляет собой как бы единый позднеантропогеновый териокомплекс, исключаящий воз-

возможность проследить вероятные изменения его, а, следовательно, и ландшафтной обстановки на границе плейстоцена и голоцена.

В 1966 году группа в составе А. Чернова, Л. Попова, П. Яцука, Д. Вистингаузена и других членов Томского клуба спелеологов, проводя разведочные исследования в бассейне среднего течения реки Чарыша, обнаружили у входа в одну из пещер на глубине 50—60 см от поверхности грунта обломки расколотых галек и ископаемые кости крупных животных. Эту пещеру, расположенную неподалеку от села Тигерек и носящую у местного населения название Страшная, в 1771 году видел знаменитый путешественник академик П. С. Паллас и посчитал недоступной для человека «ради вышины скалы».

В 1969 году под общим руководством академика А. П. Окладникова и при участии автора, возглавившего группу спелеологов, в этом же районе было проведено предварительное исследование 9 пещер. Наиболее интересными из них оказались пещера Страшная и вновь открытая пещера Логово Гиены, расположенные друг от друга в 4 км. Обе пещеры по морфологии простые, горизонтальные, длиной 23 и 25 метров. Пещера Страшная расположена вблизи воды на 40-метровой высоте среди скал берегового обрыва. Логово Гиены, наоборот, находится в значительном удалении от постоянных водотоков (2 км). Это обстоятельство, повидимому, обусловило разные источники аккумуляции остатков крупных млекопитающих в том и другом случае.

В Страшной пещере, судя по обилию каменного инвентаря и отходов его производства, должно быть часто базировались лагерем палеолитические охотники, имея при этом великолепный обзор из устья пещеры на широкую пойму и вместе с тем укрытие от дождя, ветра и хищников. Пещера Логово Гиены в плейстоцене, повидимому, оправдывала свое название, ибо основная масса костей крупных копытных, обильно залегающих в слое суглинков на глубине 20—80 см от поверхности грунта, носит следы погрызов хищников. Вдобавок, наличие в ней костей пещерной гиены и пещерного льва при почти полном отсутствии признаков обитания человека — подтверждает эту мысль.

Двухлетние раскопки пещеры Страшная (полезная площадь пола ее составляет 80 кв. м) позволили установить геологам В. М. Муратову и Э. О. Фриденбергу 6 слоев рыхлых отложений общей мощностью 9 м 60 см. 1 и 2-ой (сверху—вниз) слои пещеры, представленные легким суглинком, общей мощностью 60 см, содержат остатки млекопитающих голоценовой сохранности и следы поздних человеческих культур. 3-ий и часть 4-го слоя, состоящие из плотных темносерых суглинков мощностью около 6 м, наряду с комплексом палеолитических орудий мустье-леваллуазского облика (Окладников и др., 1973) включают в себя плейстоценовые остатки млекопитающих. Низ 4-го, 5-ый и 6-ой слои «стерильны» и образованы из иловатых суглинков и супесей. Далее книзу стратиграфическая ситуация рыхлых отложений осталась неясна.

В пещере Логово Гиены граница между плейстоценовыми и голоценовыми напластованиями проведена по уровню 20—25 см от поверхности грунта и обусловлена не только резкой сменой состава отложений, но также исчезновением в верхнем слое костей мамонта и почти полным отсутствием остатков

лошади, бизона и пещерной гиены. Анализ костей бизона (*Bison priscus*) по C^{14} с глубины 40—60 см дал цифру $32\,700 \pm 2800$ лет (СОАН — 110).

Для плейстоценовых слоев пещер Страшная и Логово Гиены общими оказались следующие млекопитающие:¹⁾ крот (*Talpa* sp.(?), *Asioscalops* sp.(?), буроzubка (*Sorex* sp.), рукокрылые (*Chiroptera* gen?), заяц (*Lepus* cf. *timidus*), пищуха альпийская (*Ochotona alpina*), сурок горноазиатский (*Marmota baibacina*), суслик длиннохвостый (*Citellus undulatus*), тушканчик (*Alactaginae* gen?), мышь (*Apodemus* sp.), хомяк обыкновенный (*Cricetus cricetus*), сибирская красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), красю-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus*), слепушонка обыкновенная (*Ellobius talpinus*), слепушонка (*Ellobius* sp.), горная полевка (*Alticola* sp.), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), цокор (*Myospalax myospalax*), волк (*Canis lupus*), лисица (*Vulpes vulpes*), бурый медведь (*Ursus arctos*), пещерная гиена (*Crocuta spelaea*), ласка (*Mustela nivalis*), горноста́й (*Mustela erminea*), хорь (*Mustela eversmanni*), барсук (*Meles meles*), мамонт (*Mammuthus primigenius*), дикая лошадь (*Equus caballus*), кулан (*Equus hemionus*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), косуля (*Capreolus capreolus*), благородный олень (*Cervus elaphus*), лось (*Alces alces*), архар (*Ovis ammon*), бизон (*Bison priscus*).

Кроме этих 37 наименований необходимо отметить еще 10, свойственных плейстоценовым отложениям пещеры Страшная и отсутствующих в аналогичных по времени накопления слоях пещеры Логово Гиены: сурок, — низкоронковая форма (*Marmota* sp.), суслик, — низкоронковая форма (*Citellus* sp.), европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), желтая пеструшка (*Lagurus luteus*), темная полевка (*Microtus agrestis*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), полевка питимисного типа (*Microtus* ex. gr. *arvalis* -- *gregalis*), пещерный медведь (*Ursus* (*Spelaearctos*) *uralensis*), выдра (*Lutra lutra*), сайга (*Saiga* cf. *tatarica*).

С другой стороны, в пещере Логово Гиены мы имеем 7 плейстоценовых видов и родов млекопитающих, не отмеченных пока для Страшной пещеры: белозубка сибирская (*Crocidura sibirica*), белозубка (*Crocidura* sp.), бурундук (*Eutamias sibiricus*), мышевка (*Sicista*), хомячок (*Cricetinae*, gen?), пещерный лев (*Panthera spelaea*), як (*Proephus* cf. *baicalensis*).

Различие в видовом составе млекопитающих, классифицированных по их плейстоценовым остаткам, для пещер Страшная и Логово Гиены довольно велико, — 19 наименований. Однако, учитывая единичность находок остатков целого ряда видов, этот факт скорее подчеркивает элемент случайности в процессе формирования танатоценоза, нежели закономерность тафономического порядка, обусловленную какой-либо выборочностью. Дальнейшие раскопки обеих пещер позволят уточнить эти соображения.

¹⁾ Список видов мелких грызунов значительно в данном случае расширен по сравнению с предварительной публикацией (Оводов, 1973) благодаря участию в сборе и обработке материалов из пещер Страшная и Логово Гиены палеозолога Л. И. Галкиной.

Итак, материалы раскопок двух пещер на Алтае: Логово Гиены и Страшная указали нам на существование в позднем плейстоцене этой территории в составе мамонтового териокомплекса по крайней мере 54 вида и форм млекопитающих. Повидимому, одновременно с ними могли существовать на Алтае: копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), верблюд Кноблоха (*Camelus knoblochi*), винторогая антилопа (*Spirocerus kjaactensis*), антилопа близкая к парабубалам (род *Alcelaphus*), большерогий олень (*Megaloceros giganteus*) и тур (*Bos primigenius*), отмеченные ранее рядом авторов (Brandt, 1871; Vinogradov, 1922; Верещагин, 1956; Верещагин, Мельникова, 1958).

Судя по наличию в териофауне позднего плейстоцена Алтая представителей открытых ландшафтов (сурок, суслик, тушканчик, степная пеструшка, желтая пеструшка, верблюд, лошадь, кулан, сайга, винторогая антилопа, бизон), и вместе с тем видов, характерных для лесных биотопов (бурозубка, бурундук, красная и красно-серая полевки, ласка, горностаи, бурый медведь, благородный олень, косуля, лось), а также обитателей высокогорных, гольцовых стадий (горная полевка, альпийская пищуха, архар), — растительные ассоциации 20—35 тысяч лет назад в районе расположения исследованных пещер были близки к современным. В пользу этого говорят не только собранные нами палеофаунистические материалы, но также данные пыльцевых анализов, проведенных по образцам из пещер Страшная и Логово Гиены. Обе пещеры в настоящее время находятся на границе краевых частей различных зон: таежной и степной. Вершины отрогов Тигерцекого хребта увенчаны гольцами со снежниками. Поймы речных долин, покрытые луговой растительностью, несомненно существовали и в позднем плейстоцене. Именно здесь концентрировалось основное разнообразие млекопитающих и происходили грандиозные, едва ли доступные нашему воображению, охотничьи подвиги палеолитических обитателей пещер. Все эти станции нынче фаунистически (точнее: со стороны млекопитающих) чрезвычайно обеднены в сравнении даже с эпохой раннего голоцена.

Таким образом, широко принятая точка зрения относительно существования «единого» позднеплейстоценового или мамонтового териокомплекса исключительно в условиях перигляциального тундро-степного ландшафта не всегда правомерна. Для южных районов Восточной Сибири возможность тесного «сосуществования» в позднем плейстоцене различных ландшафтных зон с доминированием южных степных элементов в фауне уже была подробно охарактеризована Э. А. Вангенгейм и Э. И. Равским (Равский и др., 1964). В связи с этим полезно обратить внимание на одну интересную деталь. Ни в одной из пещер Алтая, в особенности со следами палеолита, мы не находим достоверных остатков представителей холодолюбивой фауны: песца (*Alopex lagopus*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), овцебыка (*Ovibos moschatus*), и копытного лемминга¹⁾ (*Dicrostonyx torquatus*), свойственных многим поздне-

¹⁾ Остатки копытного лемминга, обнаруженные в Чарышских и Ханхаринских пещерах (Vinogradov 1922), пока не подтверждены.

палеолитическим стоянкам Европы, а также Средней и Восточной Сибири. Отсутствие этих индикаторов похолодания заставляет некоторых археологов датировать палеолитические стоянки временем предшествующем последнему похолоданию, т. е. Каргинским интерстадиалом (32—20 тысяч лет назад) или даже Казанцевским (минимум 65 тысяч лет назад). В частности, это касается Усть-Канской пещерной стоянки (Rudenko, 1961; Анисюткин, Астахов, 1970). Ошибочность такого приема определения возраста памятников (по аналогии фаунистического материала стоянок, расположенных в иной географической провинции) очевидна. Еще более странной представляется попытка сопоставить возраст алтайских палеолитических стоянок со временем гибели отдельных мамонтов в зоне северосибирских тундр (Гайдук, 1970).

Климатические изменения, присходившие в эпоху голоцена, несомненно в какой-то мере влияли на изменение границ ландшафтных зон и на ареалы адаптивно приуроченных к ним видов млекопитающих. Например, в настоящее время в районе расположения пещер Логово Гиены и Страшная, по наблюдениям Л. И. Галкиной, отсутствуют слепушонка, желтая и обыкновенная пеструшки, тушканчик. То же самое касается некоторых ныне существующих видов крупных млекопитающих, хотя здесь, очевидно, большее влияние по сравнению с климатическими факторами оказала истребительная деятельность верховых кочевников-скотоводов самых поздних эпох, включая историческую.

ЛИТЕРАТУРА

- АНИСЮТКИН Н. К., АСТАХОВ С. Н., 1970: К вопросу о древнейших памятниках Алтая. Сб. «Сибирь и ее соседи в древности». Изд. Наука. Новосибирск.
- ВЕРЕЩАГИН Н. К., 1956: О прежнем распространении некоторых копытных в районе смыкания европейско-казахстанских и центрально-азиатских степей. Зоологический журнал, т. 35, вып. 10.
- ВЕРЕЩАГИН Н. К., МЕЛЬНИКОВА Н. Н., 1958: Зоогеографические открытия археологов в Восточном Казахстане и Алтайском крае. Известия Всесоюзного Географического Общества, т. 90, вып. Ч.
- ГАЙДУК Н. М., 1970: Хронология палеолита Алтая и его северных предгорий. Сб. «Природа и природные ресурсы Алтая и Кузбасса», часть 1. Бийск.
- ОБОЛЕНСКИЙ С. И., 1924: О костях млекопитающих, собранных в 1923 году в Западной Сибири. Изд-во Сибирского Энтомологического бюро, № 3.
- ОВОДОВ Н. Д., 1972: Позднеантропогеновая фауна млекопитающих из пещер Западного Алтая. Сб. «Археология и краеведение Алтая». Барнаул.
- ОКЛАДНИКОВ А. П., МУРАТОВ В. М., ОВОДОВ Н. Д., ФРИДЕНБЕРГ З. О., 1973: Пещера Страшная — новый памятник палеолита Алтая. Сб. «Материалы по археологии Сибири и Дальнего Востока», часть 2.
- РАВСКИЙ З. И., АЛЕКСАНДРОВА Л. П., ВАНГЕНГЕЙМ З. А., ГЕРБОВА В. Г., ПОЛУБЕВА Л. В., 1964: Антропогеновые отложения юга Восточной Сибири. М. Зд-во Наука.
- RUDENKO S. I.,: The Ust-Kanskaia paleolithic cave, Siberia. American antiquity, vol. 27, 2, October.

BRANDT F. F., 1871: Neue Untersuchungen über die in den altaischen Höhlen aufgefundenen Säugethierreste, ein Beitrag zur quaternären Fauna des Russischen Reiches. Bull. Acad. Sci. St.-Pet., XV.

VINOGRADOV B. S.: Materials for the systematics and the morphology of the Rodents. Ежегодник Зоологического музея Российской Академии Наук, том XXIII, № 3—4.

Dc 005

**CROMERIAN FAUNA FROM A BONE FISSURE IN THE
MENDIP HILLS SOMERSET, ENGLAND
(Nat. Grid. Ref. ST 506505)**

E. K. Tratman

University of Bristol, Great Britain

A fissure cave in the Carboniferous Limestone at Westbury-sub-Mendip, Somerset was exposed by quarrying operations in 1969. A short preliminary report has been published (Heal, 1970). The summary for the present paper was prepared some months ago. Since then further work has shown that the summary should be modified. Research on the fauna is in progress by Mr. M. Bishop and on the geomorphic history of the site by Dr. W. I. Stanton. To both of them I am indebted for a series of personal communications on as yet unpublished results. Though I have been given permission to use the information supplied I cannot quote it in full.

The fissure runs approximately W — E at a height of 220 m. O. D. in the steeply sloping south flank of the Mendips. The situation is such that the cave can only have been formed when the topography of the area was very different from what it is now. The development and subsequent in-filling can be divided into stages:

A. Development of the cave under phreatic conditions

Parts of the north wall of the cave have been exposed in several places. The solution forms exhibited are those produced under phreatic conditions. There was through water flow and there are some large scallops to be seen.

B. Primary in-filling

This consists of bright yellow clays, silts and gravels, which show current bedding. The nature of these gravels is such (Stanton) that they can only have been deposited by a sluggish river running at or near grade. This provisional conclusion needs further consideration as it could, perhaps, be that the sluggish flow was due to local conditions within the cave and not to the association of the river to the prime base level, the sea. It is reasonable to allow for a sea level much higher than that now prevailing but the height of this sea level is not known from local evidence. The deposition of the gravels can be put back into the Pleistocene and quite possibly into the Early Pleistocene.

C. The Lower Breakdown Layer

The deposition of the gravels ceased. The next stage was one of massive breakdown of the cave roof. This is represented by a layer of boulders of all sizes. In general they have slightly weathered angles. It is not known whether this collapse happened at the cessation of the in-filling with gravel or whether there was an interval of appreciable length between the two phases. The cessation of the in-filling could have been due to several causes including, perhaps, a lowering of the sea level. At all events the cave was drained. Water-support for the roof would thus be removed and this, Stanton has suggested, could have precipitated roof collapse.

D. Bone Layers formed

The cave became open to the surface near the present west end of the fissure. This is where the bone beds come up towards the present denuded surface of the limestone. Water continued to enter the cave in sufficient quantity to roll material along. The extent of the rolling exhibited by the bones is much less than that of the yellow gravels. There are considerable variations in the structure and content of the bone layers. Within them individual beds are persistent ranging from 0.3—2.0 m thick, within the total thickness of 2—10 m. Some of the thin beds have a laminar structure suggesting deposition from relatively still water. There are two thin black bands in which the colour does not seem to be due to charcoal. The bands probably represent the floors of shallow ponds in the cave. They existed for only a short time.

E. The Upper Breakdown Layer

This deposit is up to 5 m thick and is covered by almost stone-free reddish soil less than 1 m thick. It consists of angular breakdown of all sizes up to blocks 5 m³, in a matrix of reddish earthy clay. It rests directly on the Bone Layers save for an occasional space under massive fallen blocks of the old cave roof. The cave roof thus made visible shows phreatic type roof pendants.

The time lapse between the end of the formation of the Bone Layers and the collapse of the cave roof is unknown. The actual shattering could be the product of peri-glacial conditions of an as yet undated glaciation.

THE FAUNAS

1. The Yellow Gravels

All the bone pieces and teeth from these gravels are very fragmentary. All exhibit the effects of water-rolling in a marked degree. They must have travelled a considerable distance. The amount of material is very scanty. The species represented are: *Hyaena* sp., *Cervus* sp., *Rhinoceros* sp. and *Castor fiber*.

2. The Bone Layers

<i>Ursus cf. deningeri</i>	Bear. Very common variations in size
<i>Crocota crocuta</i> (Erxleben)	Cave hyaena
<i>Canis lupus</i>	Wolf
<i>Gulo sp.</i>	Glutton
<i>Homotherium sp.</i>	Scimitar cat
<i>Felis leo sp.</i>	Lion: there are two forms, large and small
<i>Dicerorhinus etruscus</i>	Etruscan rhinoceros
<i>Equus mosbachensis</i>	Horse
<i>Cervus elaphus</i>	Red deer
<i>Bison priscus</i>	Bison

The foregoing is a shortened list of the fauna. The total of species represented is about 30. The material is still under study. Mollusca have been looked for but none have been found. The definitive report is expected to be published in 1974 in the Proceedings of the University of Bristol Speleological Society.

In the preliminary account it was suggested that there were two faunas represented in the Bone Layers. An early one of Cromerian Age and a much later one. Further field and laboratory studies do not support this dual origin of the fossil material. Instead, most probably, the fauna is unitary in origin within the Cromerian. The rate at which the Bone Layers accumulated is not known but the total time involved was probably of the order of several thousand years. The predominance of Ursidae in the remains suggests that the cave may have been used for hibernation by these animals.

In England, besides the Cromer Forest Bed type site, there are few places that have produced fauna of this period. Three of these sites are caves. None of these have been fully studied. The most important one in this group is the Victoria Quarry, Bibbington, Derbyshire, (1901). This site is sometimes referred to as "The Dove Holes". As at Westbury the bone deposits were found during quarrying operations. The bones and teeth were picked out by the workmen and no satisfactory stratification was set up. The site produced *Machairodos latidens*, *Mastodon arvernensis*, *Elephas meridionalis* and *D. etruscus*. The remains were considered to have been washed into the fissure from a higher-level hyaena den.

A tooth of scimitar cat was found in Pin Hole Cave (Creswell Crags) in association, it was alleged, with an Upper Pleistocene fauna. The excavator, the late Mr. Leslie Armstrong, was, I know from personal knowledge very suspicious of this find and did not believe it was authentically in situ. The chemical test reported by Dr. Oakley on this specimen confirm the comparatively recent origin of this tooth. But the inference that the animal survived in Britain to this late date is only applicable if the specimen was in its true provenance and this is at least doubtful.

Again the teeth of scimitar cat have been found in Kent's Cavern, (Torquay, Devon). The association is said to be with the cave earth of Upper Pleistocene Palaeolithic date. But there are older deposits in the cave and there are Acheulean implements. It is at least possible that the true association of the teeth is with this earlier material and, when they occur in the later material, they might properly be regarded as derived fossils.

Thus as far as cave deposits are concerned in Britain there is as yet no really satisfactory evidence that the scimitar cat lingered on till the Upper Pleistocene.

At Westbury the stoney component of the Bone Layers is local limestone and chert. The only foreign element is the occasional fragment of completely weathered flint. One piece from near the top of the Bone Layers appears to have been deliberately shaped. It is suggested that these pieces may have been introduced by *Homo sp.* This evidence is far too slender to allow it to be asserted that *Homo sp.* was present when the Bone Layers were accumulating and it is still less possible to assert that, as a hunter, he played a part in the production of the bone material though both are possible.

Reference

HEAL G. J., 1970: A New Pleistocene Mammal Site, Mendip Hills, Somerset. Proc. Univ. Bristol Speleol. Soc. 12 (2), 135.

INDEX DES AUTEURS

- Abaschidze, H. M.** Aa 001
Abkhazava, I. S. Ca 001
Abonyi, A. Fd 001
Ashton, K. Aa 002 Ba 001
Atkinson, T. C. Ca 002
Avdagič, I. Ca 003
- Bachvarov, M.** Fc 001
Bader, O. Ea 001
Balázs, D. Ba 002 Ca 004
Barbier, B. Fc 002
Bársonyos, J. Ca 005 Ea 002
Bárta, J. Ea 002
Bártha, Z. H. Da 003
Beck, B. F. Ab 001
Belyak, V. I. Bb 001
Bernasconi, R. Db 001
Benthien, B. Fc 003
Bertolani, M. Ab 002
Bögli, A. Ba 003 Bb 002 Ab 003
Boros, A. Da 003
Botosaneanu, L. Db 002
Bouvet, Y. Db 003
Božičević, S. Ca 006
Braun, J. Fc 004
Brendel, K. Fe 001
Brook, G. A. Ba 004 Ba 016
Brown, M. C. Ab 004 Ba 005 Cb 011
Brunzel, U. Aa 003
Bulla, J. Fc 005
Burkhardt, R. Aa 004 Bb 003
Burri, E. Eb 001
Burtshak-Abramovich, N. I. Dc 001
Fc 006
- Buttler, R. W.** Fc 007 Fc 008
- Cachia, M.** Bb 025
Cappa, G. Ab 005 Fd 002
Castellani, L. Fe 002
Castin, D. Fe 003
Castro-Ruiz, E. Fb 001
Cate, W. Aa 005 Fe 004 Fe 005
Cebecauer, I. Fd 003
Chikina, Z. L. Bb 021
- Chikishev, A. G.** Ba 006 Ba 007
Chmielewski, W. Ea 003
Choppy, J. Ab 006
Cigna, A. A. Bb 004 Fe 002
Cojocaru, M. Fd 004
Čolić, D. B. Fa 001
Cooke, J. W. Db 023
Coward, J. M. Ca 016
Craciun, V. Ab 007
Csekö, A. K. Fb 002
Čurčić, B. P. Db 004
- De Block, G.** Ff 001
Deeleman-Reinhold, Ch. Db 005
Db 006
- De Lavour, G.** Fa 002
Delay, B. Db 007
Deltshev, Ch. Db 008
Demangeon, P. Ca 007
De Torres Perez, H. T. Ab 008 Bb 005
Diaconu, G. Aa 006
Dimitrova—Burin, E. Da 001
Dinić, J. Ba 008
Dorofeev, E. R. Bb 020
Draganov, S. J. Da 001
Drake, J. J. Ca 008 Ca 016
Draxler, I. Dc 002
Drew, D. Ca 009
Droppa, A. Bb 006 Cb 001
Dublyanski, V. N. Bb 007 Bb 008
Bb 020 Bb 021
- Dubois, P.** Ca 007
Dzhishkariani, V. M. Ba 009
- Enrech, F.** Db 027
Elliott, W. R. Db 024
Eraso Romero, A. Ab 006 Ba 010
Fa 003
- Erdős, L.** Da 002 Db 009
Erikson, G. A. Fc 009
Escola, O. Db 010
Español, F. Db 010
Ewers, R. O. Bb 009 Ca 016
Exley Sheck, I. Fe 006 Fe 007

Fantasny, D. Ba 011
Felici, A. Ca 010
Fenelon, P. Ba 012
Fenton, M. B. Db 026
Fermor, J. H. Ba 013
Fink, M. H. Ba 014
Finocchiaro, C. Ff 003
Fish, J. Ba 015 Ca 011 Ca 016
Fodor, I. Cb 002
Ford, D. C. Ba 004 Ba 016 Ba 019
Bb 010 Bb 018 Ca 008 Ca 011
Ca 016
Forney, G. G. Bb 011
Frank, H. Fd 005
Frank, R. M. Ab 009 Fc 010
Franke, H. W. Bb 012
Franke, A. Fc 011
Fridenberg, E. O. Ab 010 Ab 021

Gaisler, J. Db 011
Galewski, K. Ab 012
Gams, I. Ba 017 Fa 004
Geyh, M. A. Bb 012
Gèze, B. Bb 013
Gigineishvili, G. Ca 012 Ca 030
Ginet, R. Db 012
Gizejewski, J. Fe 014 Ca 013
Glazek, J. Ab 011 Ab 012 Ab 013
Cb 003
Gorbunova, K. A. Aa 007
Gózdź, O. Fc 012
Gregor, V. Ca 014
Grodzicki, J. Bb 014
Gueorguiev, V. B. Db 013
Gurnee, R. H. Fc 013
Gvozdetski, N. A. Aa 008 Ba 018
Cb 004

Habe, F. Bb 015 Fc 014
Hajdu, L. Da 003
Harasimiuk, M. Ba 019 Bb 017 Bb 016
Harmon, R. S. Bb 018 Ca 015 Ca 016
Hašek, V. Bb 019
Helldén, U. Cb 005
Henkiel, A. Ba 019 Bb 017
Henry, J. P. Db 014
Hess, J. W. Ca 016 Ca 017
Hlaváč, Z. Fc 015

Horváth, E. Fb 004
Hradecký, P. Fe 008
Hromas, J. Fa 005
Hruška, B. Ab 014
Hýsek, J. Aa 011

Ianko, M. Fc 016
Ilming, H. Fc 017 Fc 009
Ilyuhin, V. V. Bb 008 Bb 020 Bb 021
Ivanov, B. N. Ba 020
Ivanova, V. Aa 014

Jackowski, A. Fc 018
Jakál, J. Ba 027
James, M. J. Ab 015 Bb 022
Jacobson, R. L. Ca 016
Janáček, P. Fa 006
Jedlička, J. Fd 006
Jennings, J. N. Ba 021 Bb 022
Jones, W. J. Ca 018
Juberthie-Jupeau, L. Db 015
Juhász, A. Ca 005

Kautský, P. Fe 010
Kavrishvili, K. V. Ba 022
Kempe, S. Ca 019
Kermode, L. Ab 016 Db 016 Fc 020
Fc 021
Kasumov, R. M. Fc 019
Kiknadze, T. Z. Bb 023 Ca 012 Ca 020
Kipiani, S. I. Fd 007
Klincko, K. Fb 003
Kopecký, J. Fe 010
Kopper, J. S. Ea 004
Korzhuev, S. S. Ba 023 Ba 024
Kosa, A. Fd 008
Kovanič, L. Fd 009
Král, M. Fe 010
Král, Z. Aa 009 Aa 010
Krčmář, B. Aa 011
Krieg, W. Ab 017
Krulc, Z. Aa 012
Kunaver, J. Ba 025
Kvaček, M. Ab 027

Lang, S. Ca 021
Lapajne, J. Aa 013

Lapteva, N. N. Ba 041
Leben, F. Eb 002
Lechnickij, J. G. Bb 020
Letrone, M. Ff 002
Liszkowski, J. Ab 018 Bb 024
Lobanov, J. E. Bb 020
Lovász, G. Cb 006
Lowman, J. Fc 038
Ložek, V. Cb 007
Lucrezi, A. Fe 011
Lysenko, V. Ba 026

Maccio, S. Fe 002
Madeyska, T. Ab 019
Magniez, G. Db 017
Maifredi, P. Bb 025
Mais, K. Bb 026 Db 018 Dc 003
Maksimovich, G. A. Ab 020
Maleev, M. N. Ab 021
Malez, M. Ea 005
Manaković, D. Ca 022
Mangin, A. Ca 023
Marinin, A. M. Ba 018
Mariot, P. Fc 022
Markowicz-Lohinowicz, M. Cb 003
Cb 008
Marshall, P. Ab 004
Massoud, Z. Db 019
Mateo, K. Aa 008
Matjašić, J. Db 035
Mayer, S. Bb 003 Bb 019
Mazúr, E. Ba 027
Mechera, G. Cc 002
Medesan, A. Aa 006
Medville, D. Ba 047
Megušar, F. Db 020
Michalíková, F. Fe 016
Michalon, E. Db 021
Miège, J. Fc 023
Mihai, E. Cc 002
Miotke, F. D. Ba 028
Mitchell, R. Ba 029 Ca 024 Ca 025
Db 022 Db 023 Db 024
Monroe, W. H. Ab 022 Ba 030
Cc 001
Mroczkowski, D. M. Fe 013
Mucke, D. Fc 024 Fd 010
Mückensturm, F. Fc 002
Muratov, V. M. Ab 023

Nagy, G. Fd 011
Neamu, G. Cc 002
Nicod, J. Bb 027 Cb 009
Nosengo, S. Bb 025
Nuñez Jiménez, A. Ab 24 Ba 032
Ba 031 Bb 028 Eb 003 Eb 004
Eb 005 Fd 012

Oberc, J. Ab 012
Oedl, F. R. Bb 030
Oldham, T. Fc 025 Fc 026
Olivon, P. Ba 033
O'Reilly, P. M. Bb 031
Ovodov, N. D. Cc 004 Ea 006

Padalko, O. V. Bb 021
Palfy, B. Fb 004
Palfy, O. Fb 004
Panoš, V. Fa 007
Pasquini, G. Cc 003
Peck, S. B. Db 025 Db 026
Pelíšek, J. Ab 023
Pellenard, P. Db 012
Perera, M. A. Eb 006
Pérez, L. F. Db 027
Perna, G. Ab 026
Peruzzetto, A. Fd 013
Petrochilou, A. Ca 026
Petrović, B. Ca 027
Pfeiffer, S. Ba 034 Ba 045
Pfeifferová, A. Ab 027
Philipov, A. P. Ab 019
Piciocchi, A. Ea 007
Pikulkin, S. S. Bb 021
Pishtalov, S. Aa 014
Píše, J. Bb 032
Piškula, F. Fe 014 Fe 015
Plachciński, A. Ca 013 Fe 016
Plana-Panyart, P. Fd 014 Fd 015
Pljakić, M. A. Db 028
Popov, V. Ba 035
Preobrazhensky, V. S. Fc 027
Pretner, E. Db 029
Priesnitz, K. Ba 036
Příbyl, J. Bb 032
Puch-Ramirez, C. Bb 005

Quinlan, J. Ca 016
Quitt, E. Cc 004

Radzievski, V. A. Bb 020
Rajman, L. Bb 034 Bb 033
Racovita, G. Db 030
Rakviashvili, K. S. Ba 037
Řehák, J. Aa 011
Reuter, F. Aa 015 Ba 038
Roda, Š. Bb 034 Bb 033
Roques, H. Cb 010
Russell, W. H. Ba 029 Ca 025 Ca 024
Ryšavý, P. Bb 003 Fa 008 Fe 017
Ržehak, V. Fc 028

Salvayre, H. Ba 033 Ca 007
Sárváry, I. Bb 035
Sasvári, T. Fe 016
Saumande, P. Fb 005
Sauro, U. Ba 039
Savchin, M. Bb 020 Bb 036
Schaefer, H. Db 031
Scheller, R. Fd 016
Schnell, P. Fc 029
Sencu, V. Ba 040 Fd 017
Shovkoplyaz, I. G. Ea 008
Shutov, J. I. Ca 028
Siebert, K. Fc 030
Šipka, E. Fc 032
Skalski, A. W. Db 033
Sket, B. Db 020 Db 034 Db 035
Sklenář, K. Ea 009
Skutil, J. Eb 007
Slačík, J. Bb 037
Slagmolen, A. Fe 018 Fe 019 Fe 020
Smart, P. L. Cb 011
Smith, D. J. Ca 002
Sorli-Moreno, F. Fe 012
Spasov, N. K. Aa 014
Šprincová, S. Fc 033
Stajić, S. Fc 031
Sternisko, H. Ba 034 Ba 044
Štelcl, O. Ba 042 Bb 032
Štěrba, O. Db 036
Stupishin, A. B. Ba 041
Sulimski, A. Ab 012 Ab 013
Sweeting, M. M. Aa 016

Tabidze, D. D. Ca 012
Takács-Kacsó, E. Fb 004
Tell, L. Ba 043

Teodoreanu, E. Cc 002
Thibaud, J. M. Db 019
Thompson, P. Bb 018
Tintilozov, Z. K. Bb 038
Timčák, C. Fe 021
Tímová, S. Fb 006
Toepfer, V. Ea 010
Tratman, E. K. Dc 005 Ca 029
Trudgill, S. T. Ba 044

Uéno, S. I. Db 032
Uríbarri, J. L. A. Eb 008
Uríbarri, D. P. Eb 008

Vávra, J. Fc 034
Vedenin, J. A. Fe 035
Veres, A. Fb 004
Vetter, F. Fc 036
Viehmann, J. Bb 039 Cc 005 Fe 022
Vincenc, Š. Ab 028
Vismara, P. Fd 013
Vladimirov, L. Ca 030
Vlček, V. Bb 032
Völker, R. Bb 040
Vytrás, K. Aa 017 Fe 010
Vytrásová, J. Aa 017

Wadewitz, S. Ba 034 Ba 045
Warszynska, J. Fc 037
Warwick, G. T. Ba 046 Bb 041
Watson, P. J. Eb 009
Watson, R. A. Ba 047
Werner, E. Ba 048 Eb 042
White, W. B. Ca 016 Ca 017
Wigley, T. M. Bb 043
Winkelhöfer, R. Bb 044
Wójcik, Z. Ba 049 Fa 009
Wolfe, R. L. Fc 038
Wolfe, T. E. Ab 029
Wysoczanski-Minkowicz, T. Ab 013

Zaňko, M. Ca 031
Zibret, Ž. Ca 027
Zengina, S. M. Aa 018
Zverev, U. P. Ca 032 Cb 012
Zvereva, V. A. Ca 027

Jako účelový náklad pro
Organizační výbor 6. Mezinárodního speleologického kongresu
v Olomouci vydala
ACADEMIA, nakladatelství Československé akademie věd
Praha 1977

Obálku navrhl Josef Týfa
Redaktorka publikace dr. Marcela Cilková
Vytiskl Disk Říčany, provozovna Davle

PROCEEDINGS OF THE 6TH INTERNATIONAL CONGRESS OF SPELEOLOGY Olo m o u c

ACTES DU 6^e CONGRÈS INTERNATIONAL DE SPÉLÉOLOGIE ČSSR