International Journal of Speleology

Editor-in-Chief: R. Husson, Dijon
Book and News Editor: Brother G. Nicholas, Philadelphia

Advisory Board:

V. Aellen, Genève
J. de Almeida Fernandes, Lisboa
K. Anagnostides, Thessaloniki
E. Balcells, Barcelona
Th. C. Barr, Lexington, Ky.
J. A. Birstein †, Moskva
L. Blaha, Trnava
J. Buresch, Sofia
A. Burger, Neuchâtel
V. Caumartin, Dijon
A. Cavaillé, Montauban
B. J. Cholnoky, Grahamstown
G. Claus, Brookville, N.Y.
E. Dudich †, Budapest
T. Farkas, Barbespan
I. Friedman, Tallahassee, Fla.
F. Habe, Postojna
P. J. Halicki, Tallahassee, Fla.
H. Kessler, Budapest
R. W. Mitchell Lubbock, Texas
G. W. Moore, La Jolla, Calif.
C. Motas, Bucuresti
C. N. Nath, Maundsaur
P. Palik, Budapest
Th. L. Poulson, Chicago, Ill.
E. Pretner, Postojna
S. Ruffo, Verona
H. J. Stammer †, Erlangen
H. Strouhal †, Wien
G. Thinës, Pellenberg
S. I. Ueno, Kyoto
G. T. Warwick, Birmingham

PUBLISHED BY
SWETS & ZEITLINGER B.V. - AMSTERDAM
INTERNATIONAL JOURNAL OF SPELEOLOGY

is issued in volumes of 4 numbers not more than one volume being published annually.

All correspondence regarding subscriptions should be sent to the publishers

SWETS & ZEITLINGER B.V.
Publishing Department
347B, Heereweg
LISSE, The Netherlands

Manuscripts, illustrations and all communications relative to them should be addressed to the Editor-in-Chief, Professor Dr. R. Husson, Biologie Animale et Générale, Faculte des Sciences, Université de Dijon, 6 Boulevard Gabriel, 21 Dijon, France. All matter relating to the section on Abstracts and News should be sent to: Brother G. Nicholas, F. S. C., Department of Biology, La Salle College, Philadelphia, Pa. 19141, USA. For instructions to authors with regard to the manuscript see below and inside of back cover.

Printed in The Netherlands by Offsetdrukkerij Kanters B.V., Alblasserdam

© Copyright 1976 by Swets & Zeitlinger B.V., Amsterdam

NOTICE TO CONTRIBUTORS

1 Two copies of the complete text of each article should be submitted. Submission of a paper will be taken to imply that it is unpublished and is not being considered for publication elsewhere. Papers published in the International Journal of Speleology may not be reprinted or published in translation without permission. Reproduction of illustrations requires similar permission.

2 Papers should be written in English, French, German, Italian or Spanish. Authors using a language not their own are urgently requested to have their manuscripts checked for linguistic correctness before submission. All papers should finish (in addition) with an English summary, giving a synopsis of the paper with sufficient detailed information concerning the methods used and the results obtained.

3 Papers should be typed in double spacing, on one side of the paper, quarto size, leaving top and left hand margin at least 2.5 cm (one inch) wide.

4 Papers should be headed by a title, the initials(s) and name(s) of author(s) and an exact description of the post held and business address of the author(s). Dates should be in the form "5 February 1959".

Continuation see inside of back cover.
The Karst of the Transvaal (South Africa)

by

J. MARTINI and I. KAVALIERIS*

INTRODUCTION

The karst of the Transvaal has long attracted attention from South African geologists because of its implications in Engineering Geology, in Hydrology and to a lesser extent in Archaeology. Compared with the classic karst areas of Europe and America, the karst of the Transvaal is very different and perhaps unique. This is due to the peculiar composition of the rock involved; a siliceous iron and manganese-rich dolomite and probably also to climatic history.

GEOLOGIC SETTING

The only important formation to be affected by a karst process in the Transvaal is the Malmani Dolomite Formation of Precambrian age (about 2200 m.y.) which covers approximately 14,000 km² or 5% of the Transvaal (Fig. 1). It consists of a sequence of well-indurated dolomite, generally stromatolitic and rich in chert layers and nodules. Limestone is very subordinate and is present only in certain areas mostly at the top of the Formation. The dolomite is characterized by a high content in Mn & Fe which confers a dark-grey colour to the outcrops. Its thickness varies from 200m to 1800m, but is generally of the order of 1500m.

Structurally the Malmani Dolomite Formation is part of the Bushveld basin and the Potchefstroom syncline and generally exhibits low to moderate dips. Strong folding and faulting are uncommon. Thousands of dykes of various sizes and ages intrude it everywhere.

CLIMATE AND VEGETATION

Over the karst area, the climate varies from warm temperate on the Highveld (Southern Transvaal) to sub-tropical in the Bushveld and in the Eastern Transvaal, with rainy summers and dry winters. Rainfall varies from more than 2000mm in the Eastern Transvaal, near Graskop, to about 500mm in the far Western Transvaal. Nevertheless in most of the dolomitic area rainfall is between 600mm and 1000mm (Weather Bureau, 1952). The vegetation cover is mostly of savannah park-land type. Some thick natural forests occur in very restricted areas in the Eastern Transvaal.

KARST PERIODS

The Dolomite has undergone at least four periods of karstification during its 2200 million year old history. These correspond stratigraphically to major recorded breaks in deposition, such as at present (Tertiary to Recent) when the Dolomite is exposed to prolonged weathering. The four periods are:

1. Pre-Pretoria Group Karst Period
2. Pre-Waterberg Karst Period
3. Pre-Karoo Karst Period
4. Tertiary to Recent Karst Period

Although erosion during successive periods has progressively led to the removal of the earliest traces of karst over the greater part of the Dolomite sequence, there is evidence of a fossil karst, perhaps the oldest in the world, preserved in the Transvaal.
1. Pre-Pretoria Group Period

The Pretoria Group which was deposited before the intrusion of the Bushveld Complex (1950 m.y.) overlies the Dolomite disconformably (Button, 1973). Evidence for an intensive and prolonged period of karstification before the deposition of the Pretoria Group is widely represented by the "Giant Chert", a chert breccia with a dark siliceous matrix, representing dissolution residuals. This formation developed on the top of the carbonate sequence is variable in thickness as well as lithologically.

Karst features still preserved that developed during this period include paleosinkholes filled with siliceous residuals, filled cave passages, collapsed chambers and breccia bodies sometimes mineralized with fluor spar, lead and zinc (Martini, 1975). These features are particularly well developed south of Zeerust in the Western Transvaal. The residual material is rich in carbon, probably due to a karst development in an atmosphere poorer in oxygen than at present.

2. Pre-Waterberg Period

Sandstone of the Waterberg Group (about 1900 to 1500 m.y.) disconformably overlies the Malmani Dolomite in several places in the Transvaal. Dissolution cavities in dolomite filled with red sandstone, have been observed close to Lobatsi in Botswana, near the Transvaal border (personal communication from Mr. P. T. Wilson, Geological Survey).

3. Pre-Karoo Period

Prior to the deposition of the Dwyka tillite (Upper Carboniferous-Lower Permian), the Dolomite was subjected to erosion for a very long period, perhaps of the order of 1000 m.y. Paleosinkholes filled with chert breccia, kaolinitic clay, and carbonaceous sediments have been observed in many places, but mainly to the south of Pretoria and on the Far West Rand. The "bleached" character of varve-like iron-poor sediments filling pre-Karoo caves suggests a karst development under a cold climate, as may be expected from the associated glacial deposits.

Thick layers of coal (several tens of meters) occur in Karoo pockets resting on the Malmani Dolomite of the Far West Rand. They thin and peter out laterally very rapidly and testify to organic sedimentation contemporaneous with the karst subsidence (personal communication of W.M. Manaczynski, Geological Survey). It is likely that these depressions developed in a very mature stage, on a surface close to sea level.

Presumably this pre-Karoo Period may be subdivided into a pre-Dwyka tillite period, which was interrupted by the development of the ice-shield, and a post-Dwyka tillite period probably short in time, which was terminated by the onset of Ecca sedimentation.

4. Tertiary to Recent Period

Epeirogenesis commencing probably during Late Mesozoic elevated much of South Africa and led to periods of erosion, followed by further uplift, to expose the underlying rocks, including the Malmani Dolomite. King (1962) proposed five major erosion surfaces related to episodic uplift. The oldest is the Gondwana (pre-Cretaceous or Jurassic), now largely confined to the Lesotho Highlands, and the youngest is the Quaternary, developed in the Low Veld. Of the other surfaces, the African is the most extensive and most evenly planed (King, 1962).

By early Tertiary time it is conjectured that sufficient Karoo had been removed to allow the evolution of a karst landscape over large parts of the Transvaal. This is the "present day" period and the only one that will be considered here in detail.

MORPHOLOGICAL TYPES

Four types of morphology can be distinguished on the Dolomite (Fig. 1 and 2).

1. Plateau Type

Between Kruisersdorp and the Botswana border the karst area forms a flat plateau marking approximately the watershed between the Orange and Limpopo basins, with an average elevation...
of about 1500m. The Dolomite is frequently concealed under a thick blanket of residual material. This surface corresponds to the “African erosion surface” of King (Marker and Moon, 1969), with a possible age suggested by these authors of Late Cretaceous to mid-Cainozoic. It is interesting to note that this dolomite plateau also approximately coincides with the pre-Karoo surface, as isolated patches of Karoo rocks are scattered widely on the Dolomite from Pretoria to Lichtenburg. Consequently it is likely that this plateau was resurrected after removal of Karoo rocks by the African cycle. This is the only area in the Transvaal where a large-scale karst morphology is developed. This morphology is easily detectable on the 1:50,000 topographical map.

Fig. 2. Morphologic types: I. Mature type (virtually not present today), II. Plateau type, III. Escarpment type, IV. Bushveld type.

Only a few surface streams occur. Dissolution sinkholes and larger depressions of polje type are present. The latter are relatively well developed in the Western Transvaal near Ottoshoop, where they consist of large depressions 10 to 30m lower than the plateau with flat, now cultivated, floors containing a fill of clay, sand, and sometimes calcrite and peat (Fig 3 and 4). These small plains are limited and surrounded by runiform and dislocated low bluffs of dolomite. The streams observed in the poljes may be generated by springs located in the depressions or by shallow valleys entering them. Swallow-holes seem to be represented by shallow depressions at the edges of the poljes (Fig. 4). These absorption points are choked by alluvials and they very seldom lead to water caves as is the case in the classic poljes of Yugoslavia. Only a few dry caves are located in the dolomite bluffs, not far above the watertable. During very rainy periods, and for a short time after, the poljes may be flooded by the rising of the watertable. The natural hydrology of the poljes has
been altered by human activity as the water is everywhere tapped at the springs and diverted into irrigation furrows.

In the Ottoshoop area (Fig. 3) some plains possess all the karst characteristics described above, with the exception that they do not form closed depressions in the topographical sense required for genuine poljes. In such cases the term “semi-polje” is more suitable.

To the south of Koster, some small streams flowing on impervious beds of the Pretoria Group disappear in swamps when they enter the dolomite area. However, their dry beds can be followed into the dolomite area for several kilometers.

This large karst area is rather poor in accessible caves because, as a general rule, the water-table is shallow and most of the systems are water-logged.

From its flat character it may seem that this karst plateau has reached an advanced stage of evolution, but the study of its past development indicates that this is not really the case. On the dolomite from Krugersdorp to Zeerust are sinuous ridge-like deposits of diamondiferous river gravels representing the remains of Tertiary (Du Toit, 1951; Cooks, 1968) paleo-river courses which now have often undergone reversal of topographic expression. These gravels were deposited on a mature surface after removal of most of the Karoo and before the present-day karst morphology developed. The present-day morphology has developed probably from the end of the Tertiary with disruption of the former N-S paleo-river system by incision and capture by the now dominant Limpopo river system.

Mayer (1973) postulates that the disruption of the former drainage pattern and lowering of the water-table in the dolomite of the Lichtenburg area was due to uplift during Late Tertiary to Early Pleistocene time.

2. Escarpment Type

When a new erosion cycle commencing from the Indian Ocean coast penetrates into the Plateau type, a rugged topography is developed with a dendritic network of valleys — the Escarpment type. It is especially characteristic in the Eastern Transvaal and between Pretoria and Krugersdorp.

This morphology does not differ markedly from that developed under similar conditions in non-dolomitic terrains; in the Pretoria shales for instance. Karst morphology is not developed on a large scale, only lapsies and occasionally collapse sinkholes can be observed. Caves, however, are abundant and often may belong to the system developed during the Plateau stage, now drained and intersected by the deepened valleys. Nevertheless, numerous other caves, sometimes still active, are situated deep in the valleys, at lower altitudes than the cave level associated with the eroded plateau. This indicates that caves are developing in the Escarpment Type topography without related erosion levels, or surface karst morphology (see section on erosion surface).

A general character of the Dolomite seems to be that a karst topography can really develop only on a fairly flat surface. If the area is rugged with steeper gradients, physical erosion controls the surface morphology. This is possibly due to the slow rate of dissolution of the dolomite, to the thunderstorm character of a great part of the rainfall and to the large number of fissures and joints that are choked and thus impede the rapid seepage necessary to prevent surface flow. In this way the Transvaal Karst contrasts strongly with other areas in the world characterized by more regular rainfalls and snow thawing on pure limestone, for instance in the Alps, where a karst morphology can develop even on steep slopes.

3. Bushveld Type

Between Thabazimbi and the Botswana border the Malmani Dolomite occupies relatively low altitude areas with very smoothed reliefs except isolated sugar-loaf hills (inselbergs). However, in the same area such hills are also developed on insoluble rocks like the Bushveld gabbro and are not typical of the Dolomite. Here again no major karst topography is developed. A few caves are known, some still active, but in general they are not common.

A further evolution of this morphology should lead to a mature karst-stage landform; but in fact erosion cycles are succeeding so rapidly that the relief observed now will be rejuvenated before the completion of the cycles. In this connection it may be noted that in the Eastern Transvaal the knickpoints of several cycles are relatively close together (Marker 1972), with the result that between two cycles even the Bushveld Type is not reached.
Fig. 3. Karst features in the Ottoshoop area.
4. Vaal River Type

In the southern Transvaal, mainly in the Vaal river basin, the Plateau Type has been weakly incised by large valleys. As the relief is not prominent it is sometime difficult to establish a boundary with the Plateau Type; but, as a general rule, the karst morphology is not so well developed. Nevertheless disappearance of streams, and swampy plains having some character in common with the poljes of the Plateau Type are known along the valley of the Mooirivierloop, in the Far West Rand. Caves are common and include some of the largest systems.

HYDROLOGY

Most of the Dolomite ground-water is due to direct infiltration from rainfall. Nearly all the karst springs having a discharge of more than 0.05 m$^3$/sec are located in the Dolomite areas of the South-Western Transvaal. Their main characteristic is that the discharge rate is very strongly buffered. Fluctuations of the discharge are not large and the time lag between a rainy season and the peak in the yield varies from 6 months to 2 years (Enslin, 1968). This is due partly to the thick cover of residual usually blanketing the Dolomite areas, through which the seepage is slow, to the large storage, as well as to the fact that numerous cavities under the watertable are filled with residuals.

Another characteristic is the weakness of the discharges compared to the size of the catchment areas. For instance the largest spring in the Transvaal, the “Oog van Schoonspruit” has an average discharge of 0.8 m$^3$/sec. for a catchment area of not less than 1000 km; this is quite low if compared with the classic karst areas of Europe. The reason is the very high evapotranspiration combined with the relatively low rainfall. For instance in the Far West Rand, the infiltration has been calculated to be only 5% to 15% of the rainfall (Enslin and Kriel, 1967).

The Dolomite is almost everywhere criss-crossed by numerous diabase and syenite dykes. They are more or less impervious according to their weathering state and to their thickness, and they subdivide the Dolomite in numerous “compartments” isolated hydrologically from each other. This subdivision in compartments is a peculiar feature of the Transvaal karst. Some of the dykes act as ground-water barriers and many springs have their position controlled
by them. This is typical in the Far West Rand and in the Ottoshoop area (Fig. 3). The other impervious rocks damming ground-water and controlling the position of the springs are the Black Reef Formation which underlies the Dolomite and the overlying Pretoria Group, some thick chert layers in the Dolomite (Fig. 3), and to a lesser extent thick quartz veins. In only a few cases are karst springs located where the water-table intersects the thalweg without lithologic reasons. The important springs do not lead to caves, as is commonly the case in other karst areas of the world.

The karst porosity has been measured accurately in the Far West Rand where several compartments have been de-watered by pumping by gold mines. It has been shown that it is a maximum near the water-table (10%) and decreases rapidly to about 1% 100m below (Enslin and Kriel, 1967). It is, however, difficult to know what is the real percentage of open cavities because many karst channels are in fact choked by a residual which is itself fairly porous.

CAVES

Caves are present everywhere, but are especially concentrated from Pretoria to the Far West Rand and in the Eastern Transvaal. Several types may be distinguished:

a. Fissure-caves. Provided they extend sufficiently, the caves develop as complicated mazes strongly controlled by jointing. It is probably the most common type in the Transvaal and the largest known cave-system in the country, Apocalypse pothole (extension 10.8km), belongs to this type (Fig. 5). Most of these caves, but not all, have a phreatic origin.

Fig. 5. Apocalypse pothole (after SASA Survey).
It was observed in numerous caves that if the dolomite is intensely interbedded with chert layers, the carbonate component may be dissolved on both sides of the original joint without development of a cave passage; the chert and the very porous "wad" (see section on dissolution of dolomite) may remain undisturbed and therefore occupy the same volume as the unaltered dolomite. Transvaal caves as a general rule are peculiar in respect to the extreme decomposition found intact; walls and ceilings being heavily layered by dissolution products, giving on appearance of very doubtful stability. Very frequently it is observed that irregular cavities can develop by collapse and compaction of this residual (Fig 6).

Fig. 6. Development of a cave in a very impure dolomite (idealized example from Chaos cave): Dissolution under the water-table does not lead to cavity development but when the water-table is withdrawn, passages are formed by compaction of the residual.

b. Simple pattern caves. Medium to large caves formed by only a few passages are not as common as the fissure caves. The cave of Sudwala, near Nelspruit in the Eastern Transvaal, belongs to this type.

c. Collapse cave. A large number of caves owe their actual pattern to upward collapse of the roof of original passages opened by dissolution (type a. or b.). They are generally simple caves with large irregular chambers in which big boulders are piled up. One of the most typical is the Wolkberg Cave, south of Pietersburg, Northern Transvaal, which has developed as a 800m-long passage almost entirely excavated by collapse.

The large number of collapse caves seems due to their antiquity and the mechanical properties of the dolomite which is more brittle than limestone. The great density of joints promotes collapse as soon as the cavity reaches a sufficient size.

Collapse may have occurred below the water-table. This is likely the case for the "Wondergate" of the Western Transvaal, consisting now of large holes filled with water and sharing some features with the cenotes of Yucatan. However, in most cases collapse may have been triggered by withdrawal of water
Fig. 7. Bats' cave, near Ottoshoop (after SASA Survey).

Fig. 8. Development of a “ring” cave by dissolution — collapse process (idealized example of Peppercorn — Ficus caves near Potgietersrus.

during a lowering of the water-table. The upward progression of a collapse chamber stops when the cavity is choked by blocks up to the roof, but if the lower part of the boulder pile is still water-logged, dissolution of blocks may produce more space for further upward collapse. This process leads eventually to the development of enormous bodies of dislocated dolomite surrounded by more or less perfect “ring caves” (Fig. 7 and 8).
In the caves of the Transvaal, whatever their type, typical vadose features like keyhole passages are rare. Most of the channels leading to the water-table are vertical fissures filled with residual developed in situ. This general obstruction is due to the great abundance of impurities in the Dolomite. The fact that water seepage and dissolution are not impeded by the accumulation of the residual, as is often the case in other karst areas, is due to its fair permeability.

Horizontal cave entrances are common only in the Eastern Transvaal. In the Pretoria-Krugersdorp area, although deeply dissected by numerous valleys and gullies (Escarpment Type), most entrances are pit-like. The latter have formed by the collapse of the roof of chambers or by the development of a sink-hole through a residual filling (see section about recent sinkhole development). Horizontal passages intersecting the surface are generally obstructed.

It is also commonly observed that most of these entrances collect thunderstorm water from their immediate vicinity. These streams, which are active only a few hours a year, have a strong excavating effect on the residual filling which is transported and accumulates and compacts in the lower parts of the caves. This process of cleaning in the vadose zone is important because by opening choked, or half-choked passages, it makes many caves accessible to man.

The passages produced by the removal of residuals accumulated in vadose channels have a morphology similar to the phreatic passages and may sometimes display a fissure maze pattern. This fact may be misleading in regional attempts to reconstruct the position of the paleo-water table by plotting "phreatic" caves unselectively on topographical profiles.

Many caves are exceedingly dry. This is due to the present-day climate, with a high evapotranspiration, and to slow rates of vadose seepage through thick mantles of residuum. In some caves, with large entrances or several entrances, there is an exchange of cold dry air flowing in during the night with warmer moisture-laden air rising from the cave, producing strong dehydration and oxidation. The relative humidity is generally less than 100% and evaporation takes place. This environment and the presence of Mg$^2+$ is often favourable to the formation of aragonite and other rarer magnesium speleothems of dolomite, huntite, magnesite and hydromagnesite as "popcorn", fine drusy coatings and delicate needles. Aragonite is particularly common compared with other areas in the world. The strongly desiccating environment and lack of water has favoured the formation of soluble salts of chloride and nitrate, found preserved in very dry caves, and phosphates from bat guano. Although speleothems like stalactites, stalagmites, flowstone and rimpools are also frequently observed, they are generally not very extensively developed. For instance the volume of the formations observed in the vast system of the Apocalypse pothole is practically zero. In this cave, calcium carbonate is deposited in only a few dripping zones; in the other zones water is corroding the dolomite or other speleothems deposited at an earlier stage.

In most of the caves large formations are generally no longer active but are dead and more or less corroded. This re-solution effect has been attri-
buted to rising of the water-table during wet periods (Marker, 1972). In some caves this may have been the correct explanation, especially in those near the actual watertable. But in most cases this process is unrealistic because corroded massive formations are common everywhere, irrespective of their relative altitude to the present water-table. Moreover the characteristic residual coating of clay covering the formations when they are brought into a quiet phreatic environment has been practically never observed.

It is probable that the seepage water dripping now in the caves or forming a capillary film on the walls is more frequently undersaturated in calcium carbonate than in the past, explaining the corrosion of the formations. From a theoretical point of view the actual rainfall regime (dry winter-rainy summer) seems more favourable to dissolution than to deposition because, after infiltration, summer rain water can only enter a colder or equal temperature environment. In cavities having a very poor air exchange with the outside atmosphere, the temperature will be regulated by rain water, as it is known that the temperature of Dolomite water is close to the temperature of summer rains and is 3-4°C more than the yearly average for air (15 to 18°C). However, for descending caves with large entrances, as are very frequent in the Transvaal, dripping water will enter a decidedly lower temperature environment. Therefore, calcium carbonate can be deposited only if the cooling effect is compensated by CO$_2$ release and by evaporation.

On the other hand it is known that a climate with the rainy season in winter, offers good conditions for speleothem deposition. In the Transvaal it is possible that during Quaternary colder periods, the climatic belts shifted towards the north and that winter rains have (v. Zinderen-Bakker, 1976) been more abundant than now, inducing better conditions for speleothem development.

**THE DISSOLUTION PROCESS OF THE DOLOMITE**

The dissolution of dolomite can be divided into three distinct successive stages, corresponding to three zones of "rotten" dolomite, with in general, a total thickness of about 10cm. In exceptional cases dissolution products more than 1 metre thick are observed. In situ dissolution products are almost ubiquitous and are a distinctive characteristic of Transvaal caves.

The stages correspond to compositional and textural changes the carbonate undergoes during its conversion to insoluble residual products.

**a. Incipient Stage of Dissolution**

At the first stage of dissolution the dolomite is characterized by a light brown discoloration and is mechanically weakened. Microscopically the dissolution is evident as intergranular staining of carbonate crystals by oxides of iron and manganese. Strongly stained dolomite, exhibits a very marked concentration of both Fe & Mn with a depletion of Ca and Mg at crystal boundaries. The
dissolution is therefore very strongly selective along the crystal boundaries, and unlike typical dissolution of limestone.

However electron probe analysis of fresh dolomite shows there is no primary variation in composition across crystal boundaries to enhance selective solution and that the composition of the dolomite at this scale is homogeneous. For the dolomite interfacial energy of the crystal lattice is probably quite high, inducing a higher solubility.

b. Arenaceous Stage of Dissolution

Dolomite at this further stage of dissolution is characteristically granular. It is a typically brown, or speckled white and brown, "arenaceous" material that is readily crushed or naturally eroded to a dolomite sand. Microscopically, carbonate crystals show a heavy oxide coating. X-ray examination reveals dolomite and quartz to be present, with a high background due to non-crystalline oxides of iron and manganese. No calcite or aragonite was found in a large number of arenaceous dolomite samples, collected in the deeper parts of caves where no CaCO$_3$ is precipitated, which suggests that during dissolution Ca$^{2+}$ and Mg$^{2+}$ ions enter solution at comparable rates, that is, solution is congruent. This conclusion is further supported by a quantative analysis for Ca and Mg of fresh and weathered dolomite, revealing that the Ca/Mg ratio remains unchanged during dissolution.

![Fig. 9. Dissolution of dolomite; The incipient stage, microphotograph showing oxide coating of the dolomite crystals.](image-url)
As the carbonate is progressively removed, secondary porosity increases and insoluble oxides of Si, Fe, Mn accumulate pseudomorphing the original crystalline fabric.

Dolomite showing "arenaceous" weathering is very commonly observed.

![Fig. 10a. Dissolution of dolomite: The cellular stage, microphotograph showing the sponge-like fabric of oxides pseudomorphing the original crystallinity of the dolomite. Compare with Fig. 9.](image)

### c. Cellular Stage of Dissolution

The final stages of dissolution is only preserved in suitably protected environments and can be studied only undisturbed in caves. At this stage all carbonate is removed and a cellular fabric, composed of iron and manganese oxides and hydroxides and silica, pseudomorphing the original crystalline structure remains (Fig 9 and 10). This unusual solution product has been termed "wad" by South African geologists. "Wad" develops in a cave or in the soil, not on exposed dolomite. Although dissolution occurs primarily below the water-table during cave excavation, it is probable that the action of vadose water may be partly responsible for this cellular stage. This material is very fragile, extremely compressible and has a natural density in the order of 0.4 g/cc. In the natural state 20% or more of the mass is due to water. The void space may amount to over 90% of the material.

It is probable that there is essentially little exchange or concentration of the oxides during carbonate dissolution, and hence the composition of this
Fig. 10b. Dissolution of dolomite. The cellular stage, electron microphotograph showing the amorphous cellular structure of the solution residual. Microcrystalline quartz and rounded "beads", probably amorphous oxides adhere to the walls.

dissolution residual, if not unduly modified by secondary processes, reflects the original Fe, Mn, SiO₂ content of the parent rock.

Nevertheless in some caves iron and manganese oxides have been obviously leached out and redeposited elsewhere. For instance mobility of manganese is especially obvious in the cave of West Driefontein where manganese speleothems as stalactite, stalagmite and flow coating are frequent. These formation are soft gel-like and composed of non-crystalline black oxides.
CHEMISTRY OF DOLOMITE GROUND-WATER

An interesting aspect of the Dolomite ground-water is its chemistry. It is known (Bond, 1946) that the Ca/Mg ratio is higher in the Dolomite than in the ground-water.

According to these data it has been calculated that for the Fountains Spring, near Pretoria, the yearly deficit in calcium carbonate is close to 200 tons, for an average discharge of 0.27 m$^3$/sec and a total removal of 1570 tons of soluble matter (Martini, 1973). As it has been stated previously that the dissolution of the Dolomite is congruent, this deficit represents the amount of calcium carbonate deposited as cave formations.

DATING, CAVE LOCATION AND EROSION SURFACES

As a general rule, dating of a cave development is difficult. Suitable Cainozoic fossils, and datable sedimentary or volcanic deposits are virtually absent in the Transvaal. Nevertheless there are several sites of palaeontological significance (notably Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai and Makapansgat) that contain Australopithecine and associated mammal fauna. These fossils are found in a breccia filling introduced from the surface into caves already dry for a certain time (Brain, 1958) and consequently indicate a minimum age for the cave development. It is inferred by comparison with the well-dated East African sites like Olduvai, that the oldest Australopithecine fauna (Sterkfontein and Makapan) are at least 1.75 m.y. old, although they may be even older, possibly between 2.0 and 2.5 m.y. Therefore compared to many karst areas in the world the Transvaal Karst is old, and the period of active development was probably during the Pliocene.

Various workers (King, 1963; Marker and Moon, 1969; Marker, 1972 and Partridge, 1973) have attempted to relate cave altitude with the level of coeval erosion surface remnants of the South African landscape, and thus determine at least the relative age of these systems.

Partridge (1973) has calculated from rates of erosion, related to cyclic uplift the data of cave opening at Makapansgat to be 3.67 m.y., Sterkfontein 3.26 m.y. and Swartkrans as 2.57 m.y. It is extremely doubtful however that the draining of a phreatic system, its opening by erosion and subsequent filling by terrestrial deposits can be dated with any accuracy by considering the time of arrival of an erosion cycle from the Indian Ocean coast, a distance varying from 300 to 1000 km according to the stream considered. Moreover draining of a phreatic cave does not necessarily occur when its level is intersected by adjacent valley incision, but when the particular water barrier is incised: for example the "eye" of Turffontein in the Far West Rand, due to a dyke, controls the water-table for more than 25 km away.

In the Eastern Transvaal, Marker and Moon (1969) and Marker (1972) have produced a diagram showing simple relations between cave location and erosion levels nearly horizontal over very large areas. The validity of a
great part of the data is questionable; many caves are too small to be diagnostic, others are vadose or due to upward collapse from a phreatic level situated at a lower but unknown altitude. The cave of the Wolkberg is indicated as a 3-level cave, whereas it is in fact a one-level cave strongly modified by collapse. Moreover the altitude of certain caves (e.g. Ceylon) is not correct. Therefore if only reliable data are considered, the correlation of caves with erosion surfaces is not obvious in this part of the Transvaal.

The recent exploration and survey by S.A.S.A.* of extensive cave systems in the Far West Rand has made possible the accurate location of several contemporaneous palaeo water-tables (publication in preparation). This study shows with clarity that the water-tables were not controlled by nearly flat peneplains but by dykes intersecting a thalweg with gradients comparable to present (about 3m/km).

However, it is probable that in the past the water-table was controlled by several factors among which erosion cycles, not necessarily evolved to peneplains, may be included. But this factor can be determined only by studies more detailed than those generally attempted up to now.

RECENT SINKHOLE DEVELOPMENT

As already mentioned large portions of the Karst area, particularly the Plateau type surface, are characterized by the development of a thick blanket of residual solution debris. The stability of the mantle has been adversely affected by mans' utilization of the environment.

De-watering of dolomitic compartments in the Far West Rand by the gold mines has resulted in the development of numerous large-scale collapse sinkholes and extensive ground subsidence. In December 1962, 29 lives were lost when a crusher plant at the West Driefontein Gold Mine disappeared without warning into a sinkhole 30 metres deep and 55 metres in diameter. In the same area a family of 5 lost their lives when their house collapsed into a sinkhole of similar dimensions. Three other homes fell into the same hole, but the residents escaped uninjured (Foose, 1968). In highly urbanized areas immediately south of Pretoria similar problems of stability have occurred; not, however, due to the withdrawal of ground-water, but due to other man-induced factors, such as concentration of surface water from sealed surfaces, or inadequate storm-water drainage or burst pipes.

The residual mantle

Due to a complex history of weathering (as indicated by multiple Karst periods) the present-day residual mantle is derived from: (1) recent dolomitic dissolution; (2) the weathering of older pre-existing and incorporated Karst

* South African Spelaeological Association.
regoliths and, (3) from rock formations (sedimentary and igneous) younger than the Dolomite. Shales of Karoo or Pretoria Group age are frequently found, with siliceous residuals from ancient paleokarst. Decomposed igneous rocks of a wide range of ages occur as dykes or sills. Further the incorporation of Quaternary sediments (of both fluvial and aeolian genesis) and the development of very thick mantles since late Tertiary time has resulted in the development of a highly variable and complex overburden.

This inordinately thick residual blanket is best observed on the Plateau and Vaal River Type morphologic surfaces, particularly in the Far West Rand. More rugged karst morphologies, such as the Escarpment type are characterized by partially denuded landforms.

Sinkholes and Subsidence

Sinkholes and subsidence structures are syngenetic with the accumulation and development of the insoluble residual blanket and have occurred naturally, but infrequently throughout the Recent period.

Two types of sinkhole are recognized (Jennings et al., 1965): (1) compaction sinkhole and, (2) collapse sinkhole.

The compaction sinkhole is a gradual subsidence forming an enclosed depression in the ground surface and is referred to by Jennings as a "caving subsidence". A collapse sinkhole forms by a sudden collapse and is usually deep with vertical sides. Both kinds of sinkhole have become a frequent phenomenon in the Far West Rand due to dewatering by the gold mines.

The withdrawal of interstitial fluids in a relatively open chert rubble fabric, produces considerable consolidation and settlement of the residual cover. Where the karst subsurface is relatively even, large areas have subsided without damage to buildings, apart from those at the margins of such features. Upon a highly variable karst topography or cavernous bedrock, differential subsidence of the overlying debris has led to catastrophic failure at the surface, usually with the formation of conical or shaft-like collapse structures within thick sequences of residuum. The catastrophic sinkholes form by the collapse of a pre-existing or induced cavity within the residuum, or a void open to the introduction of residuum, within the bedrock. The propagation of such a cavity to the surface occurs by a combination of a number of processes. Important are "roofing" processes within the residuum due to changes of moisture content, seepage and piping mechanisms. These changes may be natural, for example seasonal variations in moisture, or produced by the external influence of man. (Jennings et al., 1965) by "spalling" of rubble (Foose, 1968) or "ravelling" (Sowers, 1975) and lead to the formation of collapse sinkholes.

In urban areas a large number of sinkholes can be generally ascribed to "piping" failure. Dry winters and in contrast frequent thunderstorms in summer, producing very large concentrations of runoff are an important factor.

The process of "piping" is particularly effective in a poorly consolidated,
heterogeneous debris composed of chert rubble and soil, or against bedrock subsurfaces where the flow of infiltrating water is concentrated and the erosive efficiency is therefore far greater. In chert rubble the open fabric provides the necessary permeability. Percolating water transports the clay and silt-sized fraction (the matrix) internally, leading to progressive compaction or collapse of unsupported material. The descent of materials into fissures or cavities in a dolomite bedrock leads to the formation of voids within the residual mantle that with time are enlarged and migrate upwards. The surface materials become weakened with saturation and collapse forming a characteristic sinkhole.

Sinkholes form generally in thick sequences of residuum or where the thickness is highly variable. Some recent sinkholes are, however, found among outcropping dolomite usually the result of fissures or small caverns near the surface being exhumed by stormwater. These features are usually small.

![Diagram](image)

Fig. 11. The development of sinkholes when the residual zone reaches the water-table.

Paleosinkholes filled with Quaternary sediments have been detected by geophysical surveys and drilling in the Far West Rand (Kleywegt and Enslin, 1973). In some cases such features have been reactivated by dewatering.

A very small percentage of recent sinkholes are found to lead to caves, since generally they occur almost entirely within the residual zone. Secondly any underlying cavity that may have existed within the bedrock has now been entirely choked by the collapsed debris.

It is apparent that with a very extensive development of residuum the level at which earlier cave systems developed has been exposed to mechanical breakdown (i.e. collapse) and is being incorporated into the developing mantle of rubble. The present-day water-table is also often within the residuum and
above coherent bedrock, with the result the stability of the mantle is adversely affected by de-watering. In these areas chemical solution has progressed more rapidly than the lowering of the land surface by physical erosion.

An important consequence of this observation is that at this stage of karst evolution conditions become particularly favourable for the development of sinkholes. This model of sinkhole formation is illustrated in Fig. 11.

South African Spelaeological Association and Geological Survey

SUMMARY

The Transvaal Karst is a world important example of a Karst developed on a very old dolomite. Its unique character is due to the composition of the rock and history of development. The dissolution of the dolomite is interesting and has an important effect on the character of the caves developed. The caves preserved in this area include the longest known in South Africa and are perhaps among the largest dolomite systems known in the world. They are very old and in some cases contain important palaeontological deposits (Australopithecine fauna). The caves to various degrees are in a state of de-generation, having been exposed for a very long period above the water-table. For the greater part of the Karst area, aggressive vadose waters, and long exposure has resulted in the accumulation of a thick covering of residual material. The plateau-like geomorphology and low rainfalls has prevented physical erosion and significant removal of this debris from the land surface.

The caves themselves are often characterized by collapse and in general lack of formations. Massive calcite formation in the caves is usually partly or nearly completely redissolved and are relics of past colder climatic periods with winter rains. Formations active now are small, usually delicate and often due directly to evaporation.

The heavy mantle of residual debris preserved under some of the more ancient of South African landsurface relics (the African Surface) poses a serious economic problem of stability, with mans' utilization of the environment. A greater understanding of the Karst, its evolution and properties is thus of considerable practical importance.

RÉSUMÉ

Le karst du Transvaal se développe dans une dolomie précambrienne riche en silice, fer et en manganèse. Cette composition particulière est en grand partie responsable du caractère inhabituel que présente ce karst: grand développement de résidus poreux, lenteur de l'écoulement des eaux souterraines et apparition de dolines par suite de l'activité humaine. La morphologie karstique est peu apparente en surface, sauf sur les plateaux. Par contre, les grottes sont nombreuses et montrent souvent des réseaux compliqués. Sont aussi typiques des grottes d'effondrement pouvant atteindre de grandes dimensions et dues à l'action simultanée de la subsidence et de la dissolution. Divers autres aspects du karst sont décris.

ACKNOWLEDGEMENT

The authors would like to thank the Director of the Geological Survey, Dr. J. F. Enslin and Dr. L. E. Kent for their constructive criticism and reading of the manuscript and Mr. C. Wallace for his invaluable assistance with the electron probe work. Members of the South African Spelaeological Association (Transvaal Section) with whom the authors have spent many hours of exploration, surveying and collection of samples, are gratefully acknowledged.
REFERENCES


Notes préliminaires sur la distribution spatiale de
Meta menardi, Triphosa dubitata, Triphosa sabaudiata, Nelima aurantiaca* et Culex pipiens au sein
d'un écosystème cavernicole (Grotte de la Scierie: Hte.-Savoie)

by

John D. BOURNE**

SUMMARY

A preliminary note on the spatial distribution of Meta menardi,
Triphosa dubitata, Triphosa sabaudiata, Nelima aurantiaca and
Culex pipiens within a cave ecosystem
(Grotte de la Scierie: Haute-Savoie)

Following 8 months of observations in a richly populated cave, (Grotte de la Scierie, Haute-
Savoie, France), it has been possible to outline the movements and distribution of Meta menardi
(Araneae), Nelima aurantiaca (Opiliones), Triphosa dubitata and Triphosa sabaudiata (Lepi-
doptera) and Culex pipiens (Diptera) within the cave ecosystem. Although no general rule
can be postulated it appears that the morphology of the cave walls and the climatic conditions
regulate the distribution of these 5 species within the cave ecosystem. The interactions between
the 5 species have been investigated.

INTRODUCTION

Malgré l'intérêt croissant que suscite le milieu pariétal pour les biospéologues, il n'existe à ce jour aucune étude quantitative sur les relations spatiales entre les membres de cette biocénose. Dans le cadre d'une étude à longue échéance d'écologie comparative entre deux grottes d'une même vallée, cette première note analyse la biocénose pariétale d'une des grottes. Les cinq espèces (l'araignée Meta menardi Latreille, les papillons Triphosa dubitata L. et Triphosa sabaudiata Duponchel, l'opilion Nelima aurantiaca Simon et le moustique Culex pipiens L.) sont bien représentés dans cette cavité. La

* Nom récemment changé: Amilenus aurantiacus.
** Adresse de l'auteur: route du Jura 1261 LA RIPPE (Suisse).
Grotte de la Scierie a été choisie pour cette raison et aussi parce qu'elle possède une morphologie simple.


**MATÉRIELS ET MÉTHODES**

La Grotte de la Scierie (fig. 1) se trouve sur le versant nord de la montagne de Bange à 650 mètres d'altitude et l'entrée, orientée au nord, est ombragée.

![Plan de la Grotte de la Scierie montrant les positions des stations](image-url)

Fig. 1. Plan de la Grotte de la Scierie montrant les positions des stations.
par un important surplomb. L'entrée ne reçoit jamais de soleil direct. Le milieu forestier extérieur est du type hygrophile avec des feuillus et résineux en nombre égale et un sous-bois composé de fougères, mousses et hépatiques. La composition climatologique, floristique, faunistique et géographique du milieu proche de l'entrée est sûrement décisive pour la qualité et la quantité de l'association pariétale.

<table>
<thead>
<tr>
<th>Stations</th>
<th>Hauteur max. du cadre (m)</th>
<th>Orientation</th>
<th>Lumière</th>
<th>Stations</th>
<th>Hauteur max. du cadre (m)</th>
<th>Orientation</th>
<th>Lumière</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>1g</td>
<td>2,5</td>
<td>DIRECTE</td>
<td></td>
<td>1d</td>
<td>2,0</td>
<td>DIRECTE</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>2g</td>
<td>1,5</td>
<td>DIFFUSE</td>
<td></td>
<td>2d</td>
<td>1,0</td>
<td></td>
<td>DIRECTE</td>
</tr>
<tr>
<td>3g</td>
<td>1,0</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td>3d</td>
<td>1,0</td>
<td>DIFFUSE</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>4g</td>
<td>1,0</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td>4d</td>
<td>1,0</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>5g</td>
<td>1,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td>5d</td>
<td>4,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>6g</td>
<td>2,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td>6d</td>
<td>5,0</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>7g</td>
<td>1,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td>7d</td>
<td>4,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>8g</td>
<td>4,5</td>
<td>NUL</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

Fig. 2. Morphologie des parois et facteur lumière pour les 15 stations.
A cause de l'importance numérique de la faune, une quinzaine de cadres d'un mètre carré furent posés selon la figure 1. Chacun des cadres était composé de quatre petits cadres de 0,25 m². Lors de chaque visite (au moins une fois par mois), les positions des cinq espèces à l'intérieur des cadres furent notées de même que la température et l'humidité au milieu du cadre. Pour s'assurer que la représentation de la biomasse délimitée par un cadre était plus ou moins typique pour sa position au sein de l'écosystème, une estimation de la faune environnante était faite à chaque visite. Ceci s'est révélé juste dans tous les cas sauf pour la station 6 g (voir résultats). L'orientation des deux espèces de papillons vis-à-vis de l'entrée de la grotte fut également relevée.

La description morphologique de chaque biotope délimité par les cadres est résumée dans la figure 2 de même que l'influence de la lumière et la hauteur du côté supérieur du cadre par rapport au sol de l'entrée (0 mètre).

En plus des comptages des papillons dans les cadres, 98 positions hors des cadres furent notées afin d'obtenir une analyse plus juste de l'orientation de ces insectes.

Les affinités entre chaque espèce furent calculées par l'emploi de la formule simple de Sorensen:

\[ q = \frac{2c}{a+b} \times 100 \]

où \( a \) est égal au nombre de relevés renfermant l'espèce A, \( b \) au nombre de relevés renfermant l'espèce B et \( c \) au nombre de relevés qui contiennent simultanément les deux espèces.

**CLIMATOLOGIE**

La figure 3 résume les variations de température et d'humidité pendant les 8 mois qu'a duré l'étude (oct. 1974 à mai 1975) et n'a qu'une valeur comparative. Des données plus précises seront publiées plus tard dans le cadre d'une comparaison de cette cavité avec la Grotte de Bange. Les températures pour les stations 4g et 4d qui ont été prises avec un thermomètre maximum/minimum et comparées avec les relevés mensuels directs ne montraient que les différences minimales. Cependant il est à noter que les variations à l'extérieur pourraient être plus marquées. La hauteur d'une station par rapport à l'entrée (fig. 2) révèle les raisons pour lesquelles les stations 5d, 6d, 7d et 8g sont en général plus chaudes.

Les mouvements d'air dans cette cavité ne sont pas évidents mais les mouvements de convection créés par les différences de température (entre le plafond et le sol et entre le fond et l'extérieur) sont à noter. Une forte condensation est évidente entre les stations 5 et 8 à partir de 5 mètres du sol: pendant le printemps les gouttes d'eau tombent du plafond.
Fig. 3. Résumé des conditions climatologiques entre octobre 1974 et mai 1975.
RÉSULTATS

a. Distribution horizontale globale des 5 espèces
Les figures 4a et 4b nous montrent l'évolution de la faune pour chaque station selon les relevés; on remarque tout de suite une concentration de

Fig. 4. a — Evolution mensuelle de la faune totale à l'intérieur des cadres, côte gauche,
b — Idem pour le côté droit.
la faune vers les stations 4g et 4d. On voit également un certain mouvement vers le fond de la grotte pendant l'automne et l'hiver avec un mouvement contraire au printemps. À cause, peut-être, des mauvaises conditions météorologiques pendant les mois de mars et d’avril, un blocage du mouvement vers l'extérieur est à noter. La station 6g est visiblement exceptionnelle et la non-habitation de cette parois se révèle intéressante.

b. Distribution de chaque espèce pendant les 8 mois selon les stations ayant une densité maximum

En prenant des stations de densité maximum (confirmé par les estimations hors des cadres) on peut voir plus clairement les mouvements saisonniers de chaque espèce dans l'écosystème. La figure 5 nous montre que les populations de chaque espèce se déplacent pendant leur séjour sous-terre mais de façon différente. Les moyennes pour les facteurs climatologiques montrent que les opiliones *N. aurantiaca* cherchent des régions plus chaudes et plus humides que les autres espèces. Les deux espèces de papillons restent toujours groupées vers les stations 4, mais *T. dubitata* se déplace individuellement jusqu'à la station 8g pendant l'hiver. Les araignées *M. menardi* ne pénètrent pas très loin dans la grotte, préférant des températures plus basses et évitant la condensation; elles ne dépassent jamais les stations 4. La visite du 1.5.75 et le relevé du 8.5.75 nous montrent l'absence totale des papillons dans la grotte. Enfin, aucun opilione vivant n'a été trouvé le 31.5.75 par contre plusieurs cadavres moisis. Lors de cette visite on pouvait remarquer l'entrée en masse de plusieurs espèces de Diptères et des Trichoptères.

c. Distribution verticale de chaque espèce

Les cadres de 0,25 m$^2$ nous permettent de préciser les microbiotopes préférés de chaque espèce. Un comptage de tous les relevés indépendamment des saisons et selon la morphologie des parois est résumé dans la figure 6. Ce facteur n’a pas été le sujet d’étude précédemment et se révèle fort intéressant pour la Grotte de la Scierie.

d. Les affinités entre les 5 espèces selon les cadres de 1 m$^2$

(moyennes: 7 mois)

Les calculs des affinités pour 174 relevés de 1 m$^2$ (y compris les stations supplémentaires) entre oct. 1974 et avril 1975 se révèlent intéressants et confirment les résultats des préférences biotopiques verticales de chaque espèce (fig. 7). Mais, ils ne sont valables que pour l'écosystème car chaque cadre est composé de microbiotopes différents. Cependant la cohabitation de *M. menardi*, *N. aurantiaca* et *C. pipiens* semble concluante.

e. Les affinités entre les 5 espèces selon les cadres de 0,25 m$^2$

(moyennes: 7 mois)

Comme pour les cadres de 1 m$^2$ les relevés du mois de mai n’y sont pas inclus. En précisant les microbiotopes selon les critères de l'orientation spatiale
Fig. 5. Positions de la densité maximum pour chaque espèce selon les stations (oct. 1974 — mai 1975).
Fig. 6. Distribution verticale de chaque espèce en fonction de la morphologie des parois.

des parois, les affinités entre les paires d'espèces deviennent plus prononcées. La figure 8a nous montre les affinités (698 relevés) et, comparées aux résultats pour les cadres de 1 m², certaines relations entre-spécifiques sont, donc, accentuées. Par exemple le manque frappant d'affinités entre les papillons, *T. dubitata* et *T. sabaudiata* avec l'araignée *M. menardi*.

f. *Evolution mensuelle des affinités selon les cadres de 0,25 m²*

Les affinités entre chaque paire d'espèces selon les relevés mensuels confirment les mouvements saisonniers de chaque espèce au sein de l'écosystème. (fig. 8b). De même elles mettent en évidence le fait que ces espèces tendent à habiter toujours les mêmes types de microbiotopes.
g. Recouvrement et orientation des papillons T. dubitata et T. sabaudiata (fig. 9)

Aucun cas de recouvrement de T. dubitata entre eux n'a été constaté dans cette grotte. Quelques cas de T. dubitata avec T. sabaudiata ont été observés entre décembre 1974 et février 1975 de même que de nombreux cas de T. sabaudiata entre eux. A partir de fin mars le nombre de cas isolés de T. sabaudiata a augmenté jusqu'à 100%: cependant ils se trouvaient groupés au sein des microbiotopes. Tous les papillons étaient très agités à partir de fin mars, courant sur les parois sous l'effet de ma lampe à carburé. La figure 9 nous montre également l'orientation de T. dubitata pendant les 8 mois d'observations. Il est à noter que je n'ai pas constaté de différences significatives de l'orientation causées par la lumière bien que la majorité des papillons étaient orientés vers le plafond.
Fig. 8. a — Affinités entre les 5 espèces dans les cadres de 0,25 m²,
b — Evolution mensuelle des affinités entre les 5 espèces selon les cadres de 0,25 m².
Fig. 9. a — Orientation de T. dubitata par rapport à l'entrée,
b — Recouvrements parmi les papillons entre octobre et avril.
Pour une biocénose composée principalement d'espèces hivernantes on pourrait supposer que les liens trophiques ou d'autres serait moins nets que dans les biocénoses permanantes ou compétitives. Ainsi par définition, la faune pariétale (hiver) n'est en effet qu'une association plus ou moins définissable que par les besoins climatologiques communs aux espèce qui la composent.

Fig. 10. Les constances maximums (flèches noires) pour chaque espèce mises en rapport avec les conditions climatologiques. (lignes pointillées = variations de T° pour les stations 4g et 4d entre oct. 74 et avril 75).
CONCLUSIONS

Pendant huit mois d’observations il a été possible de démontrer le caractère actif des cinq espèces de la faune pariétale pendant leur séjour sous-terre. Leur distribution sur les parois de la Grotte de la Scierie est nettement influencée par les facteurs climatologiques et l’orientation des parois dans l’espace (verticales, surplombantes etc.). Les papillons *T. sabaudiata* sont distribués de façon contagieuses (agrégats”) au sein des biotopes étudiés mais les autres espèces sont distribuées au hasard. Les araignées *M. menardi* et les deux espèces de papillons ont une distribution groupée dans l’écosystème. Par contre *C. pipiens* et *N. aurantiaca* semblent être distribués au hasard dans leurs biotopes et dans l’écosystème.

Cette première analyse nous montre que les araignées *M. menardi* (carnassières) et les deux espèces de papillons ont des affinités très peu prononcées, donc on serait tenté d’attribuer en partie une telle distribution à leur niveau trophique.

Les résultats permettent d’affirmer qu’une association entre ces cinq espèces dépend en majeure partie des facteurs climatologiques. Car, si l’on prend les constances maximum pour chaque espèce parmi les stations établies, et que l’on met en fonction les facteurs climatologiques des stations (fig. 10), on retrouve les stations 4g et 4d (stations les plus fortement peuplées).

Le caractère abiotique de la station 6g illustre l’importance de l’orientation des parois.

Ces résultats seront peut-être modifiés par la suite car les relevés mensuels se poursuivent encore pendant une année. Enfin, aucune règle générale sur la distribution des cinq espèces étudiées ne peut être tirée car chaque grotte semble avoir ses particularités qui influencent la distribution de la faune pariétale.

RÉSUMÉ

Après 8 mois d’observations régulières dans la Grotte de la Scierie (Haute-Savoie), il a été possible de décrire les mouvements et la distribution spatiale de *Meta menardi* (Araneae), *Nelima aurantiaca* (Opiliones), *Triphosa dubitata* et *Triphosa sabaudiata* (Lepidoptera), et *Culex pipiens* (Diptera) dans l’écosystème cavernicole. Bien qu’aucune règle générale ne puisse être établie il apparaît que la morphologie des parois et les conditions climatologiques influencent la distribution des 5 espèces au sein de l’écosystème cavernicole.

BIBLIOGRAPHIE

SUMMARY

On the Bathynella from Romania: B. (B.) boteai Serban, B. (B.) vaducrisensis N. Sp., B. (B.) plesai Serban et B. (B.) motrensis Serban (Bathynellacea, Bathynellidae). Part II

In the second part of the note a discussion is given dealing with the importance of different characters in the systematics of the genus Bathynella Vejdovsky and with species individualisation in the sub-genus Bathynella (Bathynella) Vejdovsky. We emphasize the differentiation of some elements of the VIIIth male pereiopodes, these appendages never having the same morphology in different species. Taking into account the structure of the apical end of the penian anterior plates, we suggest to group separately boteai with vaducrisensis and plesai with ruffai. The main conclusions of the recent studies on the European Bathynella are also given.

DISCUSSION

Les données que nous venons de présenter confirment nos premiers résultats à propos de la taxonomie des Bathynella de Roumanie (Serban, 1966, 1966a, 1971). A l'heure actuelle, la validité des espèces décrites est moins discutable, leurs diagnoses, plus complètes, se vérifiant sur plusieurs exemplaires. Toutefois, la connaissance fragmentaire des populations de Roumanie et surtout les données trop sommaires quant aux Bathynella d'Europe restent des facteurs objectifs impliquant à toute contribution certaines réserves.

Les nombreuses figures jointes au texte désirent mettre à la disposition des spécialistes un grand nombre de détails morphologiques si nécessaires dans l'étape actuelle de recherche, étape qui impose la solution d'une foule de

* Institut de Spéologie "Emile Racovitza", 9, rue Mihail Moxa, Bucarest, Roumanie.
problèmes. Il suffit de rappeler que l’appartenance générique des “Bathyrella” d’Asie n’a pas été encore éclaircie et que les rares recherches concernant les représentants d’Amérique australe, d’Afrique et d’Australie sont loin d’être satisfaisantes. Ce manque de données empêche la mise en évidence de la diversification réelle des Bathynellidés sur les divers continents et rend impossible la connaissance des grandes voies évolutives du groupe. Il s’ensuit donc, que la large répartition de la famille soulève de nombreuses questions qui exigent des recherches approfondies et des efforts soutenus; forcément, le point de départ de toutes ces études ne peut être que le genre Bathynella, groupe dont la structure, la diversification et la répartition géographique doivent être connues le plus tôt possible.

Valeur des divers caractères dans la systématique du genre Bathynella
Dans ce qui suit on insistera surtout sur les questions intéressant le sous-genre Bathynella (Bathyrella) dont les six espèces mieux décrites offrent un point de départ sûr dans l’analyse que nous nous proposons concernant la valeur taxonomique des caractères.

a. La plaque antérieure et la proéminence externe des péréiopodes VIII mâles (tableau 14). La partie apicale de la plaque antérieure, bien différente chez les espèces paranatans, boteai, plesai et motrensis, à morphologie identique chez B. (B.) boteai et B. (B.) vaducrisensis, d’une part, et chez B. (B.) motrensis et B. chappuisi, d’autre part, est peu différenciée chez B. (B.) plesai et B. (B.) ruffoi. Si dans les cas des espèces boteai et vaducrisensis ou plesai et ruffoi, représentants du sous-genre Bathynella (Bathyrella), l’identité mentionnée suppose que chacun de ces deux couple de taxa appartient au même groupe d’espèces, la similitude frappante des plaques antérieures des B. (B.) motrensis et B. chappuisi suggère une autre interprétation, car B. chappuisi semble appartenir au sous-genre Bathynella (Lombardobathyrella), taxon caractérisé par la présence d’un lobe parapénien (le quatrième lobe du complexe pénien) et par l’absence de la papille sur la plaque antérieure (Serban, 1973a; Serban et Delamare Deboutteville, 1974). Or, l’existence d’une plaque antérieure ayant la partie apicale structurée similairement chez deux espèces appartenant à deux sous-genres indique, à notre avis, le degré très réduit de la diversification de ce lobe dans le genre Bathynella; il n’est donc pas surprenant de trouver chez plusieurs espèces une plaque très semblable voire identique. Il est donc logique de penser que le manque de différenciation de la plaque chez plusieurs représentants du genre doit être compensé par le remaniement d’un autre niveau de la morphologie du pénis, de sorte que cet appendice, pris dans sa totalité, soit caractéristique de chaque espèce. Comme on a vu au cours des descriptions, la proéminence externe est l’un de ces niveaux.

En comparant la forme de la proéminence externe chez les diverses espèces du sous-genre Bathynella (Bathyrella), il ressort que, sauf B. (B.) boteai, chez les autres cette formation a le bord arrondi. Même si dans le cas de B. (B.) motrensis s’individualise un angle peu proéminent dans la région où les parties verticale et horizontale du bord se rencontrent, chez B. (B.)
Tableau 14. Différenciation des caractères chez cinq espèces de Bathynella de Roumanie

<table>
<thead>
<tr>
<th>Caractère</th>
<th>B. (B.) botoeae Serban</th>
<th>B. (B.) vaducrisensis n.sp. Serban</th>
<th>B. (B.) parana- tans Serban</th>
<th>B. (B.) plesai Serban</th>
<th>B. (B.) motrensis Serban</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>Périopodes VIII d'</td>
<td>Structure générale semblable chez toutes les espèces</td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>plaque antérieure</td>
<td>avec un prolongement apical</td>
<td>avec un prolongement apical</td>
<td>à 2 petites pro-</td>
<td>à 2 prolongements po-</td>
<td>à 2 mamelons</td>
</tr>
<tr>
<td>proéminence externe</td>
<td>bord en angle droit</td>
<td>bord en angle droit</td>
<td>éminences</td>
<td>ments pointus</td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

<table>
<thead>
<tr>
<th>Mandibule</th>
<th>Partie masticatrice à 7 dents; les 5 dents de la pars molaris située le long d'un axe</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>Périopodes I-VII poils</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>article IV à 4 poils</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>F_I-P_IV</td>
<td>F_I-P_III</td>
</tr>
<tr>
<td>article IV à 3 poils</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>F_V</td>
<td>F_IV-P_ IV</td>
</tr>
<tr>
<td>combinaison numérique fond.</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>paires à combinaison numérique fond. (2p)</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>F_II-P_III</td>
<td>F_II-P_III</td>
</tr>
<tr>
<td>paires à combinaison numérique fond. (3p)</td>
<td></td>
</tr>
<tr>
<td>F_II-P_IV</td>
<td>F_II-P_III</td>
</tr>
<tr>
<td>poils de l'expodite de F_II</td>
<td>5</td>
</tr>
</tbody>
</table>

<table>
<thead>
<tr>
<th>Furca</th>
<th>((P_2-P_3)P_1P_3)</th>
<th>((P_1-P_2)P_3)</th>
<th>((P_1-P_2)P_3)</th>
<th>((P_1-P_2)P_3)</th>
<th>((P_1-P_2)P_3)</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>F_II</td>
<td>(F_3P_4)</td>
<td>(F_4P_5)</td>
<td>(F_4P_5)</td>
<td>(F_4P_5)</td>
<td>(F_4P_5)</td>
</tr>
</tbody>
</table>

<table>
<thead>
<tr>
<th>Uropode</th>
<th>griffes de l'endopodite</th>
<th></th>
<th></th>
<th></th>
<th></th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>4</td>
<td>3</td>
<td>3</td>
<td>3</td>
<td>3</td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

| Apines du sympodite | 7-9 | 8-9 | 6 | 6-7 | 5 |

<table>
<thead>
<tr>
<th>Pléopode</th>
<th>poils de l'article II</th>
<th></th>
<th></th>
<th></th>
<th></th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>4</td>
<td>3</td>
<td>5</td>
<td>5</td>
<td>5</td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

<table>
<thead>
<tr>
<th>Antenne</th>
<th>poil</th>
<th>absent</th>
<th>absent</th>
<th>présent</th>
<th>présent</th>
<th>présent</th>
</tr>
</thead>
<tbody>
<tr>
<td>poil</td>
<td>absent</td>
<td>absent</td>
<td>présent</td>
<td>présent</td>
<td>présent</td>
<td></td>
</tr>
</tbody>
</table>

F_1 = périopode I; F_1 = poil furcal I; F_4 = poil dorsal de la furca.

paratanans, B. (B.) plesai, B. (B.) vaducrisensis et B. (B.) ruffoi il nous a été impossible de saisir des différences notables. A cette uniformité structurale de la proéminence externe chez les quatre espèces il faut également ajouter sa similitude chez B. chappuisi et B. (L.) lombardica (voir les fig. 7A, B in Serban et Delamare Deboutteville, 1974 et la fig. 9 in Serban, 1973a). En somme, de même que la plaque antérieure, la proéminence externe n'est pas toujours un élément spécifique.
En considérant maintenant le couple de traits plaque antérieure + proéminence externe, on remarque : lorsque la partie apicale de la plaque est identique — B. (B.) botai et B. (B.) vaducrisensis ou B. (B.) motrensis et B. chappuisi — c'est la proéminence qui est nettement différenciée et lorsque la proéminence a une forme identique — B. (B.) vaducrisensis, B. (B.) paranatans, B. (B.) plesi et B. (B.) ruffoi — c'est la plaque qui présente une structure spécifique. Vu l'appartenance de ces espèces à deux sous-genres, ainsi que leur degré d'affinité plus ou moins accusée, la modification compensatrice de la proéminence externe de B. (B.) botai et de B. (B.) vaducrisensis (espèces très rapprochées et ayant les plaques antérieures identiques) prend une importance capitale dans la diversification de leurs pénis.

b. Mandibule (tableau 14). De même que la structure générale des péréiopodes VIII mâles, la morphologie de la partie masticatrice mandibulaire représente un caractère essentiel du genre Bathynella. Il ne s'agit pas seulement du nombre total de 7 dents, mais de la disposition des 5 dents de la pars molaris situées l'une après l'autre long d'un seul axe. Il faut tenir compte de ce dernier trait, car dans le genre Sardobathynella Serban, cette pièce buccale est également munie de 7 dents, mais les 5 de la pars molaris sont autrement disposées; les 4 premières sont groupées deux par deux sur des plans parallèles à celui de la pars incisiva.

c. Chétotaxie des péréiopodes ambulatoires (tableau 14). Selon les caractéristiques les plus générales de la chétotaxie des péréiopodes ambulatoires, les cinq espèces de Roumanie peuvent être réparties en deux groupes (il ne s'agit pas de groupes à valeur taxonomique) : le premier comprend B. (B.) botai et B. (B.) vaducrisensis et le second, B. (B.) paranatans, B. (B.) plesi et B. (B.) motrensis. Dans le premier groupe les péréiopodes I portent entre 48 et 54 phanères, l'article endopodial IV des paires antérieures est pourvu de 4 poils et la combinaison numérique fondamentale, comprenant 42 phanères, a comme élément le plus fréquent le nombre de 3 poils (0/0 3/3 3/3 3/3 3/3 4/4 5/5). Dans le second groupe, les péréiopodes I ont entre 40 et 44 poils, l'article endopodial IV des paires I-V est muni de 3 poils et la combinaison numérique, composée de 32 phanères, a comme élément le plus fréquent le nombre de 2 poils (0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5). Les différences numériques existant entre les deux groupes quant à la chétotaxie des péréiopodes I-IV se réduisent visiblement dans le cas des péréiopodes V, tandis que sur les paires VI et VII la chétotaxie est presque identique chez toutes les cinq espèces. Il en ressort, qu'à l'opposé de la plupart des appendices du tronçon péréial typique (les 5 premiers métamères; Serban, 1973c) ayant un nombre de poils bien différent chez les deux groupes, les appendices ambulatoires du tronçon génital du péréion (les 3 derniers métamères) ont une chétotaxie très semblable.

En soulignant encore une fois que la combinaison numérique fondamentale 0/0 3/3 3/3 3/3 3/3 4/4 5/5 est propre aux deux espèces du premier groupe et que la combinaison 0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5 est présente chez toutes les trois espèces du second groupe, il est à relever également que la chétotaxie, prise dans sa totalité, n'est jamais identique chez les espèces d'un
LES BATHYNELLA DE ROUMANIE: 2ième PARTIE

273

groupe. Dans cette différenciation, considérée séparément pour chaque
groupe, certains éléments y jouent un rôle important. Ceux-ci sont: la ché-
totaxie des péréiopodes I des deux sexes qui n'est pas identique chez les divers
 taxa et l'existence de la combinaison numérique fondamentale sur un
nombre variable des péréiopodes (femelles) (le dernier éléments implique
seulement les paires II, III et IV). A ces traits on peut ajouter la chétotaxie des
péréiopodes V qui peut être soit différente chez les deux sexes — B. (B.)
boteai, B. (B.) paranatans et B. (B.) motrensis —, soit identique — B. (B.) va-
ducrisensis et B. (B.) plesai.

Parmi les 5 espèces, c'est chez B. (B.) motrensis que la différenciation de la
chétotaxie est des plus intéressantes, la combinaison numérique des péréiopodes
I étant, chez les mâles et les femelles, identique à la combinaison de B.
(B.) plesai et respectivement, de B. (B.) paranatans. A ce type particulier
d'individualisation dû à une chétotaxie des paires I qui combine, selon le
sexe, la chétotaxie des deux espèces s'ajoute, chez les femelles, la présence de
la combinaison numérique fondamentale sur 3 paires de péréiopodes, carac-
téristique absente chez les deux autres espèces du groupe, mais présente chez les
femelles de B. (B.) botai. Cette manière de différenciation nous laisse croire
que dans le genre Bathynella la chétotaxie ayant comme combinaison numéri-
que fondamentale 0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5 doit être tenue pour une ché-
totaxie limite et la moins riche possible. Autrement dit, on ne peut pas s'at-
tendre à une réduction plus accentuée de cette combinaison intimement liée
au nombre de poils de tous les 5 premiers péréiopodes et, en conséquence, il
sera très probable de trouver chez plusieurs espèces une chétotaxie identique
sur tous les appendices; selon nous, le nombre réduit de poils propre à la
chétotaxie en question ne permet pas sa différenciation dans un très grand
nombre de possibilités.

Dans les observations ci-dessus, nous avons tenu compte de la variabilité
numérique des poils et du nombre assez réduit des exemplaires étudiés pour
each espèce. Toutefois, nos résultats exigent des études plus poussées, les
seules qui permettraient d'élucider d'une manière plus sûre la valeur taxono-
mique de la chétotaxie des péréiopodes ambulatoires.

d. Chétotaxie de la furca (tableau 14). Selon les rapports les plus généraux
entre la longueur des poils 1, 2 et 3, les furca des espèces de Bathynella
se groupent de la façon suivante:

1) furca ayant les poils 1 et 2 égaux et le poil 3 plus court: B. (B.) paranatans,
B. (B.) motrensis, B. (B.) ruffoi, B. (B.) vaducrisensis et B. chappusla;

2) furca ayant les poils 2 et 3 de la même longueur et le poil 1 plus long:
B. (B.) botai;

3) furca ayant les poils 1, 2 et 3 de longueurs qui décroissent graduellement:
B. (B.) plesai;

4) furca ayant les poils 1 et 3 de taille égale et le poil 2 plus long: B. (B.)
scythica;

5) furca ayant les poils 1, 2 et 3 de la même longueur: B. (L.) lombardica.

A notre avis, ces cinq catégories de chétotaxie de la furca épuisent toutes les
possibilités quant aux rapport généraux entre les poils 1, 2 et 3 dans le genre
Bathynella. Nous ne pensons pas que les poils 1 et 2 puissent être plus courts que le poil 3 ou que le poil 1 soit si réduit que celui de Antrobathynella stammeri.

En nous rapportant à la taille du poil le plus développé dans les 5 types de furca, il est à souligner que sa longueur n'est jamais trop accusée par rapport à celle des autres poils (il s'agit des poils 1, 2, 3 et 4). Nous insistons sur cette caractéristique car chez B. natans sensu Chappuis, 1915, de Bâle, le poil 2 est exceptionnellement allongé, trait tenu plusieurs décennies pour une différence importante entre B. natans et B. chappuisi. Cet allongement du poil furcal 2, qui se rencontre fréquemment dans les genres Gallobathynella, Meridiobathy-

nella et Pseudobathynella, nous ne l'avons pas trouvé chez les adultes de Bathynella. D'ailleurs, l'opinion de P. A. Chappuis selon laquelle le matériel de Bâle appartiendrait à B. natans n'est plus valable (voir Pseudobathynella helvetica in Serban et Delamare Deboutteville, 1974).

Etant donné les cinq espèces dont les poils 1 et 2 sont de taille égale, nous avons cherché d'autres éléments pouvant caractériser la furca de chaque taxon. D'après la longueur du poil 4 et du poil dorsal, la furca de B. chappuisi se distingue nettement de celle des autres espèces, car le poil dorsal, de la même longueur que le bras furcal, est plus court que le poil 4, tandis que chez B. (B.) paranatans, B. (B.) motrensis, B. (B.) ruffoi et B. (B.) vaducrisensis, le poil dorsal, bien plus court que le bras furcal, est de la même longueur que le poil 4. Une séparation nette, selon la chérotaxie de la furca, de ces 4 dernières n'est pas possible.


Chez la majeure partie des représentants on trouve 7-6 épines et 3 griffes, ce qui diminue considérablement la signification taxonomique des uropodes. Le nombre des griffes ou celui des épines ne doit pas être pris comme un critère prouvant l'affinité plus ou moins étroite des divers taxa; l'espèce boteai, ayant 4 griffes, est plus éloignée de B. chappuisi que de B. (B.) vaducrisensis, bien que la première ait le même nombre de griffes et que la seconde n'en ait que 3. Il n'existe pas aussi de corrélation directe entre les nombres des deux types de phanères: B. (B.) boteai et B. chappuisi à 4 griffes, ont respectivement 8 et 6 épines, tandis que B. (B.) vaducrisensis, B. (B.) plesai, B. (B.) ruffoi et B. (B.) motrensis à 3 griffes en ont respectivement 8-9, 6-7 et 5.

Afin de mieux saisir la diversification des uropodes dans le genre, nous avons tenu compte des caractéristiques suivantes: nombre de griffes + nombre d'épines + longueur de la griffe distale par rapport à celle de l'endopodite + longueur de la griffe distale par rapport aux autres deux ou trois griffes.

f. Chérotaxie des pléopodes (tableau 14). La chérotaxie de l'article apical de ces appendices est la seule à se diversifier chez certaines espèces. On trouve 3 (B. (B.) vaducrisensis), 4 (B. (B.) boteai, B. (B.) ruffoi) et 5 poils
LES BATHYNELLA DE ROUMANIE: 2ième PARTIE

(B. (B.) paranatans, B. (B.) plesai, B. (B.) motrensis et B. chappuisi); leur répartition est la suivante: 2 sont toujours situés à la partie apicale de l'article, le troisième se trouve sur le bord dorsal (bord opposé à la proéminence de l'article proximal qui porte un poil), le quatrième s'insère sur le bord ventral et le cinquième sur le bord dorsal, du côté proximal du troisième poil. On a commencé la présentation des poils avec les deux apicaux car ils sont toujours présents. Généralement, le nombre des poils des pleopodes a une valeur taxonomique d'ordre spécifique.

g. Périopodes VIII femelles. Contrairement aux périopodes VIII mâles, les périopodes VIII femelles n'ont pas, en général, une structure spécifique. Dans les cas de B. (B.) boteai et B. (B.) motrensis, la position des poils des bords de l'exopodite et respectivement l'allongement visible de cet article sont des caractère différenciels.

h. Antennule (tableau 14). La seule différence à signaler chez les espèces de Roumanie est l'absence (B. (B.) boteai et B. (B.) vaducrisensis) ou la présence (B. (B.) paranatans, B. (B.) plesai et B. (B.) motrensis) du poil proximal de la face latéro-intérene de l'article basal du pédoncule.

i. Antenne (tableau 14). Cet appendice, un peu plus court ou égal à l'antennule — sous-genre Bathynella (Bathynella) —, s'allonge visiblement chez B. (L.) lombardica. La ramification apicale de l'organe sensoriel peut être différente chez certaines espèces. Le poil médian de l'exopodite n'est pas développé chez B. (B.) boteai, B. (B.) vaducrisensis et B. (B.) ruffoi. Utiles à la taxonomie peuvent être, également, les rapports de longueur entre les articles endopodiaux II et IV ou ceux entre l'exopodite et l'article endopodial III.

Nous n'insisterons pas sur les différences spécifiques des maxillules et des maxilles.

Sur l'individualisation et les affinités des espèces du sous-genre Bathynella (Bathynella)

En partant des données que nous venons de présenter et tout spécialement de la discussion sur la valeur taxonomique des caractères, on arrive aux observations d'ordre général qui suivent:
— parmi les espèces étudiées, il n'en existe pas une dont l'individualisation se réalise au niveau de tous les appendices, de sorte que son stock général de caractères ne comprenne pas des éléments ayant la même morphologie chez plusieurs représentants du sous-genre. Ceci prouve l'étroite affinité de ces taxa et leur diversification dans le cadre du sous-genre par l'intermédiaire d'un jeu d'échange de caractères (Serban, 1973a, 1973b). Cet échange détermine des rapports morphologiques différents entre les espèces et donne aux divers traits une signification taxonomique variable. On rencontre des situations où certains caractères présentent une différenciation saillante et d'autres où ces mêmes caractères ont une morphologie très proche ou identique. Si l'on compare, par exemple, la furca, l'uropode, les périopodes ambulatoires et le pleopode de B. (B.) boteai et de B. (B.) paranatans, on voit que leur chétotaxie est nettement différenciée; mais si l'on essaye de séparer les espèces
paranatans et plesai ou paranatans et motrensis selon les mêmes critères, on se rend compte que la plupart de ces appendices ont une valeur spécifique réduite ou nulle. Il est aisé de saisir aussi que la diversification des péréiopodes VIII mâles n'est pas de la même intensité chez tous les représentants: il est incontestable que chez B. (B.) boteai et B. (B.) paranatans cette diversification est bien plus prononcée que chez B. (B.) boteai et B. (B.) vaducrisensis ou chez B. (B.) paranatans et B. (B.) motrensis. Ces rapports variables entre les divers taxa du sous-genre Bathynella (Bathynella) suggèrent des relations de parenté différentes et, par conséquent, l'existence de plusieurs groupes d'espèces.

— la diversification générale des caractères révèle un assez faible degré, leur potentialité structurale étant réduite dans le sous-genre (voir la furca, l'uropodé, le pléopode, la forme de la proéminence externe du péréiopode VIII mâle). Ce degré, qui ne permet pas que chaque espèce s'individualise par des modifications morphologiques inédites des divers appendices, se trouve compensé par le remaniement du stock général de caractères; généralement l'ensemble des traits prend l'aspect d'une combinaison — différente pour chaque espèce — de certains caractères qui ont la même structure chez d'autres représentants du genre aussi. Les péréiopodes VIII mâles font exception restant caractéristiques de chaque taxon.

— étant donné les affinités entre les cinq espèces de Roumanie, on peut les séparer en deux groupes: d'une part B. (B.) boteai et B. (B.) vaducrisensis et d'autre part, B. (B.) paranatans, B. (B.) motrensis et B. (B.) plesai (tableau 14). Mais, si l'on considère aussi B. (B.) ruffoi d'Italie, on voit que B. (B.) plesai s'avère plus proche de ce représentant que de B. (B.) paranatans et de B. (B.) motrensis. Il ressort donc, que parmi les six Bathynella en question on distingue en toute certitude deux groupes d'espèces: le groupe boteai qui réunit B. (B.) boteai et B. (B.) vaducrisensis et le groupe plesai comprenant B. (B.) plesai et B. (B.) ruffoi. Quant aux B. (B.) paranatans et B. (B.) motrensis, il nous est difficile de décider s'ils appartiennent ou non au même groupe en raison de la dissemblance de leurs plaques antérieures et du dessin argyrophile de la cuticule dont les sclérites pleonaux n'ont pas la même forme (voir Pl. XIX, XX, LXII, in Serban, 1972). Bien que nous ne sachions pas quelle est la valeur taxonomique de ce dernier caractère, il faut préciser que la différenciation des dessins argyrophiles de B. (B.) vaducrisensis et de B. (B.) paranatans correspond à l'appartenance de ces espèces à des groupes différents.

Quoique nos connaissances concernant le sous-genre Bathynella (Bathy- nella) puissent être tenues pour trop sommaires pour pouvoir grouper les espèces, nous croyons absolument nécessaire d'aborder la discussion de ce problème. Le caractère complexe de la diversification dans le sous-genre impose — même à ce stade des recherches — l'analyse de toutes les décisions prises. N'oublions pas que c'est pour la troisième fois que l'on reprend l'étude taxonomique de Bathynella (Chappuis, 1914, 1915; Jakobi, 1954) et que jusqu'à présent, 90 ans après la découverte de ce taxon, on n'est pas arrivé à des résultats satisfaits.
Dans les considérations les plus générales sur la diversification évolution dans la famille des Bathynellidae, nous sommes parti de l'hypothèse suivant laquelle ce processus se manifeste inégalement au niveau du péréiopode VIII mâle (caractère primordial) et des autres appendices (caractères secondaires) (Serban, 1973a, 1973b). Tenant compte du degré de différenciation de ces deux types de caractères dans les divers taxa, nous pensons qu'ils présentent une différenciation compensatrice: lorsque les pénis conservent une structure peu modifiée, ce sont les caractères secondaires qui se diversifient fortement (sous-famille des Gallobathyinellinae) et lorsque les pénis sont bien différents, ce sont les caractères secondaires qui conservent une morphologie peu modifiée (voir les rapports entre Bathynella-Austrobathyinella, et Bathynella-Antrobathyinella). Précisons que la différenciation très accusée des pénis n'exclue point la présence de certains caractères secondaires à structure typique pour un taxon donné (voir la mandibule dans le genre Bathynella) et que dans l'analyse du processus en question il faut tenir compte surtout du facteur qui domine l'individualisation d'un groupe.

La différenciation compensatrice dans le sous-genre Bathynella (Bathynella) a été mise en évidence lors de l'étude de B. (B.) ruffoi, la première espèce qui nous a permis de saisir l'existence du premier groupe d'espèces, le groupe plesai (Serban, 1973a). Revoyons brièvement ce problème.

Selon les détails de la morphologie du péréiopode VIII mâle B. (B.) ruffoi se rapproche de B. (B.) plesai, car ils sont les seuls à avoir la plaque antérieure munie de deux prolongements. C'est donc la similitude frappante de la plaque antérieure qui nous a déterminé de réunir les deux taxa dans un groupe d'espèces. En ce qui concerne les caractères secondaires de B. (B.) ruffoi, on voit que sa furca est identique à celles de B. (B.) paranatans et de B. (B.) motrensis, que la combinaison numérique fondamentale de la chérotaxie des péréiopodes est la même chez B. (B.) paranatans, B. (B.) motrensis et B. (B.) plesai, que les 5 poils de l'exopodite des péréiopodes VII rappellent B. (B.) boteai, que le nombre d'épines du sympodite des uropodes est similaire à celui de B. (B.) plesai et que la chérotaxie de l'endopodite des uropodes n'est pas significative (on trouve trois griffes chez cinq espèces); la présence de l'épipodite respiratoire sur les péréiopodes I et l'absence du poil médian sur l'exopodite antennaire sont des traits qui rappellent les espèces paranatans et respectivement boteai et vaducrisensis. Cette combinaison de caractères secondaires chez B. (B.) ruffoi, comprenant des éléments qui se retrouvent chez les autres représentants du sous-genre, individualise clairement l'espèce par rapport au B. (B.) plesai, la plupart de ses appendices ayant une morphologie différente (voir furca, la présence ou l'absence du poil médian de l'exopodite antennaire et de l'épipodite respiratoire sur les péréiopodes I, la chérotaxie des pléopodes). En ce qui concerne l'individualisation de B. (B.) ruffoi par rapport aux autres représentants du sous-genre, elle est nettement marquée autant par la plaque antérieure des péréiopodes VIII mâles que par le stock de caractères secondaires pris dans sa totalité. La différenciation d'ordre spécifique des péréiopodes VIII mâles des deux espèces du groupe plesai se réalise au niveau de
la plaque antérieure même, par la taille et la forme différente des prolongements. En somme, à la structure générale semblable des plaques antérieures et à la faible différenciation de leurs parties apicales, éléments qui marquent les affinités immédiates de *B. (B.) plesai* et de *B. (B.) ruffoi* et leur appartenance au même groupe d'espèces, correspond une différenciation accusée des caractères secondaires se manifestant par une combinaison — différente pour chacun — de certains caractères ayant la même morphologie chez d'autres espèces du sous-genre.

Cette manière de concevoir la diversification évolution dans le sous-genre *Bathynella (Bathynella)* — fondée initialement sur l'étude de *B. (B.) plesai* et *B. (B.) ruffoi* — se vérifie en bonne mesure dans le cas du groupe boteai. Dès le début il faut retenir que, pareillement au groupe *plesai*, dans le groupe *boteai* c'est toujours la plaque antérieure des péréiopodes VIII mâles qui démontre l'étroite parenté des deux espèces. Mais cette fois-ci, la différenciation spécifique des pénis n'implique pas cette formation mais les proéminences externes à bord en angle droit (*B. (B.) boteai*) ou semi-circulaire (*B. (B.) vaducrisensis*). A la morphologie des péréiopodes VIII mâles s'ajoute la chétotaxie des péréiopodes ambulatoires et surtout la combinaison numérique fondamentale 0/0 3/3 3/3 3/3 3/3 4/4 5/5. Chez *B. (B.) vaducrisensis* le nombre plus réduit de poils et de paires de péréiopodes qui portent 4 phanères apicaux suggère une tendance de réduction de cette chétotaxie vers la chétotaxie dont la combinaison numérique fondamentale est 0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5. Il serait intéressant de voir si chez d'autres espèces de ce groupe, qu'il reste à découvrir, cette tendance sera plus accentuée. Quant aux autres caractères communs aux deux espèces, il est à mentionner l'absence du poil médian de l'exopodite antennaire et de l'épipodite respiratoire sur les péréiopodes I et le nombres des épines du sympodite des uropodes, toujours plus grand que 7.

Parmi les caractères différentiels les plus saillants des deux espèces, il est à noter la chétotaxie de la furca, de l'endopodite des uropodes, de l'exopodite des péréiopodes VII et des pléopodes; dans le cas de *B. (B.) vaducrisensis*, les trois premiers traits rappellent les espèces *motrensis* et *paranatans*.

En conclusion, de même que dans le groupe *plesai*, les deux espèces du groupe *boteai* se distinguent entre elles par une faible différenciation des péréiopodes VIII mâles et par une série de caractères secondaires à structure bien différente. L'individualisation du groupe même se réalise, outre les péréiopodes VIII mâles, par plusieurs caractères secondaires (chétotaxie des péréiopodes, absence du poil médian sur l'exopodite antennaire, nombre élevé des épines sur le sympodite des uropodes). En même temps, chez les deux espèces on rencontre des caractères similaires à ceux des autres représentants du genre.

Avant de passer aux conclusions qui ressortent de cette note, nous présenterons les clefs de détermination pour les mâles et les femelles des six espèces.
Clef de détermination des six espèces du sous-genre Bathynella (Bathynella) (mâles)

1 — Plaque antérieure des péréiopodes VIII mâles sans formations apicales bien développées .................................. 2
— Plaque antérieure des péréiopodes VIII mâles à formations apicales bien développées ........................................... 3

2 — Plaque antérieure à 2 petites proéminences; P₁ à épipodite respiratoire .............................................. B. (B.) paranatans Serban
— Plaque antérieure à 2 mamelons; P₁ sans épipodite respiratoire ...... B. (B.) motrensis Serban

3 — Plaque antérieure avec un prolongement apical et rostral bien développé; combinaison numérique fondamentale de la chénotaxie des P₁—Pᵥᵢᵥ = 0/0 3/3 3/3 3/3 3/3 4/4 5/5 ........................................... 4
— Plaque antérieure à 2 prolongements apicaux; combinaison numérique fondamentale de la chénotaxie des P₁—Pᵥᵢᵥ = 0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5 ........................................... 5

4 — Proéminence externe des péréiopodes VIII mâles à bord en angle droit; uropode à 4 griffes endopodiales ............ B. (B.) boteai Serban
— Proéminence externe des péréiopodes VIII mâles à bord semi-circulaire; uropodes à 3 griffes endopodiales .............. B. (B.) vaducrisensis n. sp.

5 — Prolongements de la plaque antérieure de taille différente, pointus; P₁ sans épipodite respiratoire .............. B. (B.) plesai Serban
— Prolongements de la plaque antérieure de taille semblable, à région apicale arrondie; P₁ à épipodite respiratoire .... B. (B.) rufroid Serban

Clef de détermination des six espèces du sous-genre

Bathynella (Bathynella) (femelles)

1 — Combinaison numérique fondamentale de la chénotaxie des P₁—Pᵥᵢᵥ = 0/0 3/3 3/3 3/3 3/3 4/4 5/5 ........................................... 2
— Combinaison numérique fondamentale de la chénotaxie des P₁—Pᵥᵢᵥ = 0/0 2/2 2/2 2/2 2/2 3/3 5/5 ........................................... 3

2 — Uropode à 4 griffes endopodiales; article distal du pleopode muni de 4 poils; sympodite de l’uropode à 7-8 épines ... B. (B.) boteai Serban
— Uropode à 3 griffes endopodiales; article distal du pleopode muni de 3 poils; sympodite de l’uropode à 8-9 épines .............................................. B. (B.) vaducrisensis n. sp.

3 — P₁ à épipodite respiratoire ............................................... 4
— P₁ sans épipodite respiratoire ......................................... 5

4 — Poil médian de l’exopodite antennaire, présent; exopodite de Pᵥᵢᵥ à 4 poils; article distal du pleopode à 5 poils ... B. (B.) paranatans Serban
— Poil médian de l’exopodite antennaire, absent; exopodite de Pᵥᵢᵥ à 5 poils; article distal du pleopode à 4 poils ...... B. (B.) rufroid Serban

5 — Sympodite de l’uropode à 5 épines; furca: (Pᵥᵢᵥ>Pᵥᵢᵥ)>Pᵥᵢᵥ; poil médian de l’article IV des péréiopodes pas plus robuste que les autres .............................................. B. (B.) motrensis Serban
CONCLUSIONS
Les nouvelles données de cette note viennent compléter notre premier essai concernant la systématique, la diversification et l'individualisation des espèces du genre *Bathynella* (Serban, 1971). Sans avoir la prétention que les résultats et les opinions présentés soient irréfutables, nous croyons, toutefois, qu'ils constituent un point de départ utile aux futures recherches.

Par la présente contribution nous désirons offrir de nouveaux arguments en faveur de nos premiers résultats concernant les *Bathynella* de Roumanie (Serban, 1966, 1966a, 1971, 1972) et de la validité de la nouvelle conception taxonomique que nous avons proposée. Si l'on considère nos contributions sur les *Bathynella* d'Europe (Serban, 1973a; Serban et Delamare Deboutteville, 1974) ou les études intéressant les autres genres de la famille (Serban, Coineau et Delamare Deboutteville, 1971, 1972; Serban, 1973, 1973b; Delamare Deboutteville et Serban, 1973; Serban et Coineau, 1975), on peut conclure que la nouvelle manière de concevoir la systématique des *Bathyrellidae* a permis la mise en évidence des éléments structuraux qui sont "assimilés" par la diversification du groupe et l'estimation plus précise de leur valeur taxonomique.

Parmi les traits les plus importants qui caractérisent le genre *Bathynella*, il est à retenir la structure générale des péréiopodes VIII mâles et de la partie masticatrice mandibulaire. La constance morphologique de ces traits chez toutes les espèces permet d'identifier indubitablement n'importe quel représentant du genre.

Si la structure générale des péréiopodes VIII mâles caractérise le genre *Bathynella*, si l'existence de 3 ou 4 lobes dans le complexe pénien est propre aux sous-genres *Bathynella* (*Bathynella*) et respectivement *Bathynella* (*Lombardobathynella*), si la forme de la plaque antérieure ou celle de la prémonience externe, chacune prise à part, peut être ou non un trait séparant les espèces, ces deux derniers caractères, pris ensemble, révèlent en toute certitude la diversification d'ordre spécifique des péréiopodes VIII mâles.

En dehors des péréiopodes VIII mâles, ayant une morphologie qui indique tous les niveaux de la diversification dans le genre et de la partie masticatrice mandibulaire à structure uniforme chez tous les représentants, les autres caractères jouent un rôle surtout dans l'individualisation des espèces. Généralement, chaque espèce comporte un stock de caractères secondaires qui ne diffère pas totalement de celui des autres représentants. Cette manière d'individualisation ne met pas en doute la validité des taxa décrits, car c'est l'ensemble de tous les caractères, la différenciation compensatrice des caractères primordiaux et secondaires et la combinaison différente chez les divers taxa des caractères secondaires qui marquent la diversification. L'étude poussée des quatre espèces faisant l'objet de cette note, de même que celle de *B. (B.*)
paranatans Serban (Serban, 1972), révèlent le rôle de la plupart des caractères secondaires dans le processus de la diversification; à présent, même la chérotaxie de l'article basal de l'antennule, de l'exopodite antennea, des péréiopodes ambulatoires et des pléopodes s'avère utile dans les considérations d'ordre taxonomique.

D'après la structure de la plaque antérieure des péréiopodes VIII mâles, il a été possible d'identifier dans le sous-genre *Bathynella* (*Bathynella*) deux groupes d'espèces: le premier, le groupe *boteai*, comprend *B. (B.) boteai* Serban et *B. (B.) vaducrisensis* n. sp. ayant la plaque antérieure munie d'un prolongement apical et rostral; le second, le groupe *plesai*, est représenté par *B. (B.) plesai* Serban et *B. (B.) ruffoi* Serban dont la plaque antérieure porte deux prolongements apicaux. Quant aux espèces *B. (B.) paranatans* Serban et *B. (B.) motrensis* Serban, il nous est impossible, pour le moment, de décider s'ils appartiennent ou non au même groupe d'espèces.

Les connaissances trop fragmentaires des espèces du genre *Bathynella* ne nous permettent pas de pousser plus loin l'étude du problème de la diversification dans le groupe.

Rappelons encore une fois que les *Bathynelles* d'Asie et d'Australie n'appartiennent pas au genre *Bathynella*, ce qui impose leur révision.

**RÉSUMÉ**

Dans cette seconde partie de la note on discute à propos de la valeur de certains caractères dans la systématique du genre *Bathynella* Vejdovsky et de l'individualisation des espèces dans le sous-genre *Bathynella* (*Bathynella*) Vejdovsky. On insiste sur la différenciation de certains éléments structuraux des péréiopodes VIII mâles, appendices qui ne présentent jamais une morphologie identique chez plusieurs espèces. En tenant compte de la structure de la partie apicale des plaques antérieures pénienues, on propose le groupement des espèces *boteai* et *vaducrisensis*, d'une part et *plesai* et *ruffoi*, d'autre part, en deux groupes. La note s'achève par les conclusions les plus importantes qui résultent des études récentes sur les *Bathynella* d'Europe.

**BIBLIOGRAPHIE**


SERBAN, E., COINEAU, N. & DELAMARE DEBOUTTEVILLE, CL. 1971. Les Gallo-
LES BATHYNELLA DE ROUMANIE: 2ième PARTIE


Stenasellus bragai n. sp., Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines d'Espagne méridionale

par

Guy MAGNIEZ

SUMMARY

Stenasellus bragai n. sp., Crustacea Isopoda Asellota from subterranean waters of Southern Spain

This small species has been round in the underflow of Guadalquivir River (Jaén Province). It belongs to the phyletic line of Stenasellus breuili Racovitza, distributed in the underground waters of the Iberic Peninsula.

Origine du matériel: Cette nouvelle espèce a été capturée, en août 1972, par Monsieur Claude Bou, au cours de ses prospections des eaux souterraines d'Espagne méridionale, par le procédé des sondages tubés Bou-Rouch, dans le Guadalquivir, à environ 10 km en amont du confluent de celui-ci avec le Guadiana Menor (un peu en aval du barrage supportant la route de Torreperogil à Peal-de-Becerro, province de Jaén), (renseignements aimablement communiqués par M. Cl. Bou, que je remercie de la confiance qu'il me témoigne en mettant ce matériel à ma disposition).

La nouvelle espèce est dédiée au regretté Docteur José Maria Braga, de Porto, en raison de la contribution éminente qu'il a apportée à la connaissance des Asellotes d'eau douce et singulièrement des Sténasellides.

Lot capturé: 3 ♂ adultes de 3,2; 2,9 et 2,5 mm; 1 ♀ adulte à poche incubatrice vide de 3,2 mm; 2 ♀ adultes au repos génital de 3,4 et 3,3 mm; 6 jeunes de 2,3; 1,9; 1,9; 1,8; 1,8 et 1,7 mm et 2 pulli de 1,1 mm, sans péréiopodes VII.
Caractères généraux: St. bragai n. sp. est le plus petit Stenasellus connu, les plus petites formes décrites précédemment atteignant 5 mm. Parmi les Sténasellides, on connaissait déjà la forme naine *Magniezia studinsorum* Sket des sources de Kedougou (Sénégal), tandis que le plus grand *Stena-sellidae, St. costai* Lanza, Chelazzi et Messana de Somalie dépasse 25 mm. La nouvelle espèce montre une nette adaptation à la vie psammique: tégument membraneux et peu induré, corps grêle (coefficient d'allongement de 5-6), appendices grêles et fragiles (fouet des A1, A2, péréiopodes et uropodes cassés chez la plupart des individus), chétotaxie générale très réduite.

Céphalon subtrapézoidal un peu plus large que long, à bord rostral légèrement concave et angles rostraux très atténués. Moitié antérieure du corps nettement moins large que la postérieure (du péréionite V au pléon) sauf chez la ♀ à poche incubatrice, dont les péréionites II, III et IV sont élargis. Régions pleurales des péréionites étroites et coxopodites II-VII libres et normalement développés (comme chez *St. virei*). Pléonites libres I et II relativement peu développés en longueur. Pléotelson allongé, à pointe caudale marquée (fig. 2).

Appendices céphaliques: Antennules avec jusqu'à 10 articles au fouet et 3 lames olfactives de 100-105 μ sur les distaux (5 articles et 1 L.O. seulement chez les jeunes de 1,9 mm), (fig. 7).

Antenne avec squama bien développée sur le 3ème article de la hampe (fig. 4). Fouet d'une quinzaine d'articles chez un individu de 1,9 mm.

Mandibule très recourbée, typique (fig. 15), avec palpe triarticulé très grand; processus inciseur et lacinie mobile normaux, chétotaxie réduite sur la partie molaire.

Maxillule normale, à lobe externe portant une douzaine de fortes épines barbelées distales de 30μ et des sètules sur les marges latérales; lobe interne avec 3 fortes tiges rameuses de 40μ et une soie simple moitié moins longue sur la marge distale; marge externe garnie de sètules.

Maxille trilobée normale. Lobe externe avec une rangée distale de 10 lames falciformes pectinées sur le bord interne et décroissant de l'extérieur

Planché 1:
1. Dactylopodite du péréiopode 2 droit, du ♀ de 2,9 mm; e = 33μ.
2. Région postérieure (segments thoraciques 7 et 8, pléonites 1 et 2, pléotelson et uropodes) d'un individu de 1,9 mm; e = 200μ.
3. Région antérieure (céphalon, péréionites libres 1 et 2 = segments thoraciques 2 et 3) de la ♀ adulte de 3,3 mm; e = 200μ.
4. Troisième article de la hampe de l'antenne gauche du ♀ de 3,2 mm, montrant la squama; e = 50μ.
5. Péréiopode 1 gauche du ♀ de 3,2 mm; e = 50μ.
6. Péréiopode 1 droit de la ♀ à marsupium de 3,2 mm; e = 50μ.
7. Extrémité d'une antennule d'un individu de 1,9 mm; e = 50μ.
STENASELLUS BRAGAI n. sp.
vers l'intérieur; lobe moyen avec 6-7 tiges identiques aux précédentes; lobe interne bifide distalement, portant une dizaine de tiges barbelées, implantées sur deux rangs distaux et de fines soies sur la marge interne.

**Maxillipèdes:** Typiques de *Stenasellidae*, sans épipodite, portant un oostégite subéniforme glabre de 370μ de long et 150μ de large chez la ♀ à poche incubatrice. Endite avec 2 crochets rétinaculaires.

**Périmpodes I:** Exceptionnellement grêles (tant chez le ♂ que chez la ♀, leur diamètre est du même ordre que celui de la hampe de l'antenne), (fig. 5 et 6). Propodite non renflé, avec 2 tiges simples sur la marge sterno. Dactylopodite avec 1 seule tige sterno insérée juste sous l'ongle.

**Périmpodes II à VII:** Très grêles et fragiles, à chétotaxie très réduite, sauf pour les soies sensorielles de la crête tergale des basipodites. Dactylopodites avec une seule épine sterno subunguée (fig. 1). Les coxopodites II, III et IV portent de grands oostégites membraneux chez la ♀ à marsupium et des oostégites non fonctionnels en forme de languettes subquadrangulaires, semblables à ceux de *S. virei*, chez les ♀ adultes au repos génital. Une paire de papilles génitales bien développées insérées à l'angle interne des coxopodites VII chez les ♂.

**Périmpodes II ♀:** Subtriangulaires, petits et indépendants (fig. 10).

**Périmpodes I ♂:** Protopodite subquadranulaire, sans rétinacle, avec des sètuës sur la marge latérale; exopodite subquadranulaire avec une rangée de 4-6 tiges légèrement plumeuse sur la marge interne distale et 3-6 sètuës distales (fig. 8).

**Périmpodes II ♂:** Protopodite subtrapézoïdal avec une forte épine submarginale sterno (fig. 9). Exopodite petit, mais fortement musclé. Endopodite à article proximal long et grêle; article distal en masse, très développé. Un double bombement interne porte de fines soies qui font saillie par l'orifice effèrent distal. L'organe copulateur est armé d'une rangée subdistale sternale, puis marginale externe de 7 épines courtes et épaisses (fig. 11).

**Périmpodes III:** Exopodite (opercule) très allongé; endopodite ovale petit et charnu (fig. 12).

---

**Planches II:**
8. Périmpode 1 droit du ♂ de 2,9 mm; e = 50μ.
9. Périmpode 2 droit du même, face tergale. Les deux lèvres de l'orifice effèrent distal de l'organe copulateur ont été artificiellement écartiées; e = 50μ.
10. Périmpode 2 droit de la ♀ à marsupium de 3,2 mm; e = 100μ.
11. Endopodite du périmpode 2 gauche, face sternale, du ♂ de 3,2 mm. L'organe copulateur n'est pas déformé (comparer avec la fig. 9). L'orifice affèrent proximal et la rangée de courtes épines submarginales distales sont visibles; e = 50μ.
12. Périmpode 3 droit de la ♂ de 2,9 mm; e = 200μ.
13. Périmpode 5 droit de la ♀ à marsupium de 3,2 mm; e = 100μ.
14. Périmpode 4 gauche du ♂ de 2,9 mm; e = 200μ.
15. Mandibule gauche du ♂ de 3,2 mm; e = 50μ.
STENASELLUS BRAGAI n. sp.
Pléopodes IV: Exopodite lamelleux, long et large, avec suture interarticulaire très oblique; quelques courtes soies marginales distales; endopodite ovalaire, petit et charnu (fig. 14).

Pléopodes V: Exopodite induré, en massue, plus long et aussi large que l'endopodite; une aire glandulaire couverte d'écailles cuticulaires pectinées sur la marge interne-distale; endopodite ovalaire charnu et respiratoire, comme les endopodites III et IV (fig. 13).

Uropodes: biramés normaux, mais bien plus courts que le pléotelson (fig. 2).

Affinités:
1. *Stenasellus bragai* n. sp. possède tous les caractères importants qui définissent les *Stenasellidae*: grand développement des pléonites libres I et II, *squama* sur A2, mandibule recourbée, maxillipèdes sans épipodite, endopodite des pléopodes II débiarticulé, etc.

2. L'architecture du pléopode II et des autres pléopodes permet d'inclure cette espèce dans le genre *Stenasellus s. str.* (cf. Magniez 1974).

3. Les détails de structure (épines distales sur l'organe copulateur, aspect des pléopodes I, les pléopodes IV et V), montrent qu'il s'agit d'une espèce de la lignée ibérique de *St. breuili et St. galhanoge*.

4. *St. bragai* n. sp. est une forme naine, adaptée à la vie psammique. Du point de vue écologique, on peut la rapprocher d'Asellidae, comme *Proasellus walteri* (Chappuis), *Psammaseullus capitatus* Braga, *Synaseullus barcelensis* Noodt et Galhano ou de *Microparasellidae* comme les *Micropardarvon*, qui occupent des biotopes de même type.

5. Dans une publication précédente (Magniez 1974), j'ai noté (p. 43) la découverte et (p. 48, fig. 10, n° 24, *Stenasellus* sp. nov. 1), la localisation géographique de *St. bragai* n. sp..

RÉSUMÉ
Cette très petite espèce a été capturée dans la nappe phréatique du Guadalquivir (province de Jaén). Elle appartient à la lignée de *Stenasellus breuili* Racovitza, répandue dans les eaux souterraines de la péninsule ibérique.

BIBLIOGRAPHIE


La léthargie chez les Chiroptères cavernicoles d’Afrique Centrale

par

Michel ANCIAUX de FAVEAUX*

SUMMARY

Lethargy in the cavernicolous Chiroptera in Central Africa

From his personal research undertaken in the subterranean field (natural and artificial cavities) in Shaba (ex-Katanga, in S.E. Zaire) and Rwanda, the author briefly defines the macroclimate of the prospected regions as well as the microclimate of the subterranean habitat (humidity and temperature).

A reversible hypothermia has been noticed in the dry season only (from May till August) in eleven species of troglophile Chiroptera belonging to the following families: Rhinolophidae (7 species of Rhinolophus), Hipposideridae (only Hipposideros ruher) and Vespertilionidae (Miniopterus inflatus rufus, Miniopterus schreibersi arenarius & M.s. natalensis, Myotis tricolor).

No sign of lethargy has been noticed in the Megachiroptera (Lissonycteris angolensis, Rousettus aegyptiacus leachi), Emballonuridae (Taphozous perforatus sudani), Hipposideridae (Cloeotis percivali australis) or Nycteridae (3 species of Nycteris).

There could be correlations between lethargy and breeding if one takes into account the phenomena of late ovulation and delayed implantation.

The entry into lethargy is not caused by the scarcity of food. It does not concern all the individuals of a colony or in various populations of a cave. The degree of humidity appears to be more important than the temperature as far as the conditions for hibernation are concerned.


De novembre 1965 à juin 1968, nous avons étudié les Chiroptères du Rwanda.

Une synthèse de nos recherches a fait l'objet de deux thèses de Doctorat (Anciaux, 1972 a & b).

* Institut des Sciences Biologiques Département Vétérinaire Laboratoire de Parasitologie Université de CONSTANTINE (Algérie).
CAVITÉS EXPLORÉES

A. Dans le Haut-Katanga (Shaba)

Nous avons visité, souvent à plusieurs reprises, 52 grottes calcaires et galeries souterraines artificielles qui se répartissent comme suit:

— région de Lubumbashi (ex-Elisabethville): grotte de Baya et 5 caniveaux d’évacuation d’eaux sous les routes;
— région de Likasi (ex-Jadotville): grotte de Kakontwe, grottes de Pempéré (au nombre de 14; surtout grotte Mwanga) et une galerie mineière (cuivre);
— région de Kambove-Shinkolobwe: Mulungwishi (4 grottes), Tantara (6 grottes), Kalumbu (Kabolela), Kambove (2 grottes dans le domaine Swanepoel) et une galerie mineière (Shinkolobwe);
— région de Lubudi: grottes de Kyantapo, Kyamakonde, Kandu, Mpopola, Mulonga, Kyasala, Lusolo et Kaboyaboya;
— loin de centres urbains: Kakanda (grotte de Kondo et galerie mineière), Mwela-Pande (grotte Tshamakele), Mont Kibwe, Kiwakishi, Parc National de l’Upemba (grotte Kasoma), Tshamalenge, Mwadingusha (galerie le long d’une conduite forcée).


Certaines grottes verticales (gouffres) sont d’accès très difficile: leur exploration a été rendue possible grâce à la collaboration de nos amis de la Société de Spéléologie du Katanga qui ont mis leur enthousiasme à notre service, spécialement de 1958 à 1960.

B. Au Rwanda

Le milieu souterrain se caractérise par trois types de cavités:

1. Petites grottes ou fissures granitiques
   — Grotte de Birambo (coordonnées 02°28’S. & 29°40’E.): faille rocheuse sur la rive gauche de la rivière Mwogo, commune de Kinyamakara, près de Butaré (= ex-Astrida).
   — Grotte de Nyumba (coordonnées 02°38’S. & 29°42’E.): petite cavité à mi-hauteur d’une profonde dépression; couloir d’environ un mètre de haut, d’une dizaine de mètres de long, terminé par une petite salle très exiguë et obscure avec une flaûque d’eau permanente.
   — Fissures dans de gros blocs granitiques érodés à Nyankokoma (colline Nyabinyenga: coordonnées 02°18’S. & 29°41’E.), au N.W. de Nyanza; nous y avons capturé un Molossidé assez rare, Tadarida fulminans (Thomas, 1903): une femelle dans une colonie d’une dizaine d’individus, le 6 février 1966. Sous les rochers existent également des “trous à hyènes”.

2. Grottes volcaniques (régions de Kisenyi et de Ruhengeri)
   Trois grottes de lave à Musanse (près de Ruhengeri: coordonnées 01°30’S.,
& 29°38'E.): tunnels plus ou moins rectilignes, disposés suivant un axe nord-sud, à quelques mètres sous la surface du sol, avec une hauteur moyenne de 3 à 5 m; leur parcours est fréquemment interrompu par des éboulements qui ont déterminé de petites dépressions envahies par des épineux; sur les bords de ces pseudo-dolines, les *Dracaena* constituent un bon repère pour localiser les entrées des grottes.

Leur formation relativement récente (toujours plus un million d'années) a empêché l'installation d'une vraie faune cavernicole (Jeannel, 1961).

3. **Cavités artificielles**
   - Anciennes galeries de prospection minière dans des gisements de cassitérite, à Lugarama (coordonnées 01°44'S. & 30°27'E.; alt. 1.500 m).
   - Caniveaux sous route pour l'évacuation des eaux de pluie, à Kakitumba (coordonnées 01°03'S. & 30°28'E.), à la frontière de l'Uganda.

**CLIMATOLOGIE**

A. **Régime climatique général (macroclimat)**

1. **Katanga**
   Le climat *haut-katangien*, assez homogène, appartient au type *Soudano-guinéen* (tropical semi-humide) au point de vue de la répartition des pluies. L'indice pluviométrique moyen se situe entre 1.000 et 1.300 mm. À Lubumbashi (alt. 1.229 m; coordonnées 11°39'S. & 27°28'E.), la température moyenne annuelle est de 20,5 à 21,4°C; pour la température moyenne mensuelle, les minima sont compris entre 15,2 et 16,6 tandis que les maxima varient entre 24,3 et 25°C.

   Le rythme des saisons peut se résumer comme suit: d'octobre à avril (mai), saison des pluies (parfois interrompue par une petite saison sèche, en janvier); de mai à septembre (octobre), grande saison sèche, aride, particulièrement fraîche en mai-juin (en raison de l'altitude moyenne supérieure à 1.000 m).

   Cette aire climatique se prolonge vers le Nord-Est (Tanzanie occidentale), vers l'Ouest (Angola) et vers le Sud (Zambique).

2. **Rwanda**
   Le sous-climat *ruandien* relève du type *Ougandien*; il est caractérisé par 7 mois très pluvieux, avec une saison sèche de juin à septembre. La température moyenne annuelle se situe entre 15 et 18°C (en raison de l'altitude moyenne d'environ 1.400 m).

   Régime des saisons: petite saison sèche en janvier-février; grande saison sèche de la mi-juin à septembre; saison des pluies de la fin septembre à la mi-juin.
B. Microclimat dans le domaine souterrain

1. Humidité relative
   a) Katanga
      De 95 à 100%, sauf dans les grottes sèches (Baya, Kasowena et Kiwakishi).

   b) Rwanda
      — Grottes granitiques (Birambo, Nyumba): plus de 95% dans les salles terminales.
      — Grottes de lave (Musanse): dans la grotte I, de 84 à 90%, avec beaucoup d’eau suintant de la voûte; dans la grotte II, 86%.

2. Température (en degrés centigrades)
   En règle générale, la température d’une grotte correspond à la température extérieure moyenne annuelle.
   Alors que dans les grottes peuplées de troglobies en Europe et en Afrique du Nord, la température moyenne est de 10,7° (Jeannel, 1926), celle des grottes du Zaïre (= ex-Congo belge) est beaucoup plus élevée (variant entre 18 et 27°), ce qui explique la pauvreté de la faune troglobie terrestre (Leleup, 1956).

   a) Katanga
      1° Grottes de grandes dimensions
      Dans la grotte de Kakontwe (avec lac souterrain): le 8 mai 1965, 21,5 (air) et 22° (eau); le 15 mai 1957, 23 (air) et 23,5° (eau); le 12 juillet 1957, 24° air (à 9 h. du matin, température extérieure 9,5°); le 11 septembre 1957, 22 (air) et 23,4° (eau).
      Nous avons enregistré les températures de l’air dans 11 grottes; ces mesures varient entre 19,5 et 24° au cours de l’année, et se répartissent comme suit: février (24°), avril (22°), mai (21, 21,5, 22 et 23°), juin (21,5°), juillet (19,5, 20, 22, 23 et 24°), septembre (22°).
      L’isolement microclimatique de quelques grottes n’est pas totalement réalisé: nous avons noté des températures plus basses en saison sèche (de mai à juillet) où les nuits sont très fraîches à l’extérieur (jusqu’à 3 et 2° C.).

      2° Grottes moins profondes (massif de Pempéré)
      — Grotte Katembavikulu: le 30 juin 1964, 16° (air) et 18,5° (eau); le 31 août 1958, 23 (air) et 19° (eau). Le fossé d’eau (nappe phréatique) avait, le 3 octobre 1959, un pH de 7,5 en eau claire, et de 7,2 en eau boueuse; il est peuplé de très nombreux Amphipodes troglobies (Ingolfiella leleupi Ruffo, 1951).

   b) Rwanda
      1° Grotte de Nyumba: le 1 février 1966, 23° (air), à 5 mètres de l’entrée.
2° Grottes volcaniques de Musanse
- Grotte I (7 juin 1966): vers le milieu du tunnel, 84% d'humidité; thermomètre (sec 18,3°, humide 16,6°). Aux deux tiers de la galerie, 90% d'humidité; thermomètre (sec 17,7°, humide 16,6°).
- Grotte II (8 juin 1966): humidité de 86%; thermomètre (sec 17,7°, humide 16,1°).
  Isolement thermique fort relatif.

3° Cavités artificielles (Verschuren, 1965)
- Caniveau sous route (Kakitumba): le 9 février 1960, à 11 h., température extérieure (max. 28,5 et min. 20°); dans le drain, max.-min. 27 et 20°.
- Mine de cassitérite à Lugarama: le 30 avril 1960, 23° C.

Remarque

Les individus léthargiques sont habituellement localisés dans des renfoncements où l'air est presque immobile.

CHIROPTÈRES TROGLOPHILES DU KATANGA ET DU RWANDA

En dehors de la saison sèche nous n'avons trouvé aucune espèce en vraie léthargie.

En saison froide (sèche), seuls les Minioptères manifestent une léthargie profonde qui affecte la presque totalité des individus composant les colonies. Chez les autres espèces, on observe rarement des colonies entières en état de torpeur; le sommeil hypothermique atteint quelques individus qui s'isolent alors des colonies; d'autres, même solitaires, restent actifs.

Nous n'avons décelé aucun signe de léthargie chez les 7 espèces cavernicoles suivantes: Lissonycteris angolensis (Bocage, 1898), Rousettus aegyptiacus leachi (A. Smith, 1829), Taphozous perforatus sudani (Thomas, 1915), Nycteris aethiopiea Dobson, 1878, Nycteris macrotis Dobson, 1876, Nycteris thebaica E. Geoffroy, 1818 et Cloeotis percivali australis Roberts, 1917.

Nos observations positives concernent les familles suivantes: Rhinolophidae, Hipposideridae et Vespertilionidae.

A. RHINOLOPHIDAE

1. Rhinolophus blasii empusa (Andersen, 1904)
   Un mâle, profondément endormi, au milieu d'une colonie léthargique d'Hipposideros ruber (des deux sexes), le 31 mai 1962, dans la grotte de Kondo (coordonnées 10°47'S. & 26°36'E.).

2. Rhinolophus clivosus zuimensis Andersen, 1904
   Une femelle, à l'écart d'autres Rhinolophidés (un Rhinolophus hildebrandti mâle et deux Rhinolophus landeri lobatus femelles) également endormis, le
21 juin 1959, dans la grotte Mwanga, à Pempéré (coordonnées 10°58’S. & 26°39’E.).

   Au Katanga, colonies éveillées: le 22 avril 1959, 4 mâles et 7 femelles (parmi une cinquantaine d’individus) dans la grotte de Kondo; au sein d’une trentaine d’animaux de la même espèce, nous avons capturé 1 mâle et 6 femelles, le 18 décembre 1957, le long d’une conduite forcée, à Mwadingusha (coordonnées 10°45’S. & 27°14’E.).
   Au Rwanda, dans les grottes de lave de Musanse: grotte I, 4 mâles et 3 femelles, le 7 juin 1966; grotte III, 1 mâle et 2 femelles, le 10 juin 1966; aucun Chiroptère dans la grotte II, le 8 juin 1966. Tous ces Rhinolopes étaient bien endormis et isolés les uns des autres, très loin de la colonie de *Roussettus aegyptiacus leachi*, mais relativement près de *Miniopterus schreibersi arenarius* en léthargie.

4. *Rhinolophus hildebrandti* Peters, 1878

5. *Rhinolophus landeri lobatus* Peters, 1852
   Dans la grotte Kalumbu, un couple en plein sommeil, le 1 juillet 1959, à l’écart de la colonie qui était éveillée.

6. *Rhinolophus simulator* Andersen, 1904

7. *Rhinolophus swinnyi* Gough, 1908
   Dans les grottes du Katanga: à Pempéré (seulement des femelles, le 21 juin 1959) et à Lubudi (individus des deux sexes, les 18 juillet 1962 et 30 juillet 1957); ces Rhinolopes étaient isolés des colonies, engourdis.
B. HIPPOSIDERIDAE

1. Cloeotis percivali australis Roberts, 1917

2. Hipposideros caffer (Sundevall, 1846)
Espèce signalée au Rwanda (Verschuren, 1965).
Au Katanga, aucune observation, car nous attribuons notre matériel à l'espèce Hipposideros ruber (Noack, 1893).

3. Hipposideros commersoni (E. Geoffroy, 1813)
Au Katanga, 5 spécimens d'Hipposideros commersoni gigas (Wagner, 1845) ont été récoltés dans 4 localités par d'autres naturalistes; deux individus, accrochés à moins d'un mètre de la surface du lac souterrain de Kakontwe, le 5 juillet 1948 (Leleup, 1956). Aucune donnée sur la léthargie.
Au Rwanda, un seul Hipposideros commersoni marungensis (Noack, 1887) à Kisenyi (Schouteden, 1948).

4. Hipposideros ruber ruber (Noack, 1893)
Nos recoltes au Katanga nous ont fourni 87 mâles et 53 femelles, durant les mois de janvier à août.
Les seules observations positives que nous avons faites sur la torpeur hypothermique des Hipposideridés concernent Hipposideros ruber:
— des individus isolés, profondément endormis, dans des fissures du niveau supérieur de la grotte de Kakontwe, les 18 mai 1958 et 28 juin 1960;
— une colonie en léthargie (capture de 31 mâles et de 10 femelles), le 31 mai 1962, dans la grotte de Kondo.

C. VESPERTILIONIDAE

1. Miniopterus inflatus rufus Sanborn, 1936
Rares individus (2 mâles et 1 femelle), somnolents, dans des fissures de la grotte Kasoma (P. N. Upemba), le 13 août 1962, en compagnie de Miniopterus schreibersi natalensis.

2. Miniopterus schreibersi arenarius Heller, 1912
3. *Miniopterus schreibersi natalensis* (A. Smith, 1834)

Nos observations sont basées sur une très importante collection (245 mâles et 267 femelles) et sur un gros effectif (341 mâles et 260 femelles) de Minioptères qui ont été bagués par nous, et libérés assez loin de leurs gîtes (expériences de dépaysement au Katanga).

La presque totalité de nos captures (effectuées au sein de grandes colonies) a été faite durant les mois d’avril à août, c-à-d durant la saison sèche, dans les quartiers d’automne et d’hiver (20 grottes et 2 galeries artificielles).

**Colonies léthargiques dans les grottes du Katanga**

**Grotte de Kakontwe**
- 8 mai 1965: deux ou 3 Minioptères par fissure, nombreux individus sur les parois (un seul groupe de 4).
- 18 mai 1958: premiers individus bien endormis.
- 20 mai 1962: mâles isolés ou en petits groupes.
- 28 juin 1960: seuls les Minioptères (des deux sexes) dormaient; tous les autres Chiroptères remuayaient ou volaient.
- 8 et 12 juillet 1957: groupes de 2, 4, 5, 20 et jusqu’à 50 individus étroitement serrés sur les parois ou dans les fissures (plusieurs essaims formés uniquement de mâles; d’autres comprenant les deux sexes).

L’entrée en léthargie a lieu durant la première quinzaine de mai.

**Grottes de Pempéré**
- 21 juin 1959: importante colonie formant plusieurs gros essaims (des deux sexes) fixés contre les parois; réveil très lent lors de la capture (grotte Mwanga).
- 28 juin 1964: un très grand nombre (surtout des femelles) en léthargie (grotte Kasowena).
- 30 juin 1964: essaim composé des deux sexes (grotte Mwanga).
- 7 août 1960: quelques individus en état de torpeur; le gros contingent de la colonie avait déserté la grotte Mwanga.

Les Minioptères sont seulement présents de juin à août dans la grotte Mwanga (quartier d’hiver).

**Galerie minière de Likasi**
- 3 juin 1958: colonie endormie (des deux sexes).
- 26 août 1958: gros essaim de Minioptères légèrement endormis (capture de 24 mâles et de 72 femelles).

**Grottes de Lubudi**

**Grotte de Baya** (coordonnées 11°52’S. & 27°07’E.; alt. 1.300 m.)
- 14 mai 1956: colonie (des deux sexes) bien endormie.

**Grotte Kasoma** (Parc National de l’Upemba)
- 13 août 1962: individus des deux sexes, à peu près inertes, en compagnie de *Miniopterus inflatus rufus*, dans des fissures pariétales; un “harem” composé d’un mâle et de deux femelles dans une fissure.
Les Minioptères étaient rares de septembre à mars: seulement dans 4 grottes. En août-septembre (fin de la saison sèche), une migration aurait lieu vers les gîtes de reproduction (qui nous restent inconnus). Les mises bas non simultanées ont lieu au début de la saison des pluies, avec un décalage suivant des latitudes de plus en plus méridionales: mi-octobre (Katanga), début de novembre (Zambie & S.W.Afrique), de la fin octobre à la fin novembre (Transvaal) et au début de décembre (Natal).

Une fois la lactation terminée, les colonies de reproduction se disloquent vers la fin janvier, en vue de regagner les quartiers d'hiver entre fin février et début avril.

La copulation aurait lieu, en avril, avant la période de léthargie; durant le sommeil hypothermique, il y aurait une implantation différée d'environ 3 mois, comme c'est le cas en Europe pour Miniopterus s. schreibersi (Peyre & Herlant, 1963; Saint Girons & al., 1969) et en Australie pour Miniopterus schreibersi blepotis (Dwyer, 1963). La gestation ne débuterait que vers la fin juillet (fin de l'hibernation en Afrique australe).

4. Myotis (Myotis) tricolor (Temminck, 1832)

Solitaires au fond d'étroites fissures, en état de torpeur profonde, dans la grotte au Ruisseau, Tantara (un mâle, le 4 juin 1960) et dans deux grottes de Lubudi (2 femelles, le 18 juillet 1962; un mâle, le 30 juillet 1957). Un mâle, très peu actif, le 22 septembre 1957, dans la grotte de Kakontwe.

Nous avons observé deux cas d'étroit commensalisme avec Miniopterus schreibersi natalensis, dans la région de Lubudi: un Minioptère mâle au fond d'une fissure derrière 2 Myotis tricolor femelles, grotte de Kyamakonde, le 18 juillet 1962; un Myotis tricolor mâle avec plusieurs Minioptères, grotte de la Mulonga, le 30 juillet 1957.

**DISCUSSION**

Au Parc National Albert (Kivu: Zaïre), dans la grotte volcanique de Djomba (lat. 01°20'S.), une colonie de Rhinolophus clivosus en semi-léthargie, le 27 juin 1960: température de 15 et 15,5°C, humidité proche de 100%; température anale: 20,5° chez un Rhinolophe endormi, 38,2° chez un individu actif (Verschuren, 1967). Dans cette même grotte, un Myotis tricolor en semi-léthargie, le 24 octobre 1960 (c-à-d en saison chaude), suspendu librement au milieu d'une colonie éveillée de Rhinolophus clivosus femelles avec de petits jeunes (Verschuren, 1967).

Aucun signe de léthargie diurne chez Hipposideros caffer ni chez Hipposideros commersoni gigas, au Gabon; la thermorégulation varie seulement de quelques degrés (entre 31,5 et 35,5°) suivant les phases de repos et d'activité. Des expériences d'hibernation provoquées ont montré que les grands Hipposideros (H.gigas) restent constamment éveillés (même sous 4°C) en activant leur métabolisme, tandis que les petits Hipposideros (H.caffer) tombent dans un état d'hypothermie irréversible et meurent après 8 heures.
Il n'en est pas de même pour *Miniopterus inflatus*: cinq individus refroidis expérimentalement à 4°C, pendant 32 heures, ont montré une hypothermie profonde réversible; remis dans une température ambiante normale, ils ont repris leur vol (Brosset, 1969).

Chez *Miniopterus schreibersi arenarius*, Verschuren (1967) a étudié le comportement léthargique dans deux grottes de lave du Parc National Albert: au Mont Muvo (lat. 01°14'S.; alt. 1.950 m.), 4 mâles en profonde léthargie, le 20 septembre 1959, réveillés 20 minutes après leur capture (minima nocturnes de 13° dans la grotte et de 11° à l’extérieur); à Mugongo (lat. 01°30’S.; alt. 2.280 m.), un mâle et 2 femelles en léthargie presque totale, le 28 juin 1960, parmi des Rhinolophes très éveillés (température de la grotte, 15°; température anale chez un Minioptère endormi, 25°, et 37,2° chez un autre réveillé).

Chez *Miniopterus schreibersi natalensis*, au Transvaal (Van Der Merwe, 1970, 1973 a, b & c), dans la région d’Uitkomst, deux grottes sont fréquentées par les Minioptères en automne et en hiver: *American Cave*: lieu probable de l’accouplement, déserté ensuite lors de l’hibernation; de janvier à avril, la température est stable (autour de 17°C) et l’humidité varie entre 89 et 95%; *Long One Cave*: grotte d’hibernation (de mai à juillet). Les températures, plus basses que dans *American Cave*, seraient plus favorables à l’hibernation; par contre, il y a de très grandes variations dans le taux d’humidité, qui est généralement plus bas (entre 33 et 75%). Une température basse (même variable) serait donc un élément plus important qu’une haute humidité, dans le choix du site d’hibernation (Van Der Merwe, 1970). Il n’y a pas de période continue de léthargie: l’activité des Minioptères consiste surtout en déplacements à l’intérieur de la cavité, mais elle comporte également des fluctuations du nombre d’individus causées par des sorties vers d’autres grottes plus froides (à la suite de changements de température dans *Long One Cave*) et par des retours plus ou moins massifs (Van Der Merwe, 1970 & 1973). Nous avons fait les mêmes observations, avec d’autres espèces de Chiroptères cavernicoles, en Belgique (Anciaux, 1948). La différence entre les températures de *Long One Cave* et celles des Minioptères est de 0,2° durant la plus grande partie de l’hibernation, et de 3,1°C à la fin de la léthargie hivernale. La température anale des chauves-souris est toujours légèrement plus haute que celle de l’environnement (Van Der Merwe, 1970).

(Herlant, 1956). Chez *Hipposideros caffer guineensis* et chez *Rhinolophus landeri*, au N. Nigeria (lat. 10° N.), Menzies (1973) a démontré une implantation différée de décembre à janvier, c-à-d durant la saison sèche, sans toute- fois signaler des cas de léthargie; la gestation serait ainsi retardée, pour que la mise bas ait lieu à une époque où l'humidité augmente (favorisant ainsi une nourriture plus abondante pour les jeunes).


Le processus de torpeur hypothermique (léthargie plus ou moins profonde) chez les Chiroptères tropicaux, n'atteint pas toute une population chez une espèce donnée; en effet, on peut voir des individus éveillés et d'autres endormis dans une même grotte, et dans des conditions hygrothermiques semblables; il y aurait donc des "rythmes individuels dépendant de stimulations internes dont la nature est encore inconnue" (Brosset, 1961).

Chez les espèces insectivores, ce serait la privation de nourriture qui déclencherait le processus léthargique (Heim de Balsac, 1936; Dwyer, 1971). Ce n'est pas notre opinion; en effet, au Katanga, où il ne pleut presque jamais durant la saison sèche et où les nuits sont très fraîches, nous avons observé plusieurs espèces (susceptibles d'endurer un état léthargique) qui chassaient régulièrement quelques rares insectes près des grottes ou sur de plus grandes distances.

La fonction des essaims durant la léthargie (spécialement chez les Minioptères) est de stabiliser la température à un degré optimal, en vue de réduire les effets de changements thermiques; elle peut aussi limiter la perte d'eau évaporée et aider à maintenir une haute humidité (Davis, 1970).

**CONCLUSIONS**

La température des grottes d'Afrique centrale ne provoque pas l'entrée en léthargie; par contre, une humidité assez élevée paraît nécessaire.

L'absence de nourriture n'explique pas le sommeil hypothermique.

La gestation peut être retardée chez les espèces manifestant une potentialité léthargique.

Dans les colonies de Mégachiropères cavernicoles (*Lissonycteris angolensis*...
et Rousettus aegyptiacus leachi), on n’observe jamais de torpeur; cela provient du fait que ces chauves-souris sont des homoathermes presque parfaits, capables de maintenir une haute température corporelle sous des températures ambiantes variables (même basses), pourvu que l’ingestion régulière de nourriture maintienne leur métabolisme à un haut niveau (Kulzer, 1965).

Les espèces cavernicoles des genres Miniopterus, Myotis et Rhinolophus sont des homoathermes facultatifs, pouvant entrer en léthargie en fonction de conditions écologiques particulières. Peut-être y a-t-il là un fondement génétique?

Hipposideros ruber semble être la seule espèce, chez les Hipposidériidés, qui manifeste une hypothermie réversible.

RÉSUMÉ

L’auteur expose ses recherches personnelles dans le domaine souterrain (grottes et cavités artificielles), au Katanga (S.E-Zaïre) et au Rwanda. Il définit brièvement le macroclimat des régions prospectées, ainsi que le microclimat des abris souterrains (humidité, température).

Une hypothermie réversible a été observée seulement en saison sèche (de mai à août) chez 11 espèces de Chiroptères troglrophiles appartenant aux familles suivantes: Rhinolophidés (7 espèces de Rhinolophus), Hipposidériidés (uniquement Hipposideros ruber) et Vespertilionidés (Miniopterus inflatus rufus, Miniopterus schreibersi arenarius & M.s. natalsensis, Myotis tricolor).

Aucun indice de léthargie n’a été relevé chez les Megachiropères (Lissonycteris angolensis, Rousettus aegyptiacus leachi), chez les Emballonuridés (Taphozous perforatus sudani), chez Cloeotis perivali australis (Hipposidérié) et chez les Nycteridés (3 espèces de Nycteris).

Des corrélations entre la léthargie et la reproduction semblent possibles, si on tient compte des phénomènes d’ovulation retardée et d’implantation différée.

L’entrée en léthargie n’est pas déterminée par la pénurie de nourriture. Elle ne concerne pas tous les individus au sein d’une même colonie ou dans diverses populations d’une même grotte. Le taux d’humidité apparaît plus important que la température, pour créer les conditions favorables à l’hibernation.

BIBLIOGRAPHIE

AELLEN, V. - 1971. Communication personnelle. (in littéra, 2 février.)


Thèse Doctorat Université Paris VI, 2 vols., 429 pp., 35 pp. de bibliographie, tableaux, cartes.
Books Received


Karst territories in Slovakia cover relatively extensive areas and the type of plateau karst with almost complete representation of karst belongs to the most classically developed forms. One such territory is the Silica plateau which orographically belongs to the Slovak karst. The geomorphological research has been made by detailed mapping on 1:25,00 scale in five selected profiles in such a way as to intercept all existing forms in their genetic interrelation. From these profile territories detailed maps are produced. Attention is then given to the rocks that are subject to karstification and the physico-geographical elements of the land that exercise influence on the process. In determining the genesis of the territory much assistance was forthcoming from the evaluation of geological borings.

This volume is oriented at fixing, on the basis of the rock properties, the degree of their karstification and their differentiated manifestation of this relief and in elaborating the methods of development of karst forms so as the present a complete picture of the geomorphological development of the territory being studied. The Silica plateau is located in the southeastern portion of Slovakia. Climatically the territory belongs to the moderate climate zone and the tablelands can be classed as moderate continental; moderately warm and moderately humid. From the hydrological aspect the territory is a typical karst form with subterranean drainage without any superficial river network on the plateaus. The karst territory is intersected by the allochthonous stream of the Slaná River which creates a deep canyon and becomes the principal draining system of the western section.


This book presents a survey of the present state of speleological research in one of Germany's largest karst regions, the Schwäbische Alb (Swabian Jura). Smaller karst areas, the Dinkelberg and the valley of the Wutach, as well as artificial caves and mines in the Black Forest and in the Sweetwater-Molasse
north of Stockach are also mentioned for purpose of comparison. Both from a perusal of the literature and from the results of collections of the author from 1962 to 1974 nearly 400 invertebrate taxa were obtained from more than 100 caves and springs. These represent approximately 200 taxa of trogloxenes; 65 taxa of troglophiles; and 27 taxa of troglobionts. Other groups comprise 103 taxa. Along with the systematic list are summaries of the ecology and behavior of the taxa studied.

New for science among the collected species are:

*Plusiocampa dobati* Condé in litt., *Pseudosinella lamperti germanica* Da Gama 1973. Redescriptions could be made of *Onychiurus handschini hussoni* Denis emend. Gisin 1965, *Onychiurus paradoxxus* (Schaffer 1900) [see Gisin 1964] and of *Pseudosinella lamperti* (Schaffer 1900) [see Gisin 1963]. A redescription of *Asellus (Proasellus) cavaticus* Schiodte 1871 is being prepared by Dr. H. E. Gruner/Berlin. The following species turned out to be new for Germany: *Eudorylaumus humilior* Andrassy 1959 (Nematodea, Eudorylaimidae), *Lepthyphantes pisai* Miller 1951 (Araneae, Linyphiidae [see Wiehle 1965] and *Rhagidia gineti* Cooreman 1959 (Acari, Rhagidiidae).

A list of the investigated caves and springs and a register of the species and subspecies form the conclusion of the paper.

Abstracts


The atyid shrimp, *Typhlatya monae*, previously known only from Isla Mona, Puerto Rico, and Barbuda, is reported from La Furnia de Los Corrales, Provincia de San Pedro de Macoris. *Macrobrachium crybelum* is described as a new palaemonid species from several Dominican caves, but shows no adaption to a troglobitic existence.


This new genus and species is described from Gorman Cave, San Saba County and Roaring Springs; Motley County, Texas. This is the first North American record for the Bathynellacea.

The gastrointestinal tracts of 255 cave-collected *Eurycea lucifuga* from the southeastern United States were examined. 114 specimens were infected with parasites, including one protozoan, two trematodes, one cestode and six nematodes. Of the eleven parasite species, seven represent new host records.


The sedimentary history of the Walli Caves (Australia) began with the deposition of finely laminated clay during the latter part of bedrock development in the phreatic zone. After aeration and entrance development, entrance facies accumulated, and this was followed by the deposition of large amounts of fluvial and lacustrine deposits. Episodic fluvial erosion of these deposits then took place, and flowstone was formed extensively during periods between each active erosion phase to produce a striking sequence of suspende flowstone sheets.


Between 1969 and 1974 the members of the Grupo Espeleológico Vizcaíno carried out massive explorations in the karstic massif of Ezkubaratz (Mañaria, Vizcaya). This is an account of these explorations. 140 caves have been catalogued, and comprehensive reports compiled of the geologic and geomorphologic observations, studies of surface and underground streams of water, measurement of stream volume, chemical composition of water, temperature, etc. Extensive maps are included for all the major caves.


Two caves in West Virginia and one in Virginia were investigated to determine the presence of imperfect fungi. Nineteen imperfect genera were recovered by employing the following techniques: soil dilution; Rossi - Cholodny slide; Warcup soil plate; air sampling; cave water sampling; percolating water sampling; and isolations from various debris in caves. The most frequently recovered fungi resided in the genera *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Curvularia* and *Penicillium*. Most fungi appeared to enter the caves by percolating water and/or circulating air in the caves. The above fungi were grown in liquid and agar cultures at 25°C and at a temperature which approximated that of the caves - 12°C. Growth as determined by dry weights showed that *Aspergillus*, *Penicillium* and *Alternaria* grew as well or better at 12°C, whereas *Cladosporium* and *Curvularia* grew better at 25°C.

In the material from the underground system of the river Pivka in Slovenia, Yugoslavia, the author has discovered the following new species: Rhyacodrilus sketi, Psammoryctides hadzii and Potamothrix postojnae from the cave of Planina (Planinska jama).


Planarians from Deadhorse Cave, Skamania County, Washington, identified as Polycelis coronata, show certain behavioral differences from epigean Polycelis collected at various Washington sites. Cave worms have a greater tendency to float on the surface of water than epigean worms. This difference may be due to retention of night-day distinction by epigean worms but lacking in cave worms, and relaxed predation and reduced selective pressures, particularly against daytime-floaters.


Three species of these beetles live in North America. One, Brathinus nitidus, ranging from Newfoundland and Wisconsin south to Alabama, is known to be associated with cave habitats as a troglophile, in Nova Scotia, New York, and southeastern United States.


Qualitative observations on the ecology of Procambarus erythrops are given. The energy funnel effect of sinkholes is noted, and trophic observations of Sim's Sink, type locality of this species are given. A specialized troglobiont, Troglocambarus maclanei, appears to occupy zones of lower energy availability.


Agastoschizomus huitymoltitilensis is described for Sotano de Hyitymolotitla, Mexico, and Schizomus pallidus for Cueva de Macinga, Veracruz. These may be troglobitic. S. tribobatus from Crutas del Cocona, Tabasco and S. lanceolatus from Cueva del Oiabdo, Veracruz, are troglophilic. A new family the Protoschizomidae, is erected to include the genera Agastoschizomus and Protoschizomus.
5 The Editors reserve the right to refuse any manuscript submitted, whether on invitation or otherwise, and to make suggestions and modifications before publication. Submitted papers should be in a final form ready for publication. All corrections in the proofs other than printing errors are at the author’s expense.

6 Bibliographical references should be listed in alphabetical order at the end of the paper.

7 References to periodicals should include the following elements: name(s) and initial(s) of author(s); year of publication; title of the paper; title of the periodical; volume number (Arabic numerals); first and last page number. For periodicals the recognized abbreviations laid down in the “World List of Scientific Periodicals 1900-’60” (London, 1965) and “World Medical Periodicals” (World Medical Association, New York, 1961) should be used. Example: HALBERG, F., 1963. Periodicity analysis. A potential tool for biometeorology. Int. J. Biometeor., 7 : 167-191.

8 References to books should include: name(s) and initial(s) of author(s); year of publication; exact title; name(s) of publisher; town of publication; page number (where pages are specifically cited). Example: SOLLBERGER, A., 1965. Biological Rhythm Research. Elsevier Publ. Co. Amsterdam.

9 References should be cited in the text in parentheses by the name(s) of author(s) followed by the year of publication, e.g. “(Jones, 1961)” except when the author’s name is part of the sentence, e.g. “Jones (1961) has shown that . . .” If there are more than two authors, it is in order to put “et al.” behind the first name, e.g. “Smith et al., 1961”.

10 Each table should be typed on a separate sheet of paper. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Table 1, Table 2, etc.” and attached to the end of the text. Should a table not be an original, the exact reference should be quoted. Tables should be supplied with headings and kept as simple as possible and should be referred to in the text as “Table 2”, etc.

11 Figures (including photographic prints, line drawings in black Indian ink on strong white or transparent paper, and maps) should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Fig. 1, etc.” and attached to the text behind the tables. Graphs and diagrams should be large enough to permit reduction to a size of 10 x 10 cm (4 x 4 inches). Legends for figures should be listed consecutively on a separate sheet of paper. Photographs can be easily reproduced in offset print but should be unmounted, glossy prints, permitting reduction to a size of 10 x 10 cm without effecting legibility. Authors will be asked to contribute to the cost of excessive illustrations and elaborate tables. The cost of reproducing coloured plates must be met in full. Estimates may be obtained in advance.

12 For further instructions in preparing manuscripts for publication, authors should use the “Style Manual for Biological Journals” (Amer. Inst. Biol. Sci., Washington, D.C. 1964).

13 Articles accepted by the Editor-in-Chief will become the property of Swets & Zeitlinger B.V., Amsterdam. No article or any part thereof may be reproduced in whatever form, without the written permission of the Publisher.

14 The Editors and the Publisher of the International Journal of Speleology are not responsible for the scientific content and statements of the authors of accepted papers.

15 Reprints may be ordered when proof is returned.
CONTENTS

J. Martini and J. Kavalieris:
The Karst of the Transvaal (South Africa) .......................... 229

John D. Bourne:
Notes préliminaires sur la distribution spatiale de Meta menardi, Triphosa
dubitata, Triphosa sabaudiata, Nelima aurantiaca et Culex pipiens au sein
d'un écosystème cavernicole (Grotte de la Scierie: Hte.-Savioe).
<A preliminary note on the spatial distribution of Meta menardi, Triphosa
dubitata, Triphosa sabaudiata, Nelima aurantiaca and Culex pipiens within
a cave ecosystem (Grotte de la Scierie: Haute-Savioe)> .................. 253

Eugène Serban:
Sur les Bathynella de Roumanie: B. (B.) boteai Serban, B. (B.) vaducrisensis
N. Sp., B. (B.) plesai Serban et B. (B.) motrensis Serban (Bathynellacea
lacea, Bathynellidae) Deuxième partie. [On the Bathynella from Romania:
B. (B.) boteai Serban, B. (B.) vaducrisensis N. Sp., B. (B.) plesai Serban
et B. (B.) motrensis Serban (Bathynellacea, Bathynellidae). Part II] .... 269

Guy Magniez:
Stenasellus bragai n. sp., Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines
d'Espagne méridionale. [Stenasellus bragai n. sp., Crustacea Isopoda Asellota
from subterranean waters of Southern Spain] ......................... 285

Michel Anciaux de Faveaux:
La léthargie chez les Chiroptères cavernicoles d'Afrique Centrale. [Le-
thargy in the cavernicolous Chiroptera in Central Africa] ............... 291

Books Received and Abstracts ........................................... 305