

550.5
F612

P. S. U. LIBRARY
MAR 3 1977
DO NOT REMOVE
FROM SHELF

International Journal of Speleology

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

Advisory Board:

V. Aellen, Genève	F. Habe, Postojna
J. de Almeida Fernandes, Lisboa	P. J. Halicki, Tallahassee, Fla.
K. Anagnostides, Thessaloniki	H. Kessler, Budapest
E. Balcells, Barcelona	R. W. Mitchell Lubbock, Texas
Th. C. Barr, Lexington, Ky.	G. W. Moore, La Jolla, Calif.
J. A. Birstein †, Moskva	C. Motas, Bucuresti
L. Blaha, Trnava	C. N. Nath, Maundsaur
J. Buresch, Sofia	P. Palik, Budapest
A. Burger, Neuchâtel	Th. L. Poulson, Chicago, Ill.
V. Caumartin, Dijon	E. Pretner, Postojna
A. Cavaillé, Montauban	S. Ruffo, Verona
B. J. Chohnoky, Grahamstown	H. J. Stammer †, Erlangen
G. Claus, Brookville, N.Y.	H. Strouhal †, Wien
E. Dudich †, Budapest	G. Thinès, Pellenberg
T. Farkas, Barbespan	S. I. Uéno, Kyoto
I. Friedman, Tallahassee, Fla.	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, Faculté 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 Submission of a paper will be taken to imply that it is unpublished and is not being considered for publication elsewhere.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 Effect of Cave Entrances on the Distribution of Cave-Inhabiting Terrestrial Arthropods

by

Stewart B. PECK*

The entrance of a cave is generally regarded as having a number of effects on the environment and fauna of the cave. One of the prime effects is that the entrance is an input site of potential food materials (Barr, 1968; Barr and Kuehne, 1971: 49, 61; Poulson and White, 1969; Vandel, 1965: 328). The food input may be in the form of dead organic matter, such as leaves or wood passively falling or washing into the cave. The potential food may also actively enter the cave in the form of animals such as crickets and bats and result from their death, or from the deposition of their wastes.

Populations of cave-inhabiting arthropods are generally considered to be food-limited. If this is so, it would be expected that cave faunas, relying on food input from the external environment, would have a greater species diversity and larger population sizes in the parts of a cave with the greatest food availability. My own empirical field observations in temperate North American caves have convinced me that arthropod faunas are often most abundant a short distance inside the dark zone of a cave entrance. This phenomenon has also been noted in Europe by Deleurance-Glacon (1963: 162). Some further studies indirectly support these observations and expectations. Poulson and Culver (1969) found that terrestrial arthropod species diversity is higher in parts of the Mammoth Cave system of Kentucky where substrates have a higher organic content. Culver and Poulson (1970) investigated species diversity in a very small Kentucky cave and found it to be highest at the cave entrance, where cave and epigeal faunas mixed. Such observations and results, however, are usually true only in the summertime. In the wintertime, the parts of any cave near the

* Department of Biology, Carleton University, Ottawa, Ontario K1S 5B6, Canada.

entrance experience coldness and dryness unfavorable to terrestrial cave arthropods (Barr, 1967).

In 1967 and 1968 I quantitatively investigated the effects of a cave entrance on the abundance of a population of scavenging troglobitic catopid *Ptomaphagus* beetles. The data gained, however, allow generalizations on the effects of an entrance on all the scavengers and some of the other members of a terrestrial arthropod cave community.

THE EXPERIMENTAL SITE

A simple way to test the summertime relationship of cave entrances to faunal abundance is to quantitatively sample the fauna at intervals from the entrance into the deep cave. Environmental variables other than distance from the entrance should be made minimal. The ideal cave should be long, relatively linear, without side passages and streams, and without varying substrate and moisture conditions. There should be only one entrance serving as a food input site. Under such conditions, it would be expected that the population densities should rise, and then fall at progressively deeper sampling stations.

Such an ideal experimental cave is almost non-existent. The best approximation that I could find in the over 300 caves that I have studied in northeastern Alabama and parts of adjacent states, was Crossings Cave, at Paint Rock, Jackson County, Alabama, at the edge of the caverniferous Cumberland Plateau. The cave meets the above ideal requirements except for substrate variability, as is explained later.

The entrance is on a forested and gently sloping northfacing hillside, is roughly oval with a maximum height of 2 m and width of 1 m, and is at the lower end of a slight sink depression. It was formed by the collapse of a cave passage which maintains a general width of from 10 to 15 m throughout the length of the study area. The cave ceiling is flat and regular, and because of floor irregularities, is from 20 to 10 m above the floor in the center of the passage. No streams are present in the cave. The substrate in the first 20 m is loose soil which has washed into the cave from the entrance (figure 1). This soil contains visible organic detritus mostly in the form of leaves which have fallen in the entrance. Organic debris may, under very unusually wet conditions, be washed into the cave for up to 60 m. Otherwise, the floor throughout the study area is composed of moist rock, flowstone, or mineral soil. Conditions in 1967 were more moist than in 1968. Rimstone pools located from 20 to 40 m in the cave were full in 1967. They were empty in 1968, but the substrate here and elsewhere was still suitably moist. At distances over 200 m from the entrance, the substrate becomes drier, and is composed of fine silt and gravel.

The rocks and flowstone surfaces in the first 40 m are lightly stained by *Hadenocetus* cricket guano. The intensity of the black stain of cricket guano increases from 40 to 60 m inside the cave and is most intense from 60 to 100 m



Figure 1. Talus slope and soil floor just inside the entrance of Crossings Cave. The entrance itself is the two light spots above, behind, and to the right of the people. The trap at 3 m was set in the twilight zone in the talus below the entrance proper. The trap at 10 m was set in the cave dark zone in the flat soil floor at the base of the talus.

with deposits of up to 5 mm in thickness. The intensity of guano cover declines from 100 m onwards. At 130 m, the cover is thin and spotty, and little or no guano discoloration of the substrate is visible from 160 m onward into the cave. The heavy guano accumulation on the floor from 60 to 100 m shows that here, on the ceiling above, is the region of greatest adult cricket abundance. There are no apparent differences in the cave ceiling in this region to suggest reasons why the crickets prefer to roost in this section of the cave, other than that it is seemingly an appropriate distance from the cave entrance.

The cave is inhabited (personal data and manuscript on Alabama cave faunas) by a large suite of troglobites (obligate cave-inhabitants) including two species of beetles, three species of millipeds, two species of Collembola, a spider, and a dipluran. A large troglophilic fauna (facultative cave-inhabitants) is also present, including several species of beetles and spiders, and many species of flies. Two species of troglloxenic crickets complete the summary of the fauna. I have seen neither bats nor bat guano in the cave, so bat guano

cannot be important as a food input in Crossing Cave. As noted above, an appropriate sampling technique could simultaneously determine the effects of the entrance on the abundances of many of these arthropod species.

METHODS

Baited pitfall traps were used as a sampling technique, as described by Poulson and Culver (1969), Peck (1973), Peck (1975), and Newton and Peck (1975). Thirty ml gobbets of slightly rotted pork liver were used as baits; Galt's solution was used as a preservative in the traps. Ten traps were placed at roughly 20 m intervals from the entrance up to a distance of 186 m from the entrance. The location of the traps was selected so that substrate variability was reduced as much as possible. The experiment was first performed in August, 1967, and was repeated in August, 1968, at the same trap sites. In both cases, the traps remained in the cave for exactly one week.

A visual census was made for one minute for any active fauna in an area of a one meter radius around each undisturbed trap site before placing the trap. Rocks or soil were not turned over or raked to detect any fauna which was hiding or inactive. No fauna was seen in the censuses, and this gave a strong impression of a fauna depauperate in both numbers of species and individuals. Although the cave has a fairly uniform and flat ceiling, irregularities in the floor did not allow an equal census of the ceiling for crickets at each trap site. Where the ceiling was close enough to be examined, at stations 5 to 8 and 10, no crickets were seen.

When the traps were picked up, another visual census was made of the area around the trap. No fauna was seen that was not in the trap or on the bait, except in 1968 when two *Ptomaphagus* were near trap 9 and one each was at traps 5 and 7. These were added to the totals for those traps.

RESULTS

The traps attracted and captured a total of 25 species of invertebrates. The most significant species in terms of numbers of individuals were three troglobites; the catopid beetle *Ptomaphagus loedingi longicornis* Jeannel, the lysiopetalid millipede *Tetracion jonesi* Hoffman (figure 2), and the entomobryid collembolan *Pseudosinella hirsuta* (Deboutteville); three troglaphiles; the common phorid fly *Megaselia cavernicola* (Brues), the less common sphaerocerid fly *Leptocera* sp., and the less common sciarid fly *Sciara* sp.; and one troglaxene; the gryllacridid cave cricket *Hadenoecus* sp., of which all captured individuals were small nymphs. All these species are scavengers or mycetophages (*Sciara*) as adults and/or immatures, except for *Hadenoecus* sp. which has unknown nymphal feeding habits. The numbers of captured individuals of these species, which are judged to be the most important scavengers (or omnivores) of the Crossing Cave community, are presented by graphs for the stations progressively deeper in the cave in figure 3.

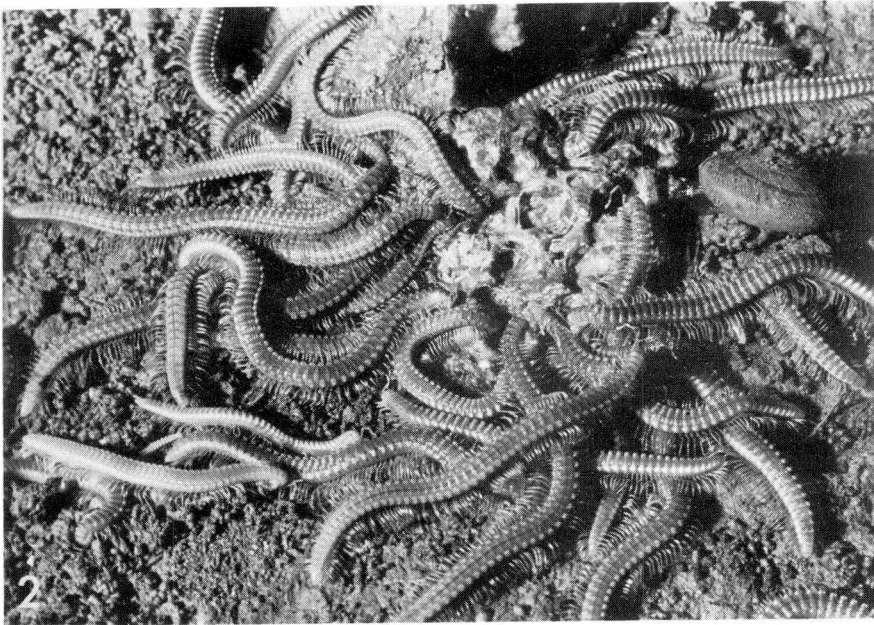


Figure 2. An aggregation of *Tetracion jonesi*, a troglobitic lysiopetalid milliped, and one *Mesodon* snail clustered around rotted pig liver bait in Crossings Cave. The milliped is the most significant member of the Crossings Cave scavenger community in terms of both individual size and total species biomass. It might also be a predator, perhaps on *Hadenocetus* cricket eggs or nymphs.

The other species that were caught in the traps in either one or both years occurred in significantly lower numbers. These then do not represent a large component of the community, but since so little is known on the subject of cave community composition, it is worth noting their presence. Species found only just inside the cave entrance at 3 m are a ptiliid beetle; one each of the phorid flies *Dorniphora perplexa* (Brues), *Spiniphora slossonae* (Malloch), and *Puliciphora suavis* Borgmeier; three nymphal gryllacridid cave cricket *Ceuthophilus* sp.; a lepismatid thysanuran; and a trombidid mite. The troglomorphic clubionid spider *Leiocranoides unicolor* Keyserling occurred with four individuals from 3 to 10 m in the cave, and two snails, *Mesodon* sp., were taken from 10 to 23 m. The troglobitic carabid beetle, *Pseudanophthalmus loedingi* Valentine, was represented by six individuals from 23 to 78 m. Four individuals of an aleocharine staphylinid beetle, *Atheta* sp., were taken from 3 to 78 m. Four tineid moths, *Amydria arizonella* Dietz, occurred from 3 to 182 m. Twenty-two sminthurid collembola, *Arrhopalites* sp., were found in 1968 only, from 23 to 78 m. One each of an ant, a pseudoscorpion, a trichoniscid isopod, and the psocopteran *Psyllipsocus ramburii* Selys-Longchamps were taken from 156 to 182 m in 1968.

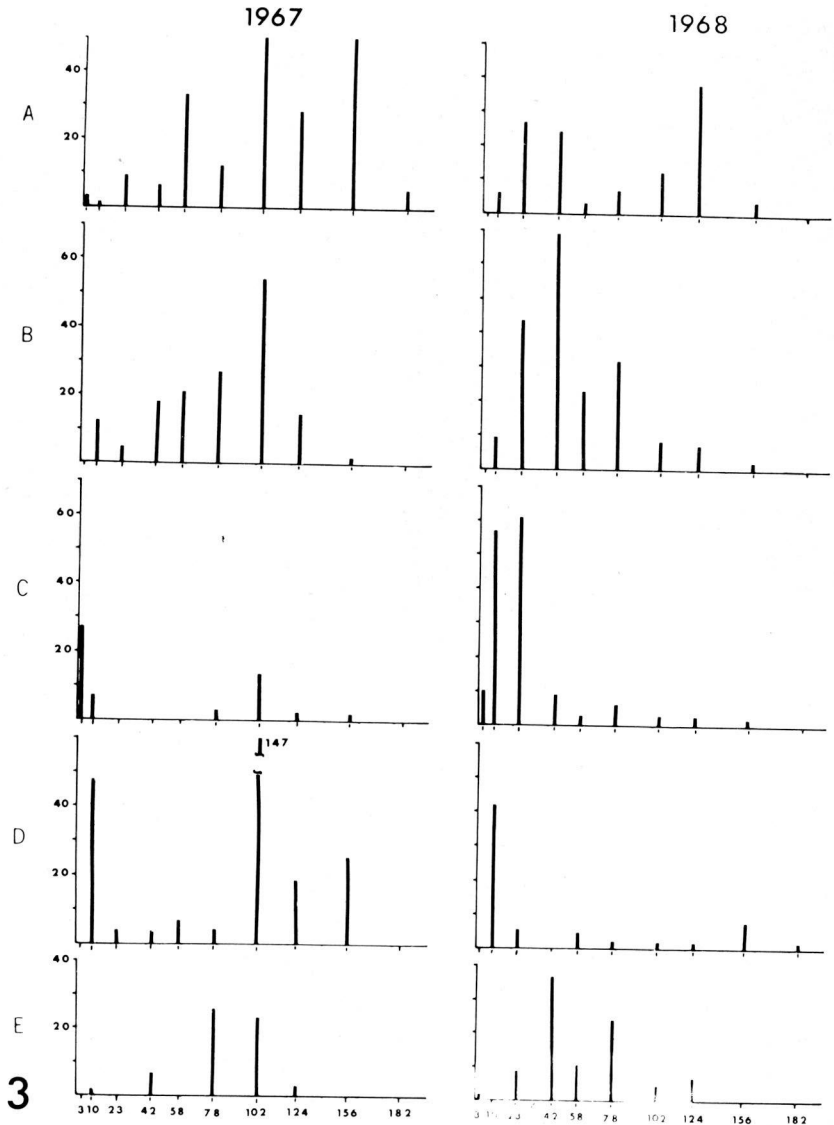


Figure 3. Numbers of organisms (ordinate) caught in August in 1967 and 1968 (columns down) in carrion-baited pitfall traps in a seven day interval in Crossings Cave, Jackson County, Alabama, at stations progressively deeper in the cave (abscissa). The ordinate and abscissa scales are the same for all graphs. The same trap sites were used both years. A. Crickets (*Gryllacrididae*, *Hadenocetus*), B. Beetles (*Leiodidae*, *Catopinae*, *Ptomaphagus loedingi longicornis*), C. Flies (mostly *Phoridae*, especially *Megaselia cavernicola*, but including some *Sciaridae*, and *Sphaeroceridae*), D. Millipedes (*Lysiopetalidae*, *Tetracion jonesi*), E. Collembola (*Pseudosinella hirsuta*).

The relationships of total numbers of all the trapped fauna to the depth inside the cave in each year are shown in figures 4A and 4B; the relationships of the live weight biomass of the catch to the depth inside the cave in each year, in figures 4C and 4D.

The results for 1967 show a bimodal distributional tendency for faunal abundances in terms of both total numbers of individuals and total biomass. The first peak is just inside the dark zone of the cave, at 10 m. The second and higher peak is at 102 m, and corresponds to the region of the cave with heavy *Hadenocetus* cricket guano deposition. However, in 1968 the faunal abundance in terms of numbers of individuals is unimodal with a broad peak from 10 to 42 m, and this fluctuates with a general downward trend for progressively deeper sites. The biomass picture for 1968 is one of a bimodal distribution with the major peak at 10 m and with a broad but lower peak from 124 to 156 m.

DISCUSSION

The first year: An equilibrium community

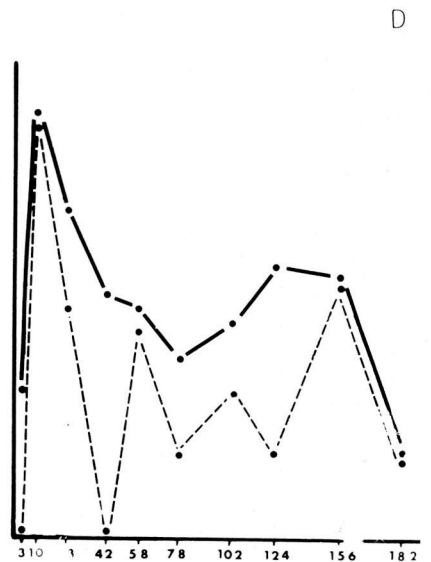
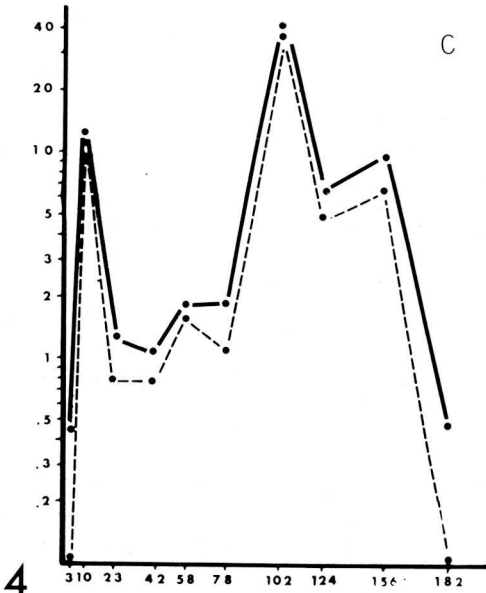
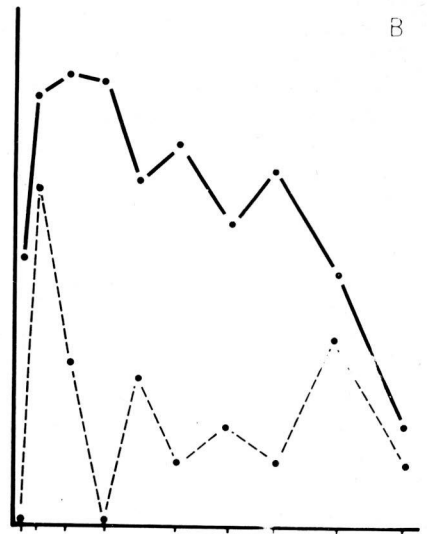
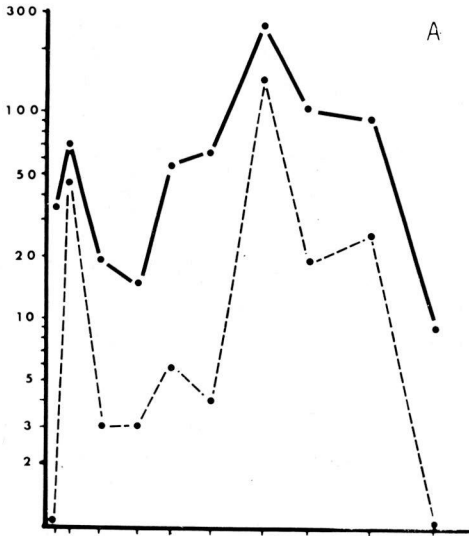
As expected, the 1967 results show a population peak in terms of both individual numbers and biomass just inside the entrance dark zone. The peak occurs at the overlap of the region of high food infall from the entrance with the beginning of the cave region of cool, dark, and moist microclimatic conditions that are stable throughout the summer.

Similarly, the population peak at about 100 m reflects the location of the scavenger community at the position of *Hadenocetus* cricket concentration on the cave ceiling, and the region of greatest cricket guano availability. *Ptomaphagus*, flies, *Tetracion*, and *Pseudosinella* are thus shown to correspond in their abundances to that of the cricket guano, and this demonstrates the importance of cricket guano in supporting this fauna. This dependency of the scavengers on the crickets is to be expected in the parts of the cave away from the entrance food input. It is unknown whether or not the regions under the cricket roosts are the locations of the first or second largest quantities of food input into the cave in the form of guano and occasional dead crickets, but larger scavenger populations are supported here than at the entrance where physical environmental factors are seasonally more variable.

The distribution of captured crickets (figure 3A) does not fully coincide with the abundance of the scavenger fauna because guano deposition, which attracts the scavengers, results from the aggregations of mature and near-mature crickets on the cave ceiling. None of these larger crickets were captured in the traps on the cave floor. Only small nymphs, judged to be first to fourth instar were caught. If the nymphs do not feed as scavengers below the adults, they need not congregate in the same areas as adults, but may rather be more abundant in other regions for other reasons, such as remaining near the substrates that were suitable for the laying of the eggs from which they hatched. Thus, cricket nymph abundances need not correspond to sites of adult concentration and defecation.

1967

1968



4

Lastly, at 156 m, there is a coincidence of a high population of cricket nymphs and of *Tetracion* millipeds, but not of other scavengers and not of guano. Since *Abacion*, an epigeal lysiopetalid relative of *Tetracion*, is known to be an omnivore and perhaps a carnivore (Hoffman and Payne, 1969), the 156 m abundance of *Tetracion* may be due to its functioning in a predatory role in a *Hadenococcus* oviposition site. The possibility of *Tetracion* acting in a predatory manner in cave systems should be investigated. If the milliped is a cricket egg predator, a competitive exclusion possibility will thus help to explain why beetle predators on cricket eggs do not exist in caves of the southern Cumberland Plateau of Tennessee and Alabama, while they do exist in caves in Texas and in northern Tennessee and Kentucky (Barr, 1967, 1968; Kane, Norton, and Poulson, 1975; Norton, Kane, and Poulson, 1975; Mitchell, 1971).

The second year: A disturbed community

Although a similarity exists in the structure of the populations in the first 50 m of the cave in both 1967 and 1968, all the populations in the deep cave in 1968 were very different. An inspection of the graphs in figure 3 and 4B shows that the population numbers decreased in the deep cave and appeared to be displaced towards the entrance, into the zone from 23 to 78 m. This may represent an actual movement of the populations, but is more probably a reflection of a deep disturbance caused by the 1967 trapping and the subsequent removal of part of the community.

For instance, the large milliped *Tetracion* is not as important in the cave in terms of numbers of individuals (figure 4A, dashed line) as it is in terms of community biomass (figure 4C, dashed line). But as a simple consequence of removing this one species in 1967, the 1968 community picture became very different in terms of both numbers and biomass.

Neither the milliped population nor the entire community in 1968 had regained a structure and composition similar to that of the previous year. It is obvious that more than a year is needed for the recruitment, replacement, and stabilization of the populations, especially of this large milliped scavenger. Since a average milliped individual has a volume of about .2 ml and a mass of about .25 gm, the 1967 removal of 147 individuals at the 102 m station alone represented the removal of about 37 grams of living biomass from the cave

Figure 4. Semilog plots of the scavenger community taken in pitfall traps (solid lines, total community; dashed lines, *Tetracion* millipeds) at stations progressively deeper in Crossing Cave. A and B are numbers of individuals in 1967 and 1968 (as ordinate, P_{n+1}) respectively. C and D are biomass in grams (as ordinate, P_{n+1}) in 1967 and 1968 respectively. Abscissa units, the same for all plots, are trap distances from the cave entrance. The space between the dashed and solid line represents the relative importance of all other scavenger species compared to that of *Tetracion*. In terms of numbers in 1967, this milliped generally accounts for about half the fauna (A), but makes up most of the fauna in terms of biomass (C). In 1968, the year after the initial disturbance of the community, the milliped population had not recovered. The other species, released from competition with the milliped, expanded to a greater proportion of total community individual numbers (B) and biomass (D).

system. Conclusions are that the cave cannot provide enough food, and/or the reproduction and growth rates of the milliped are too slow for the replacement of this biomass in a year. Either of these reflects a direct or indirect control of the population by food abundance in the deep cave.

Predators and scavengers

In both years, many species known to inhabit the cave were not collected. These are mostly rare in the cave, or are predators such as web-spinning spiders that are generally not taken at carrion baits. However, it would be expected that predator abundance would be high where prey abundance is high. This is often seen in caves where predatory beetles congregate near dung or carrion baits, supposedly because of the concentration of scavenging prey. The catch of predators (*Pseudanopthalmus*, *Atheta*, and *Leiocraniodes*) do not strongly suggest that this congregation effect was operating in Crossings Cave.

Competition between scavengers

The *Tetracion* millipeds were more abundant closer to the entrance in both years than were the *Ptomaphagus* and *Pseudosinella*. In morphology (the number of ocelli and amount of pigmentation), *Tetracion* is not highly cave-specialized, and it thus may be more tolerant of entrance environmental conditions than *Ptomaphagus* or *Pseudosinella*. This possibly greater tolerance may then allow the milliped to scavenge more successfully on the leaf debris input in the twilight zone at the entrance.

The trap at 3 m and the trap at 10 m caught the greatest diversity of species. This may be interpreted as an increased species diversity at the ecotone of the cave and the forest. However, the fact that usually only one individual of each forest taxon was caught shows that even though the diversity is high, the additional species are not an important part of the entrance community in terms of biomass or energy flow, and that these species are not significant competitors with the cave species.

Since all the scavenging flies, *Tetracion*, Collembola, and *Ptomaphagus* seem to depend largely if not exclusively on cricket guano in the deep cave, they obviously are all in potential food competition with each other. The competitive limiting effects of one species population on the other are not known. Because *Tetracion* seems better able to withstand the physical conditions nearer the entrance as well as those in the deep cave, and has the largest standing-crop biomass in the cave (excluding perhaps that of the crickets), it is ecologically the most important member of the deep cave terrestrial community (again excluding the crickets). It must have a competitive superiority over the other scavengers in Crossings Cave. At present there are no clues as to how or if the guano resource is partitioned or utilized so that the other scavengers are able to support themselves in the face of competition with *Tetracion*. In size alone, one average 0.25 g *Tetracion* is the biomass equivalent (but perhaps not the food consumption equivalent) of about 160 *Ptomaphagus* (a weighed sample of 91 adult beetles gave a mean weight of 0.0016 g beetle). Individual flies and collembola are about 1/2 to 1/10 the size of a

Ptomaphagus. Consequently, the role of the milliped in energy flow in the cave probably greatly surpasses that of all the rest of the scavengers combined.

In a community dominated by these millipeds, population sizes of other species are suppressed. When large numbers of the millipeds were removed from the community in 1967, the other species populations were released from this competitive pressure, and responded by spatial expansion and population size increase. Since the other species require less than a year to reach maturity and are smaller in body size, they were able in one year to dramatically increase the number of individuals in their populations in relation to those of the milliped (figure 4B) but were not able to accumulate a proportional increase in total community biomass (figure 4D).

SUMMARY AND CONCLUSIONS

One prime effect of a cave entrance is that it is an input site of food for the cave community. With this input, it is expected that summertime cave faunas are comparatively more abundant near cave entrances, just inside the dark zone. A test of this expectation was performed by pitfall trapping at progressively deeper stations in Crossings Cave, Alabama, in the southern Cumberland Plateau of the southeastern United States.

The effect of the entrance on the undisturbed community of terrestrial scavenging invertebrates was as expected, with a bimodal distribution of numbers of individuals and of biomass with (1) a peak just inside the dark zone at about 10 m and (2) with the highest peak at about 100 m from the entrance. These regions coincide respectively with (1) where the cave dark zone overlaps with the region of highest detritus infall from the entrance, and (2) with the region of greatest adult *Hadenoeus* cricket concentration on the cave ceiling and consequently the region of greatest cricket guano abundance on the cave floor.

Following the food input importance of the *Hadenoeus* crickets, *Tetracion* millipeds are the most significant species in the cave scavenging community in terms of biomass and probably of energy flow. They are followed by *Ptomaphagus* catopid beetles, *Megaselia* phoid flies, and *Pseudosinella* colymbola.

When the trapping was repeated a year later, the effects of the previous faunal removal were still evident. The community structure had not returned to its former equilibrium conditions. The distribution of population numbers in the deep cave was reduced by more than an order of magnitude even though the scavenger populations increased in response to release from competition with the milliped.

As previously concluded (Peck, 1975), severe community disturbance results from indiscriminate and massive trapping of terrestrial cave populations. Future studies of this sort should use only baits or traps which release the fauna unharmed after the census has been performed. Study of community response to the removal of a predator or competitor should only remove one species

as an experimental variable, not the entire study site community as did the traps used in this study. Even then, if baits or live traps are used, recognition must be made of the possibility of inducing an unnatural situation or of creating the ecological equivalent of a "Heisenberg uncertainty" in any census through sponsoring the first concentration of the fauna, and by enriching the community through feeding by baits and by encouraging reproduction. This criticism has been applied to studies where the use of baits have tended to obscure rather than clarify *Drosophila* habitat-dispersal relationships (Johnston and Heed, 1975).

ACKNOWLEDGEMENTS

Mr. Alan Fiske is thanked for his field assistance in 1967. Dr. and Mrs. Walter B. Jones of Huntsville, Alabama, graciously provided a headquarters from which to conduct the field work. Financial support came from NSF grants GB 3167 and GB 7346 to the Evolutionary Biology Committee, Harvard University, Professor Reed C. Rollins, principal investigator, and from a Canadian National Research Council operating grant. Dr. W. H. Robinson determined the phorid flies. Drs. T. L. Poulson, D. Culver, and F. G. Howarth provided comments on the manuscript.

SUMMARY

Populations of cave invertebrates are generally considered to be food-limited. The cave entrance is a major source of food input into the community in the form of decaying organic matter. Thus, the densities of scavenging terrestrial cave invertebrates should be related to the distance from the cave entrance because this represents a measure of food abundance. A test showed this expectation to be true in Crossings Cave, Alabama. A population density peak occurred 10 m inside the cave where the dark zone and detritus infall regions meet. The greatest population peak occurred at 100 m where densities of crickets and their guano are highest. The pattern should hold for most caves, but the actual distances will vary in each site depending on its circumstances. When the fauna was removed from the cave, the remnant had not regained community equilibrium a year later. Removal of the dominant scavenger, a millipede, allowed other species populations to expand because of decreased competitions.

RESUME

Les populations d'invertébrés cavernicoles sont généralement considérées comme étant limitées par la nourriture disponible. L'entrée de la grotte est la source principale d'apport de nourriture à la communauté, sous forme de matière organique en décomposition. Ainsi, les densités d'invertébrés terrestres cavernicoles et nécrophages seraient en rapport avec la distance les séparant de l'entrée de la grotte, car celle-ci représente une mesure de l'abondance de nourriture. Une expérience a montré l'exactitude de cette prévision, dans les grottes Crossings en Alabama. La densité de population présente un pic à 10 m à l'intérieur de la grotte, là où se rencontrent la zone d'ombre et celle des détritits. Le pic correspondant à la plus grande population se trouve à 100 m à l'intérieur de la grotte, là où les densités de grillons et de leur guano sont les plus fortes. Cet exemple pourrait être valable pour la plupart des grottes, mais les distances réelles varieront dans chaque site, selon les circonstances. Lorsque la faune est retirée de la grotte par suite des piégeages, ce qui reste n'a pas retrouvé un équilibre de communauté au bout d'un an. Le retrait du nécrophage dominant, un mille-pattes, a permis à des populations d'autres espèces de s'étendre, par suite de la diminution de la compétition.

LITERATURE

- BARR, T. C. 1967. Observations on the ecology of caves. *Amer. Nat.*, 101 (922): 475—492.
- BARR, T. C. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *in*: T. Dobzhansky, M. Hecht, W. Steere eds., *Evolutionary Biology* 2: 35—102. Appleton-Century-Crofts, New York.
- BARR, T. C., Jr. and R. A. KUEHNE. 1971. Ecological studies in the Mammoth Cave system of Kentucky. II. The ecosystem. *Ann. Spéléol.*, 26: 47—96.
- CULVER, D. C. and T. L. POULSON. 1970. Community boundaries: Faunal diversity around a cave entrance. *Ann. Spéléol.*, 25: 853—860.
- DELEURANCE-GLAÇON, S. 1963. Recherches sur les coléoptères troglobies de la sous-famille des Bathysciinae. *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*, sér. 12, 5 (1): 1—172.
- HOFFMAN, R. L. and J. A. PAYNE. 1969. Diplopods as carnivores. *Ecology*, 50: 1096—1098.
- JOHNSTON, J. S. and W. B. HEED. 1975. Dispersal of *Drosophila*: The effects of baiting on the behavior and distribution of natural populations. *Amer. Nat.*, 109: 207—216.
- KANE, T. C., R. M. NORTON, and T. L. POULSON. 1975. The ecology of a predaceous troglobitic beetle, *Neaphanops tellkampfi* (Coleoptera; Carabidae, Trechinae). I. Seasonality of food input and early life history stages. *Int. J. Speleol.* 7: 45—54.
- MITCHELL, R. W. 1971. Food and feeding habits of the troglobitic carabid beetle *Rhadine subterranea*. *Int. J. Speleol.*, 3: 249—270, plates 83—87.
- NEWTON, A. and S. B. PECK. 1975. Baited pitfall traps for beetles. *Coleopterists Bull.*, 29: 45—46.
- NORTON, R. M., T. C. KANE, and T. L. POULSON. 1975. The ecology of a predaceous troglobitic beetle, *Neaphaenops tellkampfi* (Coleoptera: Carabidae, Trechinae). II. Adult seasonality, feeding and recruitment. *Int. J. Speleol.* 7: 55—64.
- PECK, S. B. 1973. A systematic revision and the evolutionary biology of the *Ptomaphagus* (*Adelops*) beetles of North America (Coleoptera; Leiodidae; Catopinae) with emphasis on cave-inhabiting species. *Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard University)*, 145: 29—161.
- PECK, S. B. 1975. A population study of the cave beetle *Ptomaphagus loedingi* (Coleoptera; Leiodidae; Catopinae). *Int. J. Speleol.*, 7: 19—32.
- POULSON, T. L. and DAVID C. CULVER. 1969. Diversity in terrestrial cave communities. *Ecology*, 50: 153—158.
- POULSON, T. L. and W. B. WHITE. 1969. The cave environment. *Science*, 165 (3897): 971—981.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology*. Pergamon Press inc., New York. 524 pp.

Sur la distribution géographique de la faune interstitielle du Danube et de certains de ses affluents en Basse-Autriche

par

DAN L. DANIELOPOL

On the geographical distribution of the interstitial fauna of the Danube and some of its tributaries in Lower-Austria.

SUMMARY

The wide distribution of the interstitial isopod *Proasellus slavus* as well as new records of *Troglochaetus* (Archiannelida) and *Bogidiella* (Amphipoda) in Lower-Austria are presented. Species of the genera *Microcharon* (Isopoda Microparasellidae), *Kovalevskiella* (Ostracoda Metacyprinae) and of the family Parabathynellidae (Bathynellacea) are recorded for the first time in Austria.

Les investigations entreprises entre 1973 et 1976 sur les habitats interstitiels, de la vallée du Danube, des plages à graviers et sable longeant le fleuve, entre Ybbs-Persenbeug et Hainburg (voir Danielopol, 1976) ainsi que sur le Piesting en amont de Moosbrunn, le Schwechat en amont de Baden et le Seebach-Ybbs, près de la Station Biologique de Lunz-am-See, m'ont permis de mettre en évidence une riche faune stygobie représentée par des Isopodes, des Amphipodes, des Ostracodes, des Harpacticoïdes, des Limnohalacariens. Ces investigations ont permis, d'une part d'élargir nos connaissances sur les aires de répartition de certaines espèces déjà signalées dans une ou deux stations en Basse-Autriche, d'autre part de trouver des représentants nouveaux pour la faune d'Autriche.

L'Isopode *Proasellus slavus* était connu dans le Basse-Autriche seulement d'une seule station (puits à Vienne). Dans la région une deuxième espèce d'Isopode interstitiel, *Proasellus strouhali*, a été citée comme très fréquente. Vornatscher (1974) écrit à ce sujet: "Das vor dreissig Jahren so seltene Tier ist

* Limnologisches Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Berggasse 18, A-1090 WIEN.

zu unseren häufigsten und verbreitetsten Grundwasserbewohnern geworden." (p. 668). La figure 1 montre les stations citées par Strouhal (1958) et Vornatscher (1974). Il est à remarquer que Strouhal cite la présence de *Pr. strouhali* comme "très probable" dans les stations Anninger im Büchenbrünnl, Bisamberg, Mausrothöhle à Lunz-am-See. Les observations que j'ai pu faire montrent que *Pr. slavus* est une espèce largement répandue en Basse-Autriche (l'identification en a été faite par Dr. B. Sket, de l'Université de Ljubliana, à qui j'adresse mes vifs remerciements), tandis que *Pr. strouhali* a, probablement, une distribution discontinue et restreinte dans cette région. Il

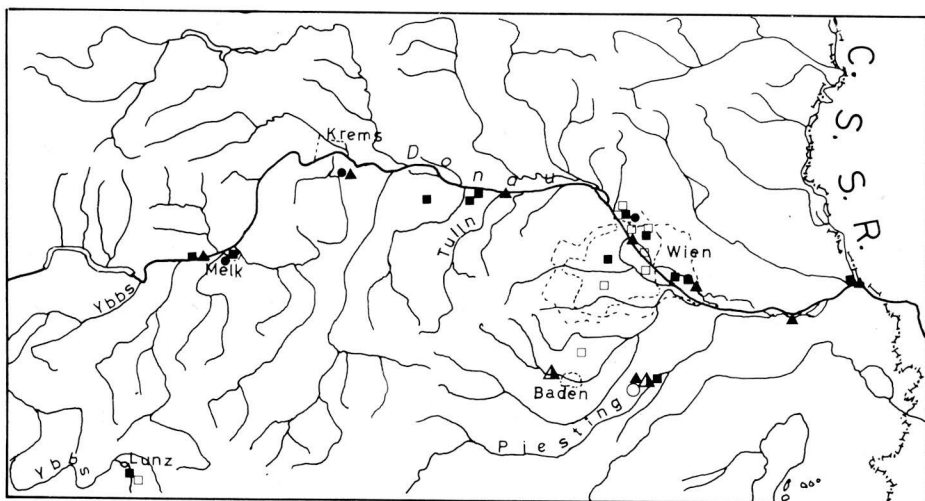


Fig. 1 — Répartition en Basse-Autriche de: *Proasellus slavus* (■), *Pr. strouhali* (□) d'après Strouhal (1958) et Vornatscher (1974). *Troglochaetus* sp. (●), *Bogidiella* sp. (▲), *Kovalevskiella* sp. (△) et *Parabathynellidae* (△), *Microcharon* sp. (○).

est à remarquer qu' aucun exemplaire de cette dernière espèce n'a été trouvé pendant mes trois années d'investigations. La figure 1 montre que *Pr. slavus* habite les alluvions du lit des rivières ainsi que ceux des vallées. Il est largement répandu le long du Danube et il apparaît aussi sur le Piesting et Seebach-Ybbs. Dans un travail antérieur (1976) j'ai donné une description des stations où cette espèce a été rencontrée. Les stations suivantes sont mentionnées ici pour la première fois: [1°] Eberschüttwasser (bras mort) du Danube, dans le Lobau, près de Vienne), dans la proximité de la Kreuzgrund-traverse, à 0,50-0,70 m profondeur sous le fond du "lac". L'échantillon a été prélevé avec une pompe Bou-Rouch en mai 1975 après une période de hautes eaux; les sédiments prélevés en même temps que les animaux sont constitués surtout par du sable fin. Des visites ultérieures de cette station n'ont plus

révélé d'Isopodes, par contre on les a trouvés dans une sonde piézométrique (T3) située à 50 m de la station précédente et à 20 m du rivage du lac. L'eau de cette sonde provient en grande partie d'horizons à graviers. [2°) pompes Norton à Vienne: a) dans la région du Lobau en amont de l'Ölhafen, vis à vis du port d'hiver, à 20-30 m environ du bord du Danube et b) dans le quartier Kagran à 500 m, à l'Est de l'église St. Wendelin. Le tube de la pompe de cette dernière station est enfoncé à environ 7 m de profondeur. [3°.) source captée à 14 m sous terre, qui a été filtrée pendant plusieurs jours, dans une galerie du futur métro (U-Bahn) à Vienne, près de la Cathédrale St-Stéphane. [4.) Pompe

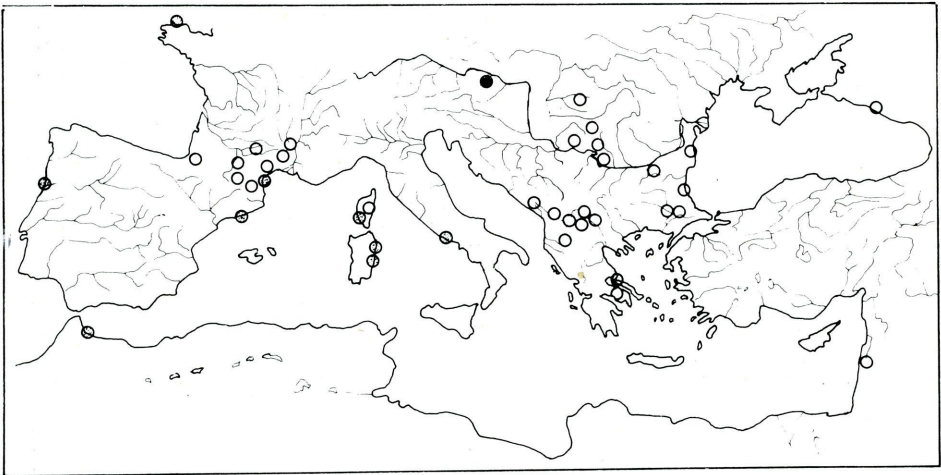


Fig. 2 — Répartition des espèces du genre *Microcharon* en Europe d'après Coincau (1971) et données inédites. (⊖)-station littorale marine, (⊙)-habitats interstitiels des plages littorales marines, (○)-habitats hypogés dulçaquicoles, (●)-*Microcharon* sp. des environs de Vienne.

Norton dans la ville de Melk. [5°.) Sondages faits avec la pompe Bou-Rouch dans les sédiments du Seebach, affluent de l'Ybbs, à Lunz-am-See, en face de la station biologique. Des Isopodes ont été récoltés régulièrement à des profondeurs allant de 0,50 m à 1,40 m.

De nouvelles stations pour des animaux appartenant aux groupes d'origine marine, *Troglochaetus* et *Bogidiella* ont été trouvées ces dernières années. *Troglochaetus* (*Tr. beranecki*) était connu en Basse-Autriche d'un puits de Vienne (Vornatscher, 1974) et d'un puits de Melk (Husmann, 1962). Des représentants du genre *Bogidiella* (*B. albertimagni*) ont été découverts par Vornatscher (1965) dans un puits à Vienne. Nous avons récolté des *Troglochaetus* dans un puits à Melk, un puits (F-1332) à Thallern et un puits à Vienne (F1). Pour la localisation voir figure 1 ci-contre et le tableau nr. 2 dans

Danielopol (1976). Des *Bogidiella* ont été trouvés dans un sondage fait avec un pompe Bou-Rouch sous le lit du Schwechat en amont de Baden près de la Cholera Kapelle et sur le Piesting dans une sonde piézométrique à 10 m distance du ruisseau et 6 m de profondeur, en face de la station de pompage d'eau Moosbrunn II (voir aussi Danielopol, 1976 et figure 1).

Nous avons rencontré pour la première fois en Autriche des Isopodes Microparasellidae (*Microcharon* sp.) dans des sondes piézométriques qui longent le Piesting dans le périmètre de la sonde à *Bogidiella* sp. Les représentants du genre *Microcharon* étaient connus dans le bassin du Danube seulement dans sa partie orientale, i.e. en Roumanie: dans des localités près des rivières Crisu Repede et Strei (en Transylvanie), près de la Nera et Minis (en Banat), sur le Motru (en Olténie), ainsi que le long du Danube à Virciorova et Ostrovu Mare (voir pour plus de détails Serban, 1966; les deux dernières stations sont citées ici pour la première fois d'après le matériel récolté par Serban, Dancau et Danielopol). En Bulgarie Cvetkov (1967) a trouvé des *Microcharon* près de la ville de Russe et dans la vallée de Jantra près de Velichkovo. Par ailleurs en Europe ce genre d'Isopode interstitiel est largement répandu autour du bassin méditerranéen ainsi que sur les côtes de l'Atlantique. La figure 2 présente la distribution géographique du genre *Microcharon* en Europe d'après mes propres données et celles de Coineau (1971).

De nouveaux animaux stygobies montrant les affinités de la faune du bassin danubien d'Autriche avec celle de la région orientale du bassin du Danube et de la péninsule balkanique ont été découverts depuis 1973. Parmi les Ostracodes hypogés ceux du genre *Kovalevskiella* (= *Cordocythere*) sont répandus dans l'Est et le Sud-Est de l'Europe (Danielopol, 1970 et données inédites concernant leur présence dans un puits de l'île Eubée, en Grèce, leg. Cl. Bou). En Autriche *Kovalevskiella* sp. a été trouvée le long du Danube surtout dans les sédiments profonds (1m à 1,5 m) des plages à graviers et sable de l'Ebersdorf (Melk "b"), Tulln, Wien-Floridsdorf, de "March" (Danube à l'embouchure du March) ainsi que de Wildungsmauer (dans un bras mort du Danube), dans les sédiments de la vallée du Danube à Thallern (puits F-1332), sous le lit du Piesting (0,5-0,7 m profondeur), à Moosbrunn II (pour la localisation des stations voir fig. 1 et Danielopol, 1976), enfin on l'a trouvée dans la station Kreuzgrundtraverse dans l'Eberschüttwasser, à 0,5-0,7 m profondeur. La découverte de *Kovalevskiella* sp. en Autriche élargit considérablement l'aire de répartition actuelle de ce genre (voir fig. 3). Toutefois il faut remarquer que l'espèce fossile la plus ancienne, *K. prima* provient des dépôts oligocènes d'eau douce (Melanionton) de Marburg près de Kassel (Allemagne Fédérale), donc nettement plus au Nord-Ouest (pour plus de détails voir Carbonnel et Ritzkowski, 1969).

Les Crustacés de la famille des Parabathynellidae, à l'encontre de ceux de la famille des Bathynellidae sont peu répandus en Europe (Schminke, 1973). Il sont connus dans le bassin moyen et inférieur du Danube ainsi que dans la péninsule balkanique et en Transcaucasie, d'une part (genres *Parabathynella* et *Hexabathynella*), d'autre part dans la péninsule Ibérique, Sud de la

France, Corse (genres *Hexabathynella* et *Iberobathynella*). Récemment des Parabathynellides ont été trouvés aussi en Autriche, dans une sonde piézométrique, à 10 m de distance du Piesting à Moosbrunn II et sous le lit du Schwechat, dans la même station (et profondeur) où on a récolté aussi des *Bogidiella* (voir ci-dessus et fig. 1).

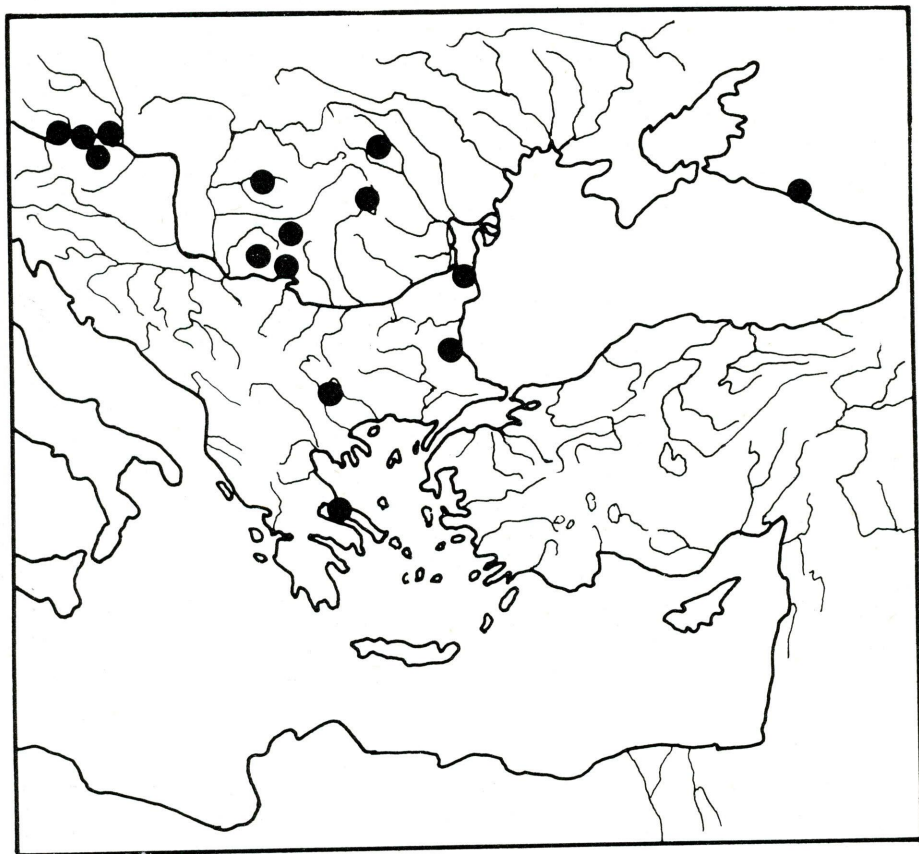


Fig. 3 — Distribution du genre *Kovalevskiella* en Europe d'après Danielopol (1970) et données inédites.

La faune interstitielle de la Basse-Autriche, en tenant compte des connaissances actuelles (voir aussi Ruttner-Kolisko, 1955, Löffler, 1963, Kiefer, 1964, Vornatscher, 1974), est nettement plus pauvre que la faune de la région méditerranéenne. Toute une série de groupes d'animaux interstitiels connus dans la région méditerranéenne manquent. (Voir, par exemple, parmi les Crustacés les Isopodes des genres *Stenasellus*, *Microparasellus*, *Microcerberus*

et les Amphipodes des genres *Balkanella*, *Hadzia*, *Salentinella* etc). Par contre la faune de Basse-Autriche contient des éléments qui n'existent pas au Nord du bassin du Danube en Europe i.e. les Microparasellides et les Parabathynellides. Les différences existants entre la faune interstitielle méditerranéenne et celle de Basse-Autriche pourraient être dues aux conditions climatiques dissemblables ayant existé durant le pléistocène dans les deux régions. Il est connu que le climat a été nettement plus rude en Europe au Nord des Alpes que dans la région méditerranéenne.

Les recherches sur la faune interstitielle de la Basse-Autriche devront être poursuivies notamment dans certains habitats qui ont moins souffert de rigueurs climatiques pléistocènes. De tels habitats existent autour des sources thermales Bad Fischau et Bad Vöslau au Sud de Vienne.

RÉSUMÉ

La large distribution de l'isopode interstitiel *Proasellus slavus* ainsi que de nouvelles stations pour les genres *Troglochaetus* (Archannelida) et *Bogidiella* (Amphipoda), en Basse-Autriche, sont signalées. Des espèces appartenant aux genres *Microcharon* (Isopoda Microparasellidae), *Kovalevskiella* (Ostracoda, Metacypriinae) ainsi que des Parabathynellidae (Bathynellacea) sont signalées pour la première fois en Autriche.

BIBLIOGRAPHIE

- CARBONNEL, G. & RITZKOWSKI, S., 1969: Ostracodes lacustres de l'Oligocène (Melanienton) de la Hesse (Allemagne). *Arch. Sc. Genève*, 1: 55—82.
- COINEAU, N., 1971: Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Mém. Mus. Hist. Nat. N.S., A.*, 64: 1—170.
- CVETKOV, L., 1967: Matériaux sur les Isopodes souterrains de Bulgarie. II *Microcharon major* Karaman et *Microcharon phlegetonis* n.sp. *C. R. Acad. Bulg. Sci.*, 20: 951—954.
- DANIELOPOL, D., 1970: Sur la morphologie, l'origine et la répartition du genre *Cordocythère* Dan. (Ostracoda, Cytheridae). *Livre du Centenaire Emile G. Racovitza*: 287—300. Edit. Acad. R. S. Roumanie, Bucarest.
- 1976: The distribution of the fauna in the interstitial habitats of riverine sediments of the Danube and Piesting (Austria) *Int. J. Speleol.* 8: 23—51.
- HUSSMANN, S., 1962: Ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über den Archanneliden *Troglochaetus heranecki* Delachaux; Mitteilung über Neufunde aus den Grundwasserströmen von Donau, Ybbs, Ötz, Isar, Lahn, Ruhr, Niederrhein und Unterweser. *Zool. Anz.* 168: 7—10; 312—325.
- LÖFFLER, H., 1967: Beiträge zur Fauna Austriaca. I. Die Ostracodenfauna Österreichs. *Sitz.-Ber. Öster. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. Abt. I.* 172: 193—211.
- KIEFER, F., 1964: Zur Kenntnis der subterranean Copepoden (Crustacea) Österreichs. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.* 67: 477—485.
- RUTTNER-KOLISKO, A., 1956: *Rheomorpha neistwestnovae* and *Marinellina flagellata*, zwei phylogenetisch interessante Wurmtypen aus dem Süßwassersammon. *Österr. Zool. Z.* 6: 55—69.
- SCHMINKE, H. K., 1973: Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). *Mikrofauna Meeresboden*, 24: 3—192.
- SERBAN, E., 1966: Nouvelles données sur les Microparasellides (Isopodes) de Roumanie; *Microcharon motasi* nov. sp., *Microcharon orghidani* nov. sp. et *Microcharon oltenicus* nov. sp. *Vie et Milieu*, 15, 2: 341—364.

- STROUHAL, H., 1958: *Asellus (Proasellus)* im nördlichen Österreich (Isopoda, Asellota). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.*, 62: 263—283.
- VORNATSCHER, J., 1965: Amphipoda. *Catalogus Faunae Austriae*. 8: 1—3. Springer Verl. Wien.
- 1974: Die Tierwelt des Grundwassers; Leben im Dunkeln. *Naturgeschichte Wiens.*, 2: 659—673. *Jugend und Volk*, Wien.

Les adaptations à la volvation du squelette externe de la tête chez *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Crustacé Isopode des eaux souterraines

par

C. MARVILLET*

SUMMARY

The adaptations to volvation of the external cephalic skeleton of *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, a subterranean waters Isopod

The study of the cephalic capsule of *Caecosphaeroma burgundum*, a subterranean waters Isopod, demonstrates improved adaptations to volvation; these concern in a similar manner the other regions of the body, particularly the pleotelson.

From a primitive aquatic Isopod structure, the head of this blind Spheromid has been completely fashioned by many mechanical factors: posterior margin of pleotelson providing support on the head, relation of anterior angles of the second pereonite and, above all, the mandibular palps and antennae which retract into two deep grooves of the face.

The comparative study of the head of other volvational Isopods shows the importance of that "antennary factor", e.g. in Oniscoids, epigeal Spheromids and some other subterranean waters Isopods (two Spheromids and one Cirolanid). This comparison shows that *Caecosphaeroma burgundum* is certainly the most specialized of all; it approaches perfection in volvation for it is the only one which rolls up into an hermetic sphere without outwards projections.

Volvation seems to play a two-fold role. It is a means of defense against predators used by single specimens and by copulating pairs, ♂ and ♀ being then associated in two concentric spheres. Furthermore, it is a very important way for passive dissemination allowing settlement of these Crustacea in distant subterranean waters.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Cette étude a pour objet principal *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Isopode Sphéromien aveugle peuplant les eaux souterraines de Bourgogne et de Lorraine, pouvant se rouler en boule, mais d'autres Isopodes volvationnels y sont étudiés comparativement. Il s'agit de:

– *Monolistra caeca* Gerstaecker, autre Sphéromien aveugle des eaux sou-

* Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences de la Vie et de l'Environnement, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France.

terraines (exemplaires provenant de la grotte de Podpeč en Yougoslavie)

- *Faucheria faucheri* Dollfus et Viré, Cirolanide hypogé et aveugle.

La répartition géographique de cet Isopode dans le Sud de la France est maintenant bien connue, grâce aux travaux de Bertrand (1974) et les individus étudiés ici ont été récoltés dans l'une des stations que signale cet auteur, la grotte de la Guiraudasso à Soulatgé, dans l'Aude.

- Deux espèces du Genre *Sphaeroma* Latreille, Sphéromiens épigés marins.

- *Armadillo* Latreille et *Armadillidium vulgare* Latreille, Oniscoïdes terrestres.

Les capsules céphaliques, décalcifiées et nettoyées à la potasse, sont colorées au noir de chlorazol. Quelques têtes de *Caecosphaeroma burgundum*, ainsi préparées, sont incluses à la paraffine pour être sectionnées à la lame de rasoir suivant le plan sagittal et à plusieurs niveaux parasagittaux en tranches longitudinales verticales de quelques dixièmes de millimètre d'épaisseur (voir Figure 5 par exemple).

La compréhension des structures observées et l'élaboration de certaines figures ont été facilitées par la réalisation d'une reconstitution spatiale de la tête, selon la méthode décrite par Chaudonneret (1967), à partir de coupes sériées colorées par un trichrome de type Prenant.

Les coupes sériées ont permis également de préciser la situation des insertions musculaires sur les parois squelettiques de la tête.

A. Description de la tête de *Caecosphaeroma burgundum*

I. Les travaux antérieurs

En ce qui concerne les Isopodes aquatiques en général et les Sphéromiens en particulier, peu d'auteurs se sont penchés sur l'anatomie détaillée de la tête, dont les caractéristiques liées à la volvation n'ont pratiquement pas été étudiées. Pour les espèces des eaux souterraines que nous avons examinées (*Caecosphaeroma*, *Monolistra*, *Faucheria*), seules les descriptions de Racovitza (1910, 1912) apportent quelques données, bien insuffisantes toutefois puisque cet auteur était plus orienté vers les caractères appliqués à la systématique que vers les détails du squelette céphalique. Gruner lui-même (1953) est resté très discret sur cet aspect descriptif de la tête dans son étude sur les mécanismes de la volvation.

Des travaux anatomiques plus précis sur la capsule céphalique concernent les Isopodes terrestres, volvationnels ou non (Jackson, 1926, 1928 - Vandel, 1943, 1960, 1962). Ils nous ont été précieux, malgré l'éloignement systématique de ces groupes. Nous y ferons souvent référence, ainsi qu'aux figures que Gruner (1965, 1966) donne de la tête des Isopodes aquatiques ou terrestres.

II. Allure générale de la tête (Fig. 1 et 2)

En grande partie dissimulée lorsque l'animal est enroulé (Fig. 4), la tête, to-

talement aveugle, est large et globuleuse. En comparaison avec celle d'autres Isopodes, elle est profondément modifiée par la volvation, ainsi que nous le verrons, au niveau de la face et des régions latérales.

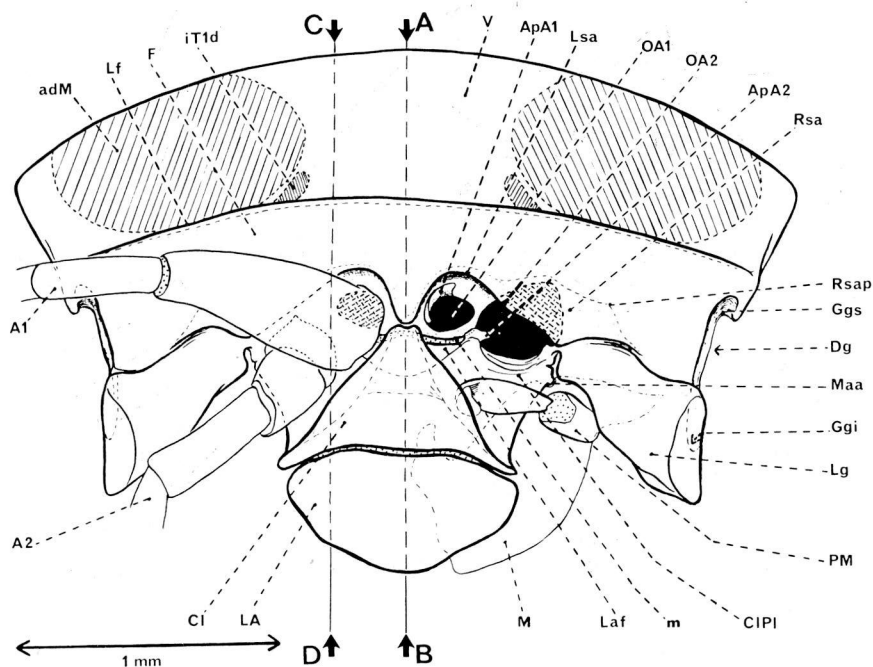


Fig. 1: Tête de *Caecosphaeroma burgundum* vue de face.

La mandibule gauche est en place et le palpe mandibulaire occupe sa position de repli au fond de la gouttière antennaire.

Le départ des deux antennes droites est figuré. A1 a été dégagée de la gouttière antennaire.

La tranche verticale AB-CD correspond à la figure 5.

III. La face

1. Les gouttières antennaires (Fig. 1 et 2)

L'allure originale de la face vient de ce que les orbites d'insertion des antennes et des antennes, ainsi que la région du front qui les porte, sont situées tout au fond de deux importantes gouttières obliques en direction dorso-

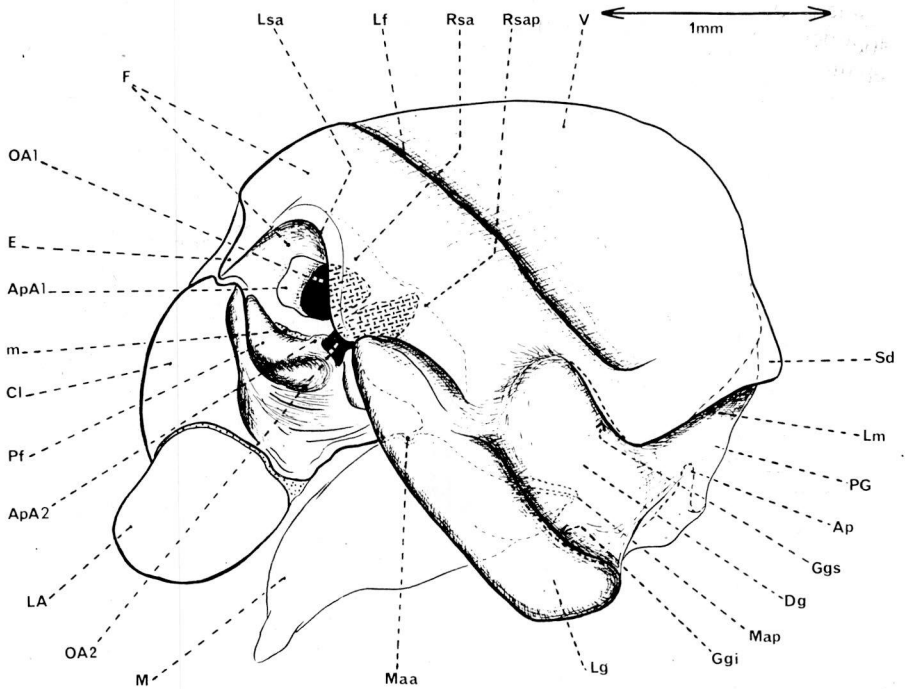


Fig. 2: Tête de *Caecosphaeroma burgundum* vue de 3, 4.

L'articulation postérieure de la mandibule et l'apodème Ap sont visibles par transparence.

ventrale où peuvent se loger ces appendices et les palpes mandibulaires. Ces gouttières antennaires sont entourées d'un cadre très induré; leur creusement considérable et l'affrontement de l'écusson à la pointe dorsale du clypéus font que la face apparente est resserrée et réduite. Ce dispositif n'est pas sans évoquer celui que l'on observe chez les Trichoniscides (Vandel, 1943).

On y retrouve néanmoins, bien que très modifiés, les éléments traditionnels de la face des Isopodes, et plus particulièrement des Isopodes aquatiques (considérés comme plus primitifs): insertions des antennes proches de la ligne médiane, présence de deux fortes antennes de chaque côté, de lames génales bien développées, d'un processus frontal et d'une ligne supra-antennaire bien accusés. C'est, à peu de choses près, ce que l'on peut observer chez *Sphaeromides* ou *Idotea* par exemple.

2. Le clypéus et la lamina frontale (Fig. 1, 2 et 5)

Comme chez la plupart des Isopodes aquatiques (Jackson, 1926 - Vandel, 1943), une étroite bande membraneuse transversale (Fig. 1 et 2:m) sépare la

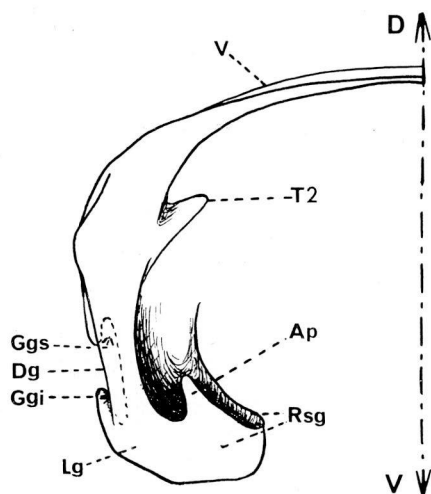


Fig. 3: Tête de *Caecosphaeroma burgundum*. Foramen-occipital (moitié gauche). L'axe D-V correspond au plan sagittal.

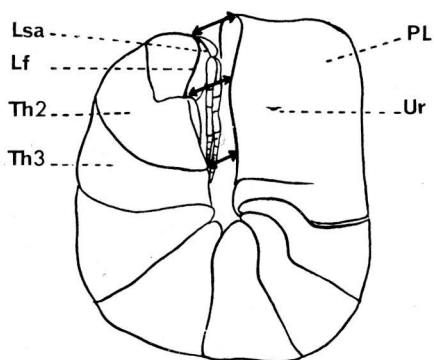


Fig. 4: *Caecosphaeroma burgundum* enroulé, de profil. Le dessin est réalisé d'après un animal mort légèrement entrebaillé. L'animal vivant enroulé est plus sphérique. Les flèches indiquent la coaptation entre le bord du pléotelson d'une part et la ligne frontale et les marges ventrales de Th2 et Th3 d'autre part.

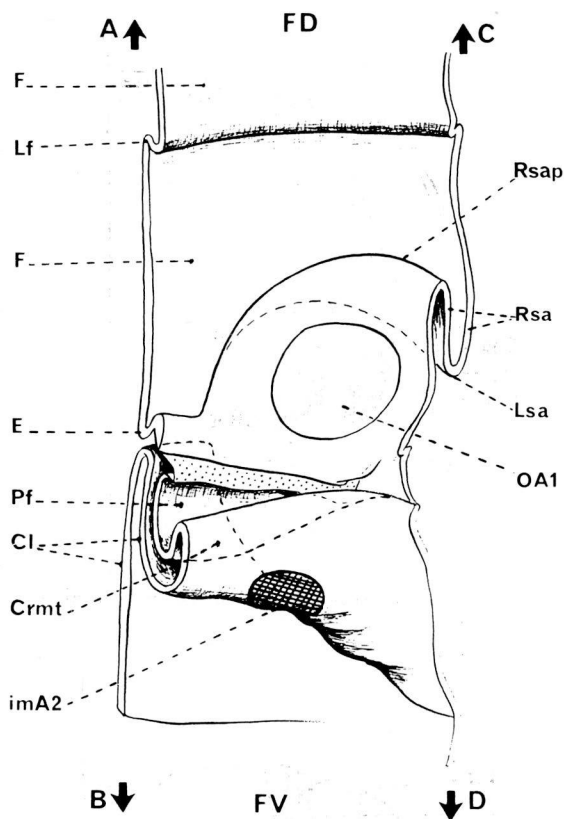


Fig. 5: Tête de *Caecosphaeroma burgundum*. Coupe effectuée au niveau de la face et correspondant à la tranche verticale AB—CD portée sur la figure 1. Face interne. AB passe légèrement à droite du plan sagittal. Le labre n'est pas figuré. FD: face dorsale. FV: face ventrale.

partie du front qui porte les orbites d'insertion des antennes d'un ensemble plus ventral fait de deux éléments soudés, la lamina frontale et le clypéus.

Vu de face (Fig. 1), cet ensemble est étiré transversalement jusqu'aux processus latéraux du clypéus (CIP1), comparables aux lobes paraclypéaux des Insectes et qui portent les articulations antérieures des mandibules, de telle sorte qu'il constitue le plancher des gouttières antennaires. Le clypéus est très développé, élargi à sa base. Dorsalement, il atteint l'écusson de la ligne supra-antennaire, à tel point que Racovitza (1912) éprouvait le besoin de préciser: "clypéus non soudé à l'écusson".

Vu de profil (Fig. 2), cet ensemble révèle son épaisseur considérable et laisse apercevoir le creusement du clypéus ainsi que le fort processus médian (Pf) de la lamina frontale. C'est grâce à une coupe à peu près sagittale (Fig. 5), ou sur un modèle en relief, que l'on comprend réellement l'enroulement de cette région de la face qui forme l'armature médiane entre les deux gouttières antennaires. Ainsi que le note Snodgrass (1952) chez *Ligyda*, le clypéus de *Caecosphaeroma burgundum* apparaît comme une émergence antérieure de la lamina frontale dont l'extension est indiquée sur la figure 5 par la situation de l'insertion des muscles de l'antenne (imA2). La lamina frontale est en effet considérée habituellement comme le sternite du segment antennaire chez les Isopodes, ce qui, de toute évidence, est en partie exact. Par contre, interpréter le clypéus, suivant l'opinion couramment admise, comme le sternite du segment mandibulaire, nous paraît impensable puisqu'aucun muscle appendiculaire des mandibules ne s'y insère.

Cette même figure 5 permet également d'apprécier à quel point la soudure lamina frontale - clypéus développe un fort repli chitineux interne, véritable tablette transversale de renforcement de la face située juste en dessous de la région de moindre résistance des orbites d'insertion des antennes. Cette crête s'étend ainsi entre les articulations antérieures des mandibules et joue exactement le même rôle que la suture épistomienne, ou clypéo-frontale, des Insectes. Snodgrass (1952) la décrit sans lui donner de nom; nous l'appellerons "crête intermandibulaire transverse" (Crmt). Elle correspond à la structure que Jackson (1926) décrit chez *Ligia* par le terme impropre de "barre maxillaire".

Ainsi le clypéus, profondément transformé, replié en profondeur, étiré transversalement, conserve ses deux caractéristiques fonctionnelles fondamentales: il supporte les articulations antérieures des mandibules et, corrélativement, présente une crête transversale interne. Cette crête de renforcement de la face se poursuit de chaque côté par le rebord interne du repli du lobe général (Rsg, Fig. 3 et 9) tout comme, chez les Insectes typiques, la suture épistomienne se prolonge latéro-postérieurement par la suture sub-génale.

IV. Front, ligne supra-antennaire, ligne frontale et toit de la capsule céphalique (Fig. 1 et 2)

Limité en avant par la ligne supra-antennaire, le toit crânien est divisé par la ligne frontale (Lf) en un front antérieur et un vaste vertex postérieur, occupé en majeure partie par l'insertion des muscles mandibulaires (adM) et dépourvu de toute trace dorsale du segment des maxillipèdes.

La ligne supra-antennaire est d'autant plus accusée qu'elle surplombe les gouttières antennaires (Fig. 1, 2 et 5: Rsa) et qu'elle développe un fort écusson médian. Morphologiquement très importante selon les auteurs, car elle marquerait la limite entre les tergites et les sternites des segments céphaliques, elle divise le front en deux parties: l'une postérieure, plus dorsale et vraisemblablement tergale, limitée en arrière par la ligne frontale, l'autre antérieure

et pleuro-sternale, plus ventrale, qui porte les orbites d'insertion des antennes. Ces deux régions du front sont appelées respectivement profrons et postfrons par certains (Jackson, 1926, chez *Ligia* - Vandel, 1943, chez *Ligidium*).

Le terme "épistome", fréquemment utilisé dans les descriptions de la face, est ambigu car il désigne des structures très différentes selon les auteurs, même récents. C'est ainsi que, à la suite de Racovitza (1912), certains (Hennequin, 1934 - Holthuis, 1956) désignent par épistome la partie de la face située sous la ligne supra-antennaire et portant les orbites d'insertion des antennes alors que, dès 1926, Jackson proposait de rejeter ce terme en insistant sur la confusion due à son emploi différent selon que l'on s'adresse aux Isopodes ou aux Décapodes. Vandel (1943) le rejette à son tour.

D'autres réservent le nom d'épistome au clypéus: Snodgrass (1952) par exemple, chez *Ligia*, tout en reconnaissant que "l'épistome des Isopodes est la réplique exacte du clypéus des Insectes", ce qui aurait dû le conduire à adopter le même terme dans ces deux groupes, ou Lomardo (1975) chez *Aniloera*.

Il nous paraît donc opportun d'abandonner toute utilisation du mot épistome, non seulement pour désigner le clypéus, mais également toute autre région de la face des Isopodes.

De profil, la ligne supra-antennaire (Fig. 2, Lsa) apparaît comme une importante limite anatomique qui oppose franchement la face au toit de la capsule céphalique, à tel point que Racovitza (1910) l'appelle "rebord frontal". Cet auteur donne à l'écusson le nom de "processus frontal" (chez *Faucheria*), mais il faut le rejeter car il prête confusion avec le processus médian de la lamina frontale.

La ligne frontale qui, de par sa position, mériterait plutôt le nom de "post-frontale", réunit typiquement le bord antérieur des yeux de nombreuses espèces oculées. Elle est souvent figurée sans que l'on puisse juger de son développement en profondeur (Racovitza, 1910 - Hennequin, 1934 - Gruner, 1953) ou même comme une simple ligne peu accusée (Jackson, 1926 - Manton, 1964). Chez *Caecosphaeroma burgundum* et les autres Sphéromiens examinés, elle prend l'allure d'un repli bien net (Fig. 5 et 9). Appelée quelquefois "crête occipito-frontale" (Racovitza, 1910 - Hennequin, 1934), elle est caractérisée par le fait que, juste à son niveau et un peu en arrière d'elle, s'insèrent les deux prolongements dorsaux du tentorium antérieur (les "processus pharyngiens" de Jackson), comme le montre la figure 1 (iT1d). Dans le cas de *Faucheria* (Fig. 6) et de tous les Isopodes où la ligne frontale est absente, ces insertions marquent son emplacement.

Si l'on se fie uniquement à la position des insertions dorsales des muscles mandibulaires sur le toit céphalique (Fig. 1, adM et Manton, 1964), la ligne frontale semble représenter la limite antérieure du segment mandibulaire, mais ce n'est pas là une preuve suffisante. Jackson (1928) signale que, chez certains Isopodes terrestres, une partie de ces insertions peut être située en avant d'elle. Dans ce cas, la ligne frontale n'est pas une limite morphologique, mais plutôt une ligne de renforcement à signification purement mécanique, ce qui est particulièrement évident, comme nous le verrons, chez *Caecosphaeroma burgundum* et les Sphéromiens.

V. *Les flancs de la capsule céphalique* (Fig. 2)

Ils ont également subi des modifications considérables dont nous envisagerons plus loin les rapports évidents avec la volvation.

On y voit une vaste dépression générale à fond plat (Fig. 1, 2, 3 et 9: Dg), entre un lobe général antéro-ventral très développé (Lg) et une région postgénérale surmontée d'une ligne en surplomb (Lm) qui délimite la postgénérale et le vertex. Par transparence, on peut repérer la position particulière de l'articulation postérieure de la mandibule (Marvillet et Chaudonneret, 1975) et celle de l'apodème latéro-ventral Ap sur lequel s'attachent les bras sclérifiés du squelette maxillo-sternal (Marvillet, 1972).

Le lobe général correspond en gros à la lame générale des Isopodes aquatiques telle que Gruner (1965) la figure chez *Idotea* et dont la présence est considérée par Vandel (1943) comme un caractère primitif. Dans sa partie la plus dorsale, il s'insinue sous le repli supra-antennaire et se continue par la partie du plancher de la gouttière antennaire qui porte les orbites d'insertion des antennes. Son extension vers l'avant forme le bord latéro-ventral de la gouttière antennaire (Fig. 1) et, en arrière, son repliement vers l'intérieur donne naissance au repli subgénéral (Fig. 3 et 9: Rsg). Son bord postéro-dorsal est entaillé en une gouttière (Ggi) où peut s'insinuer une crête du périonite 2.

La ligne en surplomb (Lm) correspond à la ligne marginale des autres Isopodes, comme en témoigne la comparaison avec des Sphéromiens oculés (Fig. 8) où cette ligne coïncide avec les bords postérieur et latéral de l'oeil. Chez de nombreux Isopodes, où la ligne supra-antennaire est bien nette, la ligne marginale la rejoint en avant de la tête, à l'endroit où aboutit également la ligne frontale quand elle existe. L'extension de la dépression générale (Dg) de *Caecosphaeroma burgundum* et l'intervalle apparu entre la ligne supra-antennaire et la ligne frontale font que ligne marginale et ligne supra-antennaire ne se rejoignent pas.

Dans sa partie la plus antérieure, la ligne marginale remonte légèrement, à angle droit, en direction dorsale. Elle court alors parallèlement à l'extrémité de la ligne frontale. Le bourrelet saillant compris entre les deux voit son relief accentué à la fois par la gouttière supérieure de la dépression générale (Ggs) et par le repli de la ligne frontale (Lf) comme l'explique la figure 9.

VI. *Le segment des maxillipèdes*

On sait que, chez les Isopodes, le segment des maxillipèdes est annexé par la capsule céphalique. On admet, avec beaucoup de vraisemblance, que la limite postérieure de la tête proprement dite est matérialisée, chez la plupart d'entre eux, par une suture occipitale dorsale qui s'étend dans la région postérieure du vertex et se poursuit latéralement sur les aires postgénérales par deux sillons verticaux.

Si l'on ajoute à cela le découpage du squelette ventral maxillo-sternal par des bras intersegmentaires sclérifiés, l'ensemble du segment des maxillipèdes

apparaît, ainsi que le souligne Jackson (1926) comme un anneau continu situé à l'arrière de la capsule céphalique et faisant suite à la tête sensu stricto.

La persistance de ces sillons dorsal et latéraux serait un caractère propre aux Isopodes aquatiques (Racovitza, 1912 - Jackson, 1928). Certains Cirolanides, *Sphaeromides* par exemple, tendent à le prouver. A partir de ce dispositif, une évolution au sein des Isopodes fait que:

- Le segment des maxillipèdes va se réduire.
- Sa limite antérieure visible extérieurement tend à disparaître, la partie dorsale de la suture occipitale étant la première affectée par cette régression. Elle est encore visible chez les Oniscoïdes primitifs (*Ligia*, *Ligidium*) mais pas chez les Oniscoïdes plus évolués (Jackson, 1928 - Vandel, 1960) qui conservent par contre ses parties latérales, bien apparentes, comme nous l'avons vérifié sur de nombreuses espèces.

Caecosphaeroma burgundum, les autres Sphéromiens observés (*Caecosphaeroma virei*, *Monolistra caeca*, *Sphaeroma hookeri*, *Sphaeroma serratum*) et certains Cirolanides (*Faucheria faucheri*), tous aquatiques et volationnels, ont perdu toute trace de limite du segment des maxillipèdes extérieurement visible sur la capsule céphalique. Seule leur armature céphalique ventrale révèle encore les indices de la segmentation (Marvillet, 1972).

Des expansions chitineuses creuses s'invaginent à partir des portions latérales de la suture occipitale. Ces formations, décrites par Jackson (1926) sous le nom de "tergal alae", ont conservé ce nom, même dans la littérature récente, avec un certain nombre de variantes: "ailes des apodèmes tergaux" par exemple (Lombardo, 1975).

Même dans les cas où la suture occipitale régresse, ces ailes tergales sont toujours présentes. C'est ainsi que Tait (1917) les décrit chez *Glyptonotus* où, bien sûr, le dispositif est différent, puisque les deux premiers segments thoraciques sont incorporés à la capsule céphalique, mais où le péréionite 1 est réduit à une mince bandelette en croissant coincée entre la tête et le péréionite 2.

Dans le cas d'*Armadillo*, où le segment des maxillipèdes n'est plus représenté que par une marge postérieure étroite des postgénas, ces expansions internes sont également présentes et l'on peut y insinuer une pointe mousse à partir du sillon externe d'invagination.

Certains Sphéromiens (*Sph. hookeri* et *Sph. serratum*) et *Faucheria faucheri* ont des ailes tergales bien développées, bien qu'extérieurement rien ne signale la présence d'une segmentation. Par contre, chez *Caecosphaeroma* et *Monolistra*, ces formations sont elles-mêmes tellement réduites et refoulées sur la marge postérieure de la tête, que leur assimilation aux ailes tergales des auteurs serait hasardeuse s'il n'y avait les insertions musculaires pour trancher la question. Holmgren (1920) chez *Asellus*, Jackson (1926) et Manton (1964) chez *Ligia*, Schmalzfuss (1974) chez *Mesidotea*, *Ligia* et *Tylos*, décrivent sur les ailes tergales les insertions de muscles provenant des antennes et des pièces buccales. Les expansions de *Caecosphaeroma burgundum*, malgré leurs dimensions réduites, donnent insertion à certains muscles des antennes, des man-

dibules, des maxilles et des paragnathes. Elles correspondent donc aux ailes tergales des auteurs.

Le fait que ces ailes tergales reçoivent des muscles antennaires et des muscles des diverses pièces buccales permet de penser qu'il s'agit en réalité de formations de signification complexe, dues probablement à la coalescence de plusieurs limites intersegmentaires (comme, par exemple, le bras antérieur du tentorium d'Insecte). Nous leur donnerons le nom de tentorium postérieur (Fig. 3, T2), par opposition au vaste tentorium antérieur dont nous avons décrit les orifices d'invagination dans un travail précédent (Marvillet, 1972). La suture occipitale serait alors quelque chose de beaucoup plus complexe qu'une simple limite intersegmentaire.

B. Les structures liées à la volvation

La faculté de se rouler en boule est un phénomène assez répandu dans le monde animal et tout particulièrement chez les Isopodes, à tel point que Vandel (1959) voit dans cette aptitude une "tendance de groupe" de ces Crustacés. Chez les Oniscoïdes, plusieurs lignées aboutissent à des formes volvationnelles. Les Cirolanides connaissent la même évolution et la volvation devient la règle générale chez les Sphéromiens, ce qui fait des eaux souterraines un milieu riche en espèces capables de se conformer en une sphère à peu près parfaite.

A la volvation correspondent un certain nombre d'adaptations anatomiques: forme générale du corps, bombement des tergites, coaptation des segments thoraciques entre eux, escamotage des antennes, application du bord postérieur du pléotelson sur la tête, élimination des saillies extérieures à la boule. Nous ne reviendrons pas sur ces exigences mécaniques générales, étudiées par de nombreux auteurs, dont Racovitza (1910, 1912), Vandel (1943, 1960, 1962), Gruner (1953), Hennequin (1934).

Au niveau de la capsule céphalique par contre, il est intéressant de préciser à quel point la volvation peut bouleverser les éléments anatomiques préexistants et de comparer les structures rencontrées chez *Caecosphaeroma burgundum* et les Sphéromiens avec les dispositifs tout aussi efficaces mais radicalement différents adoptés par les Cirolanides et les Oniscoïdes supérieurs.

1. La forme de la tête

L'aspect globuleux de la tête est souvent considéré comme lié à la volvation. Nous n'y voyons pour notre part ni relation obligatoire, ni même règle générale. Certes les Sphéromiens, malgré une ligne marginale très saillante, ont une tête globuleuse, mais ce n'est pas du tout le cas, par exemple, des Oniscoïdes volvationnels *Armadillidium* ou *Armadillo*. Comme le souligne Jackson (1928), la tête de ces derniers est au contraire tassée dans le sens antéro-posté-

rieur et l'occiput comme les génas ont la forme d'une bande étroite. Tout au plus la capsule céphalique est-elle bombée dorsalement, mais la face est large, aplatie et brutalement différenciée des régions dorsales par un angle bien marqué. La ligne marginale, qui avait disparu, est remplacée par une ligne marginale secondaire saillante. En réalité, chez ces Oniscoïdes, la tête n'est pas tant adaptée à la volvation qu'à la protection des antennes qui s'appliquent contre la face (Gruner, 1953). La capsule céphalique du Cirolanide *Faucheria faucheri* correspond assez à cette description.

Il en est tout autrement de *Caecosphaeroma* et des Sphéromiens: l'opposition vertex-face est estompée, malgré le relief de la ligne supra-antennaire qui sépare radicalement les deux. C'est que l'ensemble clypéus-labre, saillant en avant, est bombé suivant une courbe qui prolonge celle des régions dorsales de la tête (Fig. 2). Il faut en chercher l'explication dans le creusement des deux gouttières antennaires en direction ventrale et dans le développement corrélatif de leur armature médiane commune, le clypéus.

Lorsque l'animal est enroulé, cette face bombée vient se loger entièrement dans l'évidement correspondant du pléotelson, fortement voussuré (Fig. 4). On peut considérer d'ailleurs que les antennes des Oniscoïdes volvationnels ou de *Faucheria* occupent un volume équivalent dans la boule, malgré la petitesse du clypéus.

Faut-il enfin attribuer la régression du segment des maxillipèdes à la volvation? Rien ne le prouve, puisqu'il est présent chez les Oniscoïdes capables de s'enrouler, malgré le tassement antéro-postérieur de la tête. Peut-être cette régression ne se produit-elle qu'au stade ultime de l'évolution "volvationnelle", les Sphéromiens et les Cirolanides atteignant la quasi-perfection à ce point de vue. On peut tout aussi bien n'y voir qu'une tendance évolutive indépendante de la volvation dans certains groupes d'Isopodes aquatiques.

II. La coaptation du pléotelson et de la tête

Lorsque *Caecosphaeroma burgundum* s'enroule, le bord postérieur arrondi et uni du pléotelson vient s'appliquer étroitement sur la ligne frontale qui joue le rôle d'un bourrelet de renforcement transversal dans le vaste vertex soumis de surcroît aux tractions des puissants muscles adducteurs des mandibules (Fig. 1 et 4).

La coaptation est d'autant plus parfaite que la ligne frontale est homogène, sans rupture et qu'elle est naturellement prolongée de chaque côté par les bords antérieurs des péréionites 2 et 3 sur lesquels s'appuient les marges latérales du pléotelson (Fig. 4, 7 et 8). Chez d'autres Isopodes volvationnels l'appui du pléotelson se fait sur la ligne supra-antennaire (*Faucheria*, *Tylos*, *Helleria*, ...) et la ligne frontale est alors absente, comme c'est le cas général des Isopodes aquatiques non susceptibles de se rouler en boule.

La présence de la ligne frontale chez *Caecosphaeroma burgundum* et les autres Sphéromiens semble donc directement liée aux impératifs de la volvation. Elle assure une fermeture plus hermétique de la boule que la ligne supra-

antennaire interrompue par l'écusson et sa position, postérieure à cette dernière, fait que la tête est dissimulée plus profondément sous le pléotelson.

L'écusson

C'est une formation triangulaire à pointe antérieure médiane qui peut quelquefois se développer en un vaste bouclier transversal tel qu'on l'observe chez les Eubelidae. Il vient immédiatement à l'esprit que cet écusson est un renforcement de la ligne d'appui du pléotelson chez les formes volvationnelles puisqu'il est généralement présent, soit sur la ligne supra-antennaire lorsqu'elle joue ce rôle (*Faucheria* par exemple), soit sur la ligne frontale ou sur une ligne postérieure néoformée, la ligne post-scutellaire, lorsque la ligne supra-antennaire a été incorporée à la face (Oniscoïdes volvationnels évolués).

Cette opinion généralement admise ne tient pas compte de plusieurs faits qui la contredisent:

- La formation d'un écusson frontal médian est une tendance fréquente de nombreux Isopodes ne se roulant pas en boule (*Ligia*, *Ligidium*, *Oniscus*, *Trichoniscus*...).

- Cet écusson peut être au contraire discret (*Tylos*) ou même absent (*Armadillo*) chez des formes volvationnelles.

- Dans le cas de *Caecosphaeroma burgundum*, il est au contraire bien développé, mais ce n'est pas la ligne d'appui du pléotelson, la ligne frontale, qui le porte, mais la ligne supra-antennaire plus antérieure, largement dissimulée sous le bord postérieur du corps une fois l'animal enroulé!

Chez les Sphéromiens, l'écusson est donc avant tout une structure de renforcement de la face puisqu'il ne représente que l'épanouissement dorsal d'une sorte de cloison verticale médiane dressée entre les gouttières antennaires (Fig. 2 et 7). Cette interprétation vaut également pour *Faucheria* (Fig. 6) où pourtant l'écusson est situé juste sur la ligne d'appui du pléotelson.

Les adaptations corrélatives du pléotelson

Les Isopodes et les Diplopodes volvationnels améliorent la coaptation de l'extrémité du corps sur la tête grâce à deux adaptations de l'abdomen ou du pléotelson:

- Un bord postérieur continu permettant une fermeture aussi hermétique que possible.

- Un évidement interne où se loge la tête et dont l'efficacité est accrue chez les Sphéromiens par la réduction du volume des pléopodes (Racovitza, 1910).

La disparition des vides entre les pièces qui participent à la constitution du bord postérieur du corps et à la formation d'une ligne sans faille est un point d'évolution important conduisant à une volvation parfaite. Le Myriapode *Glomeris* y parvient par son bouclier préanal, les Oniscoïdes volvationnels

par des modifications variées, soit des uropodes, soit du telson. *Helleria brevicornis* (Gruner, 1953 - Mead, 1963) va plus loin dans la réduction du nombre de pièces visibles de l'extérieur, puisque les uropodes ne sont plus apparents et que le telson trapézoïdal subsiste seul.

Parmi les Isopodes aquatiques volvationnels, le genre *Caecosphaeroma* pousse la simplification à l'extrême: alors que les uropodes en forme de sabre de *Monolistra*, ou en palettes de *Faucheria* et des Sphéromiens, font encore saillie à l'extérieur de l'animal enroulé, ils sont vestigiaux chez *Caecosphaeroma virei* et ont à peu près disparu chez *C. burgundum* (Fig. 4) où le pléotelson n'est plus qu'une pièce monolithique bombée au bord postérieur arrondi et sans faille.

Cette simplification anatomique favorise une coaptation parfaite, ce qui n'est pas le cas d'espèces volvationnelles pourtant très évoluées, comme *Armadillidium* ou *Armadillo*, chez lesquelles le bord postérieur du pléotelson, bien que très modifié, est fait de nombreux éléments. Entre lui et la tête persiste une fente par laquelle l'écusson reste visible quand l'animal est enroulé.

Hennequin (1934) considérait *Sphaeroma serratum* comme un type volvationnel presque parfait. *Caecosphaeroma burgundum* est beaucoup plus évolué dans ce sens et, comme Racovitza (1910) le disait d'après l'allure générale du corps: "Les Monolistrini arrivent certainement bien près de la perfection dans leur enroulement. Toute leur morphologie externe est influencée par cette tendance à devenir à volonté une boule parfaite."

III. Le repliement des antennes

Les Isopodes volvationnels ont deux façons d'escamoter leurs antennes:

- Les exoantennés développent un système de gouttières en direction postérieure sur la surface dorsale de la tête et du premier péréonite libre. L'animal une fois enroulé, les antennes sont encastrées dans ces gouttières mais restent entièrement visibles de l'extérieur.

- Les endoantennés les logent à l'intérieur de la boule dans des gouttières développées soit en direction latérale sur la face puis sur une partie des gènes (*Faucheria* pour les Cirolanides, Fig. 6 - *Armadillo* par exemple, pour les Oniscoïdes), soit en direction ventrale sur la face seule (Sphéromiens).

Les gouttières sont accompagnées dans tous les cas de butées et de saillies qui maintiennent les antennes en place et les protègent.

Les gouttières antennaires ont puissamment modelé la face de *Caecosphaeroma burgundum*. Chacune d'elles accueille, lors de la volvation, du fond vers la surface, le palpe mandibulaire, l'antenne puis l'antennule. Les trois sont alors solidement encadrés sur les côtés et dorsalement (Fig. 1) par un ensemble fait d'une armature médiane, d'un surplomb dorsal et d'un lobe général latéral (le pléotelson venant clore la gouttière à l'extérieur).

a. L'armature centrale entre les gouttières antennaires

Nous avons décrit les trois éléments qui la constituent de haut en bas: l'écus-

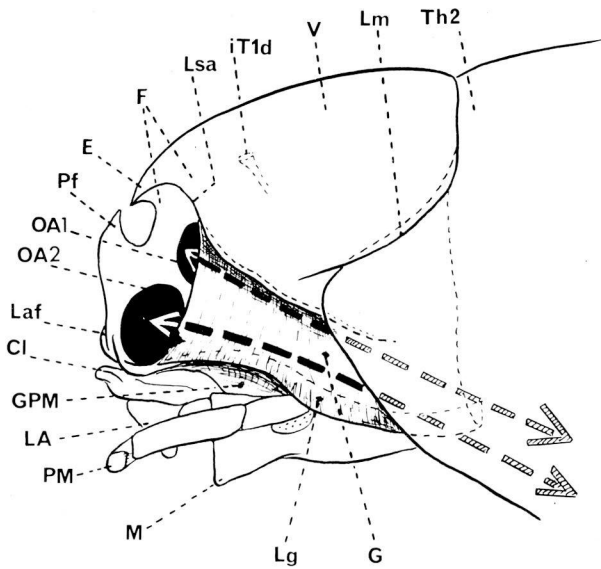


Fig. 6: Tête de *Faucheria faucheri*. Schéma, de profil.
Les deux flèches en tirets indiquent la position des antennes lorsque l'animal est enroulé.

son, dont nous avons évoqué la signification, le processus frontal et le clypéus (Fig. 2).

+ *Le processus frontal* des Isopodes est typiquement une émergence de la lamina frontale en direction médio-dorsale, juste entre les orbites antennaires. A quelques exceptions près (*Tylos*, *Helleria*), il est peu développé là où ces orbites sont écartées (Isopodes terrestres), mais il l'est beaucoup plus lorsqu'elles sont rapprochées de la ligne médiane (Isopodes aquatiques, *Idotea* par exemple, Fig. de Gruner, 1965). Il joue alors le rôle d'une structure de renforcement.

Dans la lignée des Cirolanides, le processus frontal prend une grande extension (*Typhlocirolana*, *Sphaeromides*). Il atteint son apogée chez l'espèce volvationnelle des eaux souterraines *Faucheria faucheri*, sous la forme d'une cloison verticale médiane qui s'unit largement à la formation analogue dressée sous l'écusson et qui développe un bec dorsal en direction de la pointe de celui-ci (Fig. 6).

On ne peut que rapprocher l'allure de ce dispositif de celui que réalise *Caecosphaeroma burgundum*, mais où le processus frontal, malgré son importance, est relégué au second plan par un clypéus extraordinairement puissant.

+ *Le clypéus* est normalement plat et peu saillant chez les Isopodes aquatiques et les Oniscoïdes inférieurs. Dans quelques cas (*Idotea* par exemple) il annonce par son importance celui des Sphéromiens. Dans ce groupe, le grand développement de sa région centrale qui s'étale et recouvre ses deux flancs évidés pour le logement des antennes en fait un cas unique parmi les Isopodes. Son rôle de renforcement mécanique entre les deux gouttières antennaires peut seul expliquer sa taille considérable.

L'ensemble de cette armature des Sphéromiens rappelle l'excroissance médiane des exoantennés, allongée entre les deux gouttières antennaires sur le front et le vertex et qui joue le même rôle pour le logement des antennes.

b. *Le surplomb dorsal*

L'antennule est insérée au fond de la gouttière antennaire et la forme coudée de son premier article lui permet de se déployer facilement par un simple mouvement de pivot. L'antenne est insérée plus latéralement et sa base est en partie cachée par le repli supra-antennaire qui recouvre aussi la partie tout à fait antérieure du lobe géral (Fig. 1 et 2). Un surplomb aussi accusé est exceptionnel chez les Isopodes et doit être attribué à l'importance de la gouttière antennaire, à l'enfoncement corrélatif de la face sous la ligne supra-antennaire (Fig. 5) ainsi qu'à la taille considérable des deux antennes.

c. *Le lobe géral*

C'est également par le creusement de la gouttière antennaire qu'il faut expliquer son ampleur ainsi que, par voie de conséquence, la migration vers l'intérieur de la marge ventrale primitive de la gena qui forme le repli subgéral. L'articulation postérieure de la mandibule suit ce mouvement et le dispositif fait alors penser à une esquisse d'entotrophie (Marvillet et Chaudonneret, 1975). On le retrouve à peu près tel quel chez *Monolistra*, *Sphaeroma* et *Faucheria*. Cette dernière espèce toutefois n'a pas un lobe géral aussi développé que celui de *Caecosphaeroma*, puisque la gouttière dorso-ventrale n'est pas creusée en profondeur pour abriter les antennes qui se replient dans une autre direction et qu'elle ne sert qu'au logement du palpe mandibulaire (Fig. 6, GPM).

IV. *La coaptation de la tête et du deuxième segment thoracique*

La capsule céphalique de *Caecosphaeroma burgundum* est profondément encastrée dans le deuxième segment thoracique (Fig. 4, Th2). La mobilité de l'une par rapport à l'autre qui, de ce fait, est déjà limitée, est encore considérablement réduite au cours de la volvation par des dispositifs d'engrenage et de verrouillage (Fig. 7 et 9). Il en est de même chez les Sphéromiens marins oculés (*Sphaeroma*, Fig. 8).

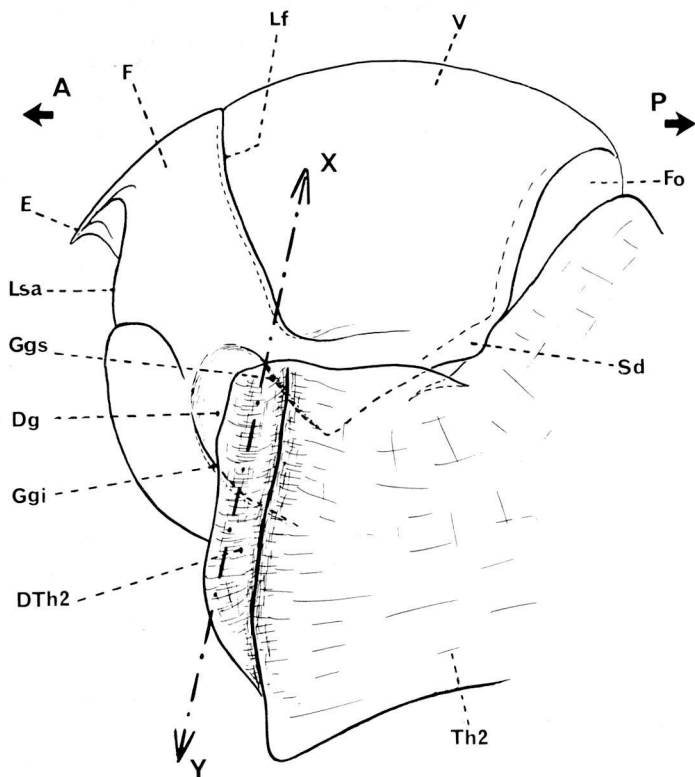


Fig. 7: Tête de *Caecosphaeroma burgundum*, de profil. Schéma expliquant la coaptation de la capsule céphalique et du péréionite 2.
 La coupe XY correspond à la figure 9.
 On voit que la ligne frontale est prolongée vers le bas par une crête du bord antérieur de Th2.
 La dépression DTh2 est peu accusée chez les Sphéromiens. A: région antérieure. B: région postérieure.

Deux saillies tout à fait antérieures du péréionite 2 encadrent la tête (Fig. 4, 7 et 8). Chacune d'elles présente à sa base une semelle qui glisse sur la dépression générale (Fig. 9, Dg) et dont les crêtes latérales (CrTh2) s'insinuent dans les gouttières générales supérieure et inférieure (Ggs et Ggi). En même temps, comme le montrent les figures 7 et 8, les marges latéro-postérieures de la capsule céphalique s'encastrent dans le bord antérieur du premier segment thoracique libre: la partie tout à fait latérale du vertex, limitée par la ligne marginale (Lm), est recouverte par le rebord dorsal de la saillie antérieure du péréionite 2 alors que, juste en arrière, c'est l'angle occipital postérieur du vertex (Sd) qui chevauche le péréionite.

Malgré quelques modifications, les aires gēnales des Isopodes terrestres volvationnels évolués (*Armadillidium*, *Armadillo*) n'ont pas subi un tel bouleversement et sont assez peu modifiées en comparaison avec celles d'Oniscoïdes ne se roulant pas en boule (*Porcellio* par exemple). Leur gēna n'est en effet que partiellement consacrée au glissement de la saillie antérieure du péréionite

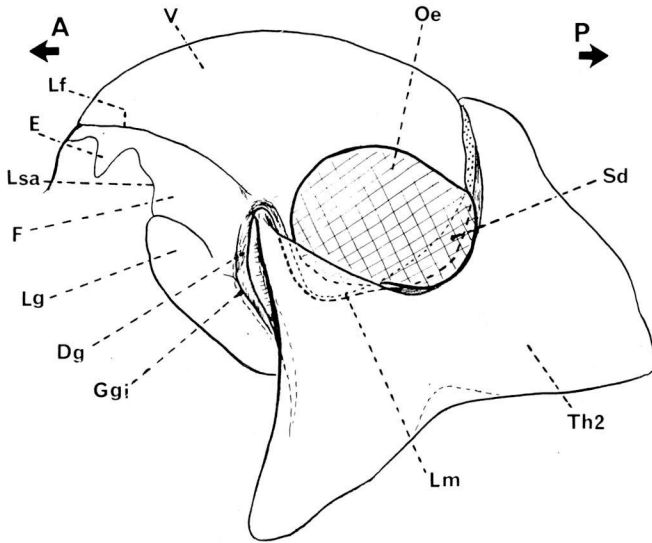


Fig. 8: Tête de *Sphaeroma hookeri*. Sphéromien marin oculé. Profil. Schéma expliquant la coaptation de la capsule céphalique et du péréionite 2.

2, une grande part de sa surface étant occupée par une gouttière peu profonde sur laquelle s'applique l'antenne au moment de la volvation. Il n'y a ni gouttière gēnale, ni semelle correspondante du deuxième segment thoracique. Quant au chevauchement alterné des bords antérieurs de ce dernier et des marges latéro-postérieures du vertex, il est remplacé par une simple butée de l'avancée thoracique sous la ligne marginale. On peut dire à peu près la même chose de *Faucheria* (Fig. 6).

Nous sommes donc loin de la dissociation et de l'élargissement considérable des aires gēnales des Sphéromiens qui, libres de tout logement des antennes, sont devenues tout entières une surface d'appui et de glissement des saillies antérieures du péréionite 2. Ce mouvement est guidé par les deux gouttières encadrant chaque dépression gēnale, surplombées chacune par un élément de renforcement bombé et sclérifié (Fig. 1 et 9). Du côté antéro-ventral, c'est

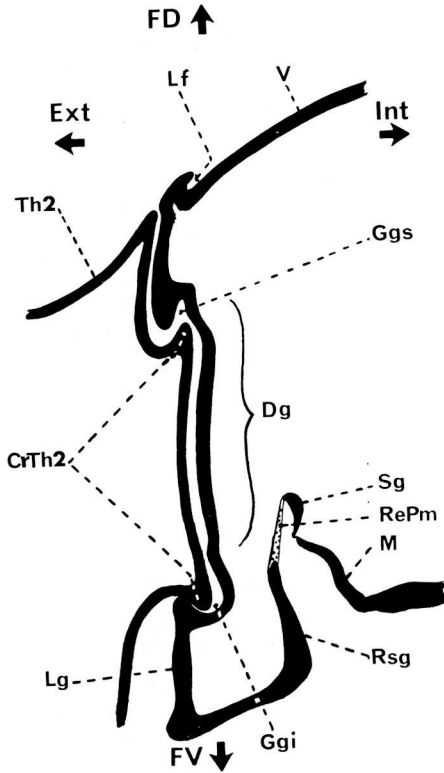


Fig. 9: Coupe transversale de la région génale de *Caecosphaeroma burgundum* (portée en XY sur la figure 7). D'après une préparation microscopique.

FD: Face dorsale, FV: Face ventrale, Ext: Côté externe, Int: Côté interne.

le lobe général; du côté postéro-dorsal, c'est le bourrelet saillant entre les extrémités de la ligne frontale et de la ligne marginale.

C. Conclusions

Nous avons comparé la structure externe de la capsule céphalique de *Caecosphaeroma burgundum* à celle de plusieurs Isopodes volvationnels. Les différentes lignées qui ont acquis cette faculté d'enroulement l'ont fait suivant des modalités diverses, mais ont abouti à une étonnante convergence de forme sous l'influence d'exigences mécaniques précises:

- réalisation d'une boule aussi hermétique que possible par appui du pléotelson, très modifié, sur la tête, également modifiée.

- coaptation de la tête et du péréionite 2.
- logement des antennes et des palpes mandibulaires pendant la volvation.

Vandel (1948, 1959) a mis en relief, chez les Isopodes volvationnels exo-antennés, l'importance capitale de ce dernier facteur dans la genèse progressive des coaptations. En effet, lorsqu'un groupe d'Isopodes permet de suivre l'évolution de la volvation au sein d'une lignée bien définie, comme celle des Spelaeoniscidae, on constate que les transformations affectent en premier lieu la région antérieure de la capsule céphalique, avec l'apparition de gouttières de plus en plus importantes. Ces modifications s'étendent ensuite progressivement à la tête tout entière, à la région antérieure de l'animal puis à l'ensemble du corps, les uropodes étant les derniers touchés par ce processus évolutif.

Bien que les conséquences en soient fonctionnellement identiques, les endo-antennés examinés au cours de cette étude ont adopté, au niveau de la capsule céphalique, des solutions différentes pour aboutir à une protection des antennes aussi parfaite que possible à l'intérieur de la boule ainsi formée. Ces solutions dépendent étroitement de l'insertion des antennes sur la tête et de la direction de leur repliement.

1. *Les quatre orbites d'insertion sont de forte taille et proches du plan sagittal*

Au niveau de la ligne médiane de la face se développe une crête verticale de séparation et de renforcement que l'écusson et le processus frontal peuvent constituer à eux seuls (cas de *Faucheria*).

Les antennes se replient alors de deux façons:

- *Caecosphaeroma* et *Sphéromiens*: leur repliement se fait en direction ventrale, donc en creusant obligatoirement dans la face une gouttière médiale par rapport au lobe géral (Fig. 1). La face est enfoncée et sa surface visible de l'extérieur est rétrécie par le façonnement de ces deux profondes gouttières antennaires dont les bords se développent et engainent les antennes repliées dans ce cadre robuste.

Tous les éléments constitutifs de la face subissent une évolution poussée dans ce sens: adjonction au processus frontal d'un énorme clypéus, grande extension du lobe géral et du repli supra-antennaire. Une conséquence importante de ce premier type de repliement des antennes est que la géna, entièrement libre de tout logement antennaire, subit de son côté une évolution orientée exclusivement vers la coaptation avec le péréionite 2.

- *Faucheria*: le repliement des antennes est rectiligne, en direction latérale, à plat sur la face puis sur la géna, dorsalement à un lobe géral discret et sans creusement de gouttières profondes, donc sans repli supra-antennaire important et sans hypertrophie du clypéus (Fig. 6). La face, très élargie, passe sans transition aux aires gérales où la place disponible est partagée entre le logement des antennes et la coaptation avec le segment thoracique 2. Dans l'ensemble, les transformations de la capsule céphalique ne sont pas aussi poussées que chez les Sphéromiens.

Ce deuxième type de repliement des antennes chez les Isopodes aquatiques volvationnels endoantennés ressemble à celui qu'ont adopté les Oniscoïdes supérieurs.

2. *Isopodes terrestres: seules les orbites d'insertion des antennes sont de forte taille (antennules réduites). Elles sont très écartées du plan sagittal*

Aucune crête médiane n'apparaît sur la face. L'écusson est discret ou absent; il n'y a ni processus frontal saillant ni clypéus important.

Les antennes se logent à plat, comme chez *Faucheria*, sur une face élargie, mais leur repliement est différent. Il s'effectue d'abord en direction médiale puis, après un coude brutal, en direction latérale (voir par exemple les figures de Gruner, 1966, concernant *Armadillidium*). Au niveau de la gena, l'antenne oblique franchement en direction ventrale. Ici également, les gouttières antennaires sont superficielles et les aires génales sont occupées à la fois par le logement de l'antenne et l'appui du péréonite 2.

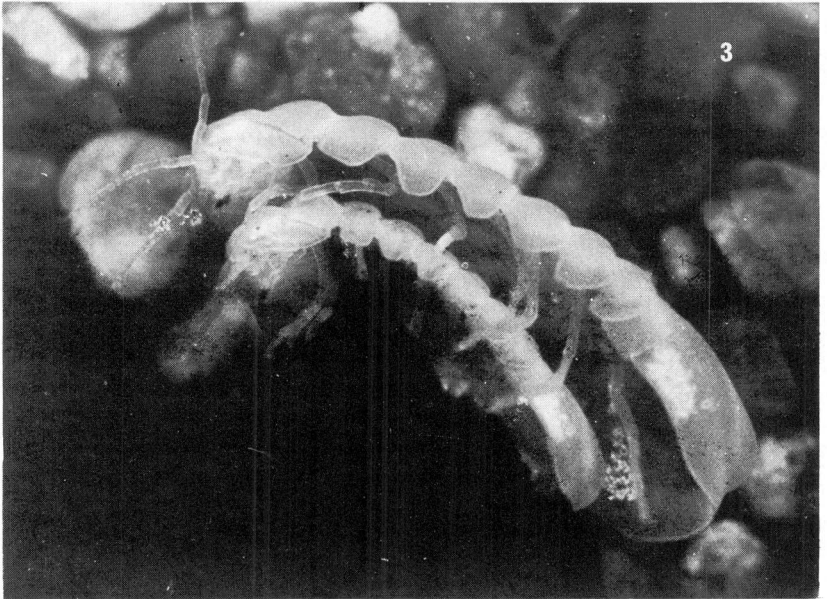
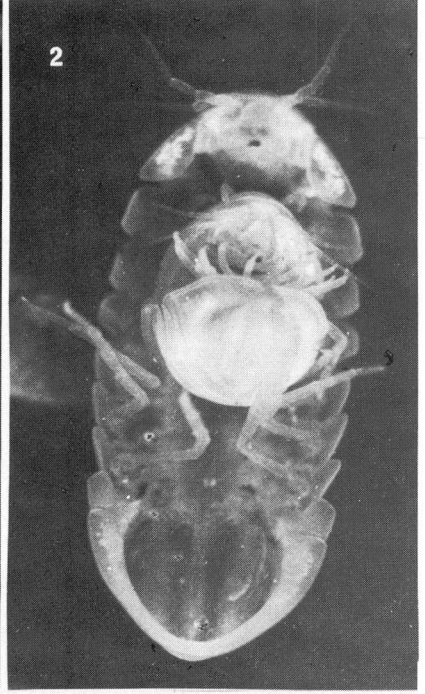
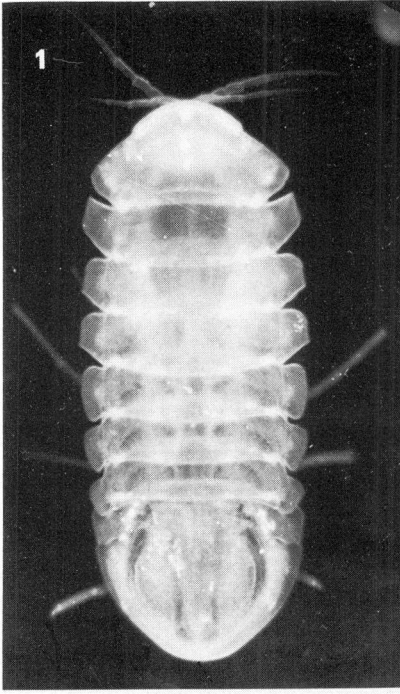
Il est vraisemblable que ce type de repliement des antennes ne fait qu'accroître l'écartement de leurs insertions qui atteint son maximum chez *Armadillo*.

Ainsi, l'évolution vers la forme volvationnelle emprunte des voies différentes pour aboutir à des capsules céphaliques d'aspect très dissemblable. Les Sphéromiens d'une part et les Oniscoïdes d'autre part en sont les représentants les plus caractéristiques. Il serait alors tentant de considérer qu'il existe parmi les Isopodes volvationnels endoantennés une évolution propre aux formes aquatiques et une autre propre aux formes terrestres. Le cas de *Faucheria*, Cirolanide des eaux souterraines dont la face évoque celle d'un Isopode terrestre volvationnel endoantenné, prouve qu'il n'en est rien.

Dans un autre ordre d'idées, l'étude des Spelaeoniscidae (Vandel, 1948, 1959) a permis de mettre en évidence, au sein de ce groupe, une évolution graduelle, orthogénétique, dans l'apparition des coaptations et dans leur extension progressive à l'ensemble du corps.

Dans la lignée des Cirolanides, nous l'avons déjà signalé plus haut, il est possible de suivre cette tendance évolutive au niveau du processus frontal par exemple, qui atteint son plus grand développement dans l'espèce volvationnelle *Faucheria faucheri*. Par contre, tous les Sphéromiens actuels sont capables d'emblée d'une volvation quasi-parfaite et seuls les uropodes présentent encore des stades évolutifs différents. Ils sont grands (*Monolistra*, *Sphaeroma*), vestigiaux (*Caecosphaeroma virei*) ou pratiquement nuls (*C. burgundum*).

Si réellement telson et uropodes sont concernés en dernier lieu par les transformations liées à la volvation, on peut admettre que les Sphéromiens en sont à un stade évolutif très avancé où les coaptations au niveau de la tête ont atteint leur achèvement et où seules les dernières retouches ont lieu au niveau du pléotelson. La forme la plus évoluée est alors sans conteste *Caecosphaeroma burgundum*. Cet habitant des eaux souterraines réalise une sphère parfaite



sans saillies extérieures, possède un pléotelson monolithique et sans faille dont la coaptation sur la tête et les deux premiers péréionites libres est hermétique, des gouttières antennaires profondes, un système complexe d'engrenage entre le péréionite 2 et les aires génales.

Cette adaptation de *Caecosphaeroma burgundum* à la volvation ne s'est pas faite entièrement dans le milieu aquatique souterrain, puisque les Sphéromiens marins, ancêtres probables des *Caecosphaeroma*, présentaient certainement déjà, à l'époque où ils ont pénétré dans le domaine obscuricole, des transformations bien engagées dans ce sens. C'est ce que suggère l'étude comparative des adaptations de la capsule céphalique à la volvation chez leurs représentants actuels.

L'évolution ultérieure vers une forme volvationnelle encore plus parfaite s'est alors achevée dans les eaux souterraines pendant la longue période qui sépare le début de cette colonisation de l'époque actuelle. Les *Caecosphaeroma* ne sont en effet probablement pas des animaux à vocation cavernicole récente, contrairement à ce que Vandel (1964) affirme, sur la foi des données de Paris (1925) ou des observations de Remy (1948) relatives à des individus pigmentés de *Caecosphaeroma virei* trouvés dans une grotte de l'Ain. Cette existence de *Caecosphaeroma* réellement "pigmentés" avait déjà été mise en doute dans l'étude critique de Husson (1965). Le travail de Graf et Marvillet (1966) devait démontrer que les colorations observées ça et là dans la nature ou en élevage ne doivent rien à la présence de pigments, mais qu'elles sont dues à l'agglutination de substances colorées extérieures, en surface de la carapace, pouvant aller dans certains cas jusqu'à une imprégnation de la cuticule elle-même.

On voit mal en effet comment se ferait la réacquisition de pigments par des espèces qui en sont totalement dépourvues depuis longtemps, en même temps, comme le fait remarquer Spandl (1926), qu'elles ont perdu toute trace de structures oculaires.

Vandel, dans ce même ouvrage de 1964, donne cependant pour probable que l'origine des Sphéromiens cavernicoles et de leurs Ostracodes commensaux, comme celle des Cirolanides, doit remonter au début du tertiaire. Il est en cela tout à fait en accord avec les idées émises par Hubault (1934) et Daum (1954).

A l'appui de cette hypothèse de "l'ancienneté" de *Caecosphaeroma burgundum*, suggérée par la paléogéographie, viennent s'inscrire d'autres arguments:

Fig. 1: Individu mâle de *Caecosphaeroma burgundum* (taille: 14 mm) en face dorsale.

Fig. 2: Mâle et femelle de *Caecosphaeroma burgundum* accouplés, retournés sur leur face dorsale et vus au moment où le mâle (14 mm de long) s'est déroulé et montre sa face ventrale, alors que la femelle (10 mm de long) est encore enroulée. On voit que ce fort dimorphisme sexuel permet à la femelle d'être complètement entourée par le mâle lorsque les deux individus sont enroulés.

Fig. 3: Couple de *Caecosphaeroma burgundum* vu de profil. Le mâle tient la femelle par ses péréiopodes 2, 3 et 4.

Les caractères anatomiques déjà cités (dépigmentation et cécité totales, évolution poussée vers la volvation) plaident en faveur d'une longue évolution dans le milieu souterrain.

La distribution géographique actuellement connue de cette espèce montre qu'elle est radicalement coupée des faunes marines d'origine et cela correspond tout à fait à l'une des caractéristiques énoncées par Chappuis (1953) lorsqu'il définit les "espèces relictées".

Enfin, le rythme extrêmement lent des phénomènes biologiques de *Caecosphaeroma burgundum* (Husson et Daum, 1953 - Daum, 1954 - Marvillet, 1970) le place également parmi les cavernicoles "anciens".

Quel rôle faut-il attribuer à la volvation dans le domaine aquatique souterrain?

Pour Racovitza (1910) et bien d'autres, c'est un procédé de défense passive contre les prédateurs adopté même par des Isopodes chez lesquels la volvation n'est pas encore très évoluée. L'atrophie des uropodes, devenus inutiles dans le milieu souterrain fissuré, ne serait que la conséquence de la tendance à former une boule n'offrant aucune prise aux Amphipodes carnassiers du genre *Niphargus*.

Nos observations dans le milieu cavernicole nous conduisent à des conclusions plus nuancées. En eau calme, là où de nombreux *Caecosphaeroma* séjournent sur les feuilles ou le bois morts dont ils se nourrissent, les gros *Niphargus virei* n'ont aucun mal à s'en emparer, même s'ils se roulent en boule. En eau courante il est au contraire impossible à ces prédateurs aveugles d'attraper une boule qui ne reste pas sur place mais court au fil des tourbillons.

Dans l'ensemble, et dans la mesure où tout système de défense n'est toujours que relatif et ne fait que limiter les pertes au sein d'une espèce, la volvation n'est efficace chez les Isopodes des eaux souterraines que dans le cas où l'animal enroulé est emporté par le courant, tout comme un Insecte fait le mort au moment d'être saisi. Il faut rappeler également que les *Caecosphaeroma* accouplés peuvent s'enrouler en deux boules parfaitement concentriques, le mâle entourant la femelle, (Figure 2 de la planche hors-texte) et que la volvation est un moyen efficace de protection des embryons chez la femelle gestante.

D'autres considèrent que la volvation est un moyen de survie en exondation temporaire (Arcangeli, 1929, cité par Vandel, 1943) ou pendant des périodes de sécheresse relative. C'est vrai pour les Isopodes adaptés à la vie terrestre qui peuvent même rester enroulés, comme au repos, aux heures sèches de la journée (Mead, 1963), mais ces variations de température et d'humidité n'interviennent pas en milieu aquatique souterrain. Si l'on trouve assez fréquemment des *Caecosphaeroma* émergés enroulés sur une paroi, ce n'est qu'une conséquence des variations de niveau des eaux souterraines (Daum, 1954). Encore faut-il que ces fluctuations soient temporaires, sinon l'animal a peu de chances de survie.

A notre avis la volvation a une conséquence indirecte, des plus importantes

dans le peuplement du milieu souterrain. C'est un mode de dissémination passive rapide, très efficace, auquel les *Caecosphaeroma* sont parfaitement adaptés. Il suffit pour s'en convaincre de voir avec quelle agilité un individu enroulé et entraîné par le courant peut se dérouler et s'agripper en une fraction de seconde à tout nouveau support qui vient à sa portée. Dans les réseaux de fissures souterraines où ils vivent, c'est évidemment, pour ces Isopodes marcheurs et lents à se déplacer, une façon de parcourir des distances relativement importantes en un temps bref.

Il n'est cependant pas exclu que l'acquisition de la volvation corresponde à des évolutions orthogénétiques parallèles sans utilité immédiate (Vandel, 1943). C'est une hypothèse à ne pas perdre de vue, mais nous devons constater que, dans les eaux du domaine qu'ils peuplent, les Isopodes aquatiques volvationnels utilisent au mieux les possibilités que leur offre ce dispositif anatomique.

RÉSUMÉ

L'étude de la capsule céphalique de l'Isopode des eaux souterraines *Caecosphaeroma burgundum* révèle des adaptations extrêmement poussées à la volvation qui intéressent également les autres régions du corps, en particulier le pléotelson.

Chez ce Sphéromien aveugle, à partir d'une structure encore primitive d'Isopode aquatique, la tête a été entièrement modelée en fonction de plusieurs impératifs mécaniques: l'appui du bord postérieur du pléotelson, l'engrenage des extrémités antérieures du deuxième péréionite et, surtout, le logement des palpes mandibulaires et des antennes dans deux gouttières profondes de la face.

L'importance de ce "facteur antennaire" est mise en évidence par l'étude comparative de la tête d'autres Isopodes volvationnels: des Oniscoïdes, des Sphéromiens épigés et d'autres Isopodes des eaux souterraines (deux Sphéromiens et un Cirolanide). Cette comparaison montre en même temps que *Caecosphaeroma burgundum* est certainement le plus hautement spécialisé de tous et qu'il approche la perfection dans la volvation car lui seul s'enroule en une sphère hermétique sans saillies extérieures.

Le rôle de la volvation apparaît double. C'est un moyen de défense contre les prédateurs, utilisé aussi bien par les animaux isolés que par les couples, ♂ et ♀ étant alors associés en deux boules concentriques. C'est aussi un mode de dissémination passive très important dans le peuplement à distance des eaux souterraines.

Légendes des figures

- A1 : Antenne 1
- A2 : Antenne 2

- adM : Insertion de l'adducteur mandibulaire
 Ap : Apodème latéro-ventral de la capsule céphalique
 ApA1 : Apodème articulaire de l'antenne 1
 ApA2 : Apodème articulaire de l'antenne 2
 Cl : Clypéus
 ClPl : Processus latéral du clypéus
 Crmt : Crête intermandibulaire transverse
 Dg : Dépression génale
 DTh2 : Dépression du bord antérieur du péréionite 2
 E : Ecusson
 F : Front
 Fo : Foramen occipital
 G : Gena
 Ggi : Gouttière inférieure de la dépression génale
 Ggs : Gouttière supérieure de la dépression génale
 GPM : Gouttière du Palpe mandibulaire
 imA2 : Insertion des muscles de l'antenne
 iTld : Insertion du bras dorsal du tentorium antérieur
 LA : Labre
 Laf : Lamina frontale
 Lf : Ligne frontale
 Lg : Lobe géral
 Lm : Ligne marginale
 Lsa : Ligne supra-antennaire
 m : membrane
 M : Mandibule
 Maa : Articulation antérieure de la mandibule
 Map : Articulation postérieure de la mandibule
 Oe : Oeil
 OA1 : Orbite d'insertion de l'antenne 1
 OA2 : Orbite d'insertion de l'antenne 2
 Pf : Processus frontal
 PG : Postgena
 PL : Pléotelson
 PM : Palpe mandibulaire
 RePm : Renforcement externe de la poche articulaire de la mandibule
 Rsa : Repli supra-antennaire
 Rsap : Limite postérieure du repli supra-antennaire
 Rsg : Repli sub-géral
 Sd : Surplomb latéro-dorsal du vertex
 Sg : Sclérite glénoïde
 T2 : Tentorium postérieur
 Th2 : Péréionite 2
 Th3 : Péréionite 3
 Ur : Uropode
 V : Vertex

BIBLIOGRAPHIE

- BERTRAND, J. Y. (1974) — Recherches sur l'écologie de *Faucheria faucheri* (Crustacés, Cirrhanides). Thèse Univ. Paris VI, 123 p.
- CHAPPUIS, P. A. (1953) — Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. C.R. 1er Congr. Intern. Spel. Paris, 47-53.
- CHAUDONNERET, J. (1967) — Méthodes d'anatomie morphologique. Ann. Soc. Entom. Fr., 3, 3-11.
- DAUM, J. (1954) — Zur Biologie einer Isopodenart unterirdischer Gewässer: *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. Ann. Univers. Sarav., Naturwiss., 3, 104-160.
- GRAF, F. et MARVILLET, C. (1966) — Sur la faculté d'absorption de substances colorées par la cuticule de *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Crustacé Isopode des eaux souterraines. Int. J. Spel., 2, 335-339.
- GRUNER, H. E. (1953) — Der Rollmechanismus bei kugelnden Landisopoden und Isopoden. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 29, 148-179.
- GRUNER, H. E. (1965-1966) — Krebstiere oder Crustacea, V, Isopoda. Tierwelt Deutschlands, 51 et 53, Jena, 380 p.
- HENNEQUIN, G. (1934) — Mécanisme d'enroulement de *Sphaeroma serratum*. Trav. Stat. Biol. Roscoff, 12, 23-30.
- HOLMGREN, N. (1920) — Vergleichendes über den Kopfbau der Crustaceen und Hexapoden. Ark. für Zool., 13.
- HOLTHUIS, L. B. (1956) — Isopoda en Tanaidacea (KV). Fauna van Nederland, 16. Leiden, 280 p.
- HUBAULT, E. (1934) — Etude faunistique d'eaux souterraines à la lisière septentrionale du bassin d'Aquitaine. Bull. Biol. Fr. et Belg., 68, 59-73.
- HUSSON, R. et DAUM, J. (1953) — Sur la biologie de *Caecosphaeroma burgundum*. C.R. Ac. Sc. Paris, 236, 2345-2347.
- HUSSON, R. (1969) — Existence d'individus pigmentés dans l'espèce troglobie *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus (Crustacea - Isopoda). Actes IV^e Congr. Intern. Spel., Yougoslavie, 1965, 125-128.
- JACKSON, H. G. (1926) — The morphology of the Isopod head. Part I. The head of *Ligia oceanica*. Proc. Zool. Soc. London, 885-910.
- JACKSON, H. G. (1928) — The morphology of the Isopod head. Part II. The terrestrial Isopods. Proc. Zool. Soc. London, 561-595.
- LOMBARDO, C. A. (1975) — Morfologia del dermascheletro del capo di *Anilocra physodes* L. (Crustacea, Isopoda). Cah. Biol. Mar., 16, 301-316.
- MANTON, S. (1964) — Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 247, 1-183.
- MARVILLET, C. (1970) — Quelques données nouvelles sur la biologie de *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus. Crustacé Isopode des eaux souterraines. Spelunca, 7, 137-140.
- MARVILLET, C. (1972) — Le squelette sternal gnatho-céphalique de quelques Crustacés Isopodes. Bull. Soc. Zool. Fr., 97, 183-195.
- MARVILLET, C. et CHAUDONNERET, J. (1975) — L'articulation postérieure de la mandibule chez *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Isopode volvationnel des eaux souterraines. C. R. Ac. Sc. Paris, 281, 407-410.
- MEAD, F. (1963) — Recherches sur l'écologie et le comportement d'un Isopode terrestre: *Helleria brevicornis* Ebner. Thèse Fac. Sc. Marseille, 78 p.
- RACOVITZA, E. G. (1910) — Sphéromiens (1^o série) et révision des Monolistrini (Isopodes Sphéromiens). Biospeologica, 13. Arch. Zool. exp. gén., (5), 4, 625-758.
- RACOVITZA, E. G. (1912) — Cirrhanides (1^o série). Biospeologica, 27. Arch. Zool. exp. gén., (5), 10, 203-329.
- SCHMALFUSS, H. (1974) — Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Z. Morph. Tiere, 78, 1-91.
- SNODGRASS, R. E. (1952) — A textbook of Arthropod anatomy. Ithaca, N. York, 363 p.
- SPANDL, H. (1926) — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Spel. Inst., Wien, 235 p.

- TAIT, J. (1917) — Experiments and observations on Crustacea. Pt IV. Some structural features pertaining to *Glyptonotus*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 37, n° 15, 246-303.
- VANDEL, A. (1943) — Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). Bull. Biol. Fr. et Belg., suppl. 30, 1-136.
- VANDEL, A. (1948) — Les Isopodes volvationnels exoantennés et la genèse de leurs coaptations. Bull. Biol. Fr. et Belg., 82, 388-428.
- VANDEL, A. (1959) — Nouvelles recherches sur les Isopodes volvationnels exoantennés et la genèse de leurs coaptations. Bull. Biol. Fr. et Belg., 93, 121-139.
- VANDEL, A. (1960-1962) — Isopodes terrestres (1° et 2° parties). Faune de France, 64 et 66, Lechevalier, Paris, 931 p.
- VANDEL, A. (1964) — Biospéologie. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

Bragasellus comasi n.sp., Crustacea Isopoda Asellota cavernicole d'Espagne occidentale

par

Jean-Paul HENRY et Guy MAGNIEZ*

SUMMARY

Bragasellus comasi n.sp., cavernicolous Crustacea Isopoda Asellota from Western Spain

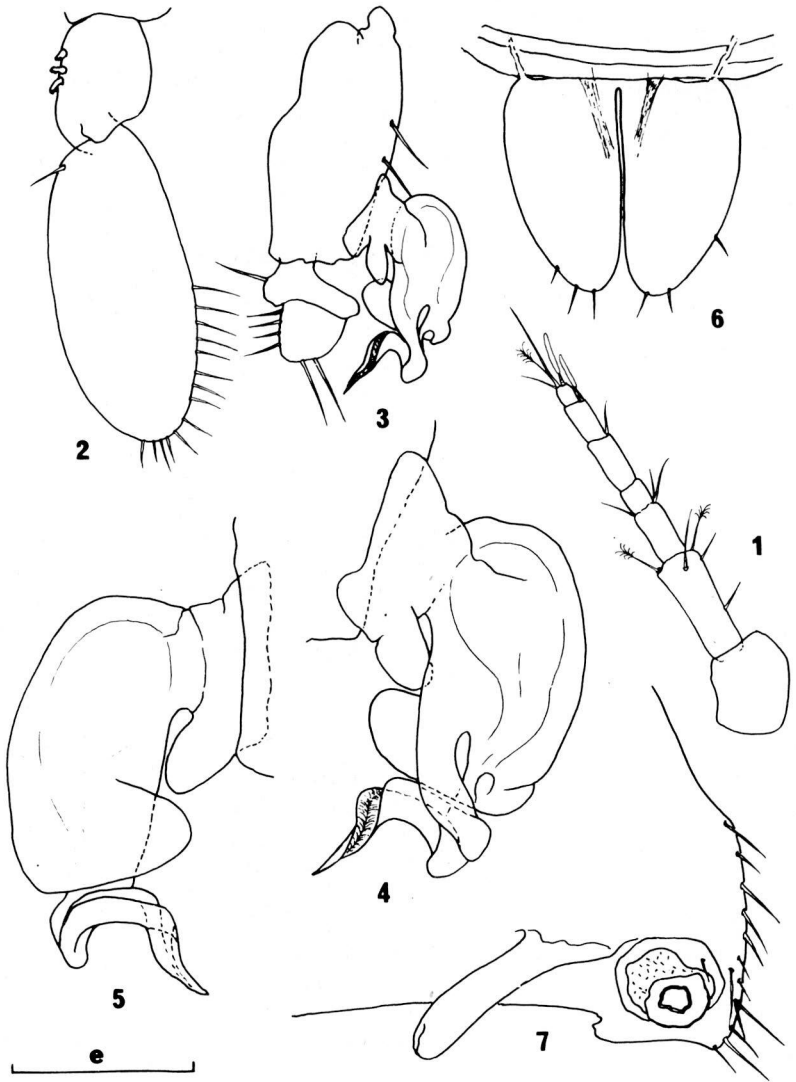
This new, albinistic and anophtalmous *Bragasellus* has been collected in the waters of the Cova del Infierno ("Hell Cave"), near Covadonga, province of Asturias, Northwestern Spain.

Origine: Ce nouvel Asellide a été découvert le 9 août 1974 par M. J. Comas I Novarro, à la Cova del Infierno, à Covadonga (Asturies), sur les versants Nord des Picos de Europa. Le lot ne comprend que 6 individus détériorés, fragmentés ou ayant perdu une partie de leurs appendices. Leurs longueurs sont approximatives: 1 jeune de 1,3 mm; 1 jeune ♀ sans oostégites de 2,4 mm; 1 jeune ♀ adulte de 3,15 mm portant sur les péréionites I-IV des moignons d'oostégites de 45 μ de long; 2 ♀ adultes de 3,7 et 3,8 mm au repos génital (oostégites non-fonctionnels atteignant 170 μ) et enfin 1 ♂ adulte de 3,4 mm.

Nous remercions très sincèrement M. J. Comas I Novarro et Melle F. Lescher-Moutoué, qui ont bien voulu nous confier et nous transmettre ce matériel.

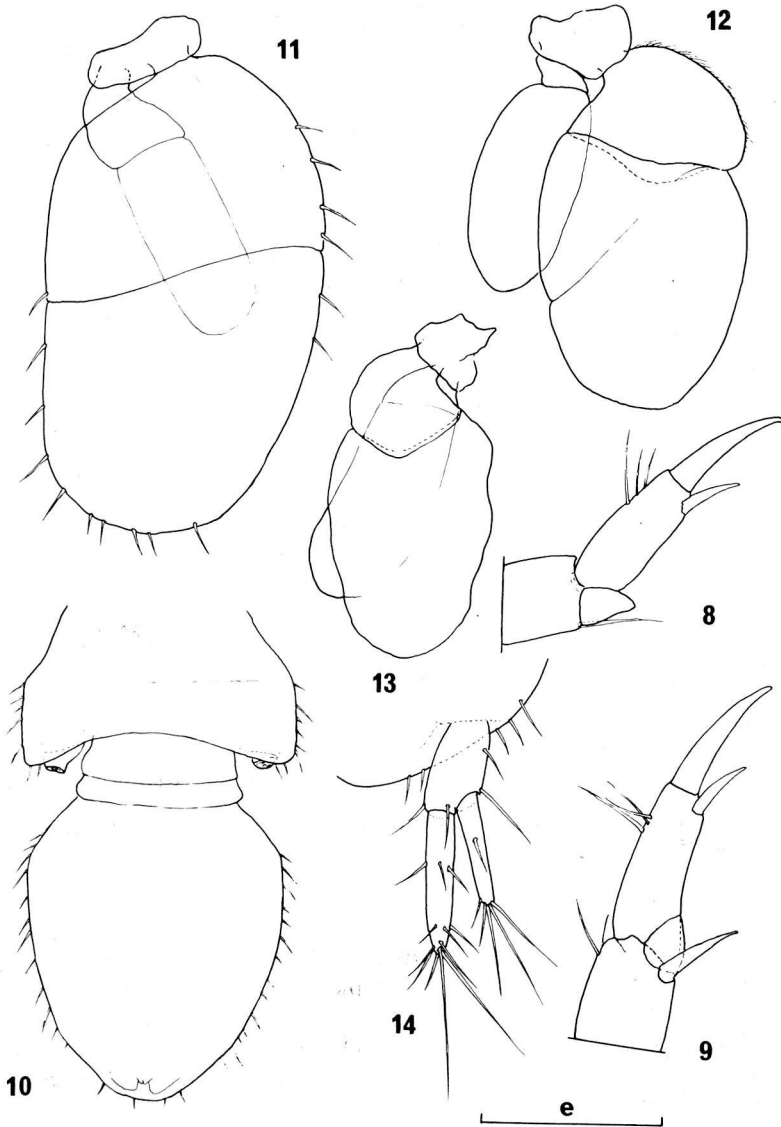
Aspect général: Asellide au corps grêle (coefficient d'allongement de 5 environ), au tégument mince et translucide. Chétotaxie générale peu abondante. Céphalon subtrapézoïdal à peu près aussi large que long et lobes postmandibulaires visibles. Yeux nuls. Les portions latérales des péréionites recouvrent totalement les coxopodites qui sont donc invisibles en vue dorsale (fig. 7),

* Biologie Animale et Générale, Université de Dijon, 6, Bd. Gabriel, 21000, Dijon, France.



FIGURES 1

1. Antennule de la ♀ de 3,7 mm; e = 200 μ
2. Pléopode I gauche, face sternale, du ♂ de 3,4 mm; e = 200 μ
3. Pléopode II droit, face sternale, du même; e = 200 μ
4. Endopodite du précédent, face sternale; e = 100 μ
5. Le même, face tergale; e = 100 μ
6. Pléopodes II de la ♀ de 3,7 mm, face sternale; e = 200 μ
7. Papille génitale et coxopodite VII gauches du ♂ de 3,4 mm; e = 100 μ .



FIGURES II

8. Péréiopode II droit de la ♀ de 3,8 mm; e = 100 μ
 9. Péréiopode V gauche de la même; e = 100 μ
 10. Péréionite VII et pléon de la ♀ de 3,15 mm; e = 400 μ
 11. Pléopode III gauche, face sternale, de la ♀ de 3,7 mm; e = 200 μ
 12. Pléopode IV gauche, face sternale, de la même; e = 200 μ
 13. Pléopode V droit, face sternale, de la même; e = 200 μ
 14. Uropode droit, face tergale, de la ♀ de 2,40 mm; e = 200 μ.

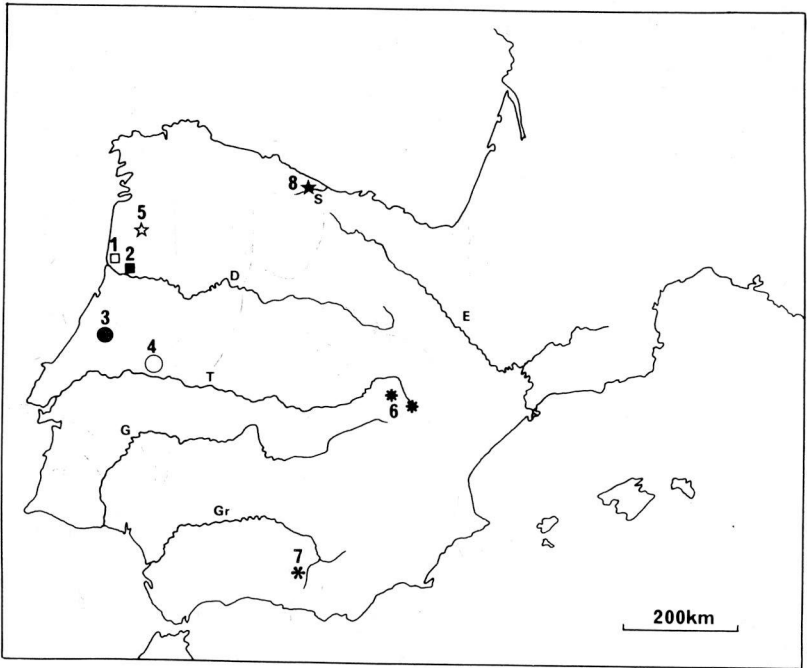


FIGURE III

Carte schématique de la péninsule ibérique: E = Ebre, D = Douro, G = Guadiana, Gr = Guadalquivir, S = rio Sella, T = Tage;
 1 = *Bragasellus seabrai*, 2 = *B. peltatus*, 3 = *B. conimbricensis*, 4 = *B. pauloae*, 5 = *B. frontellum*,
 6 = *B. lagari*, 7 = *B. boui*, 8 = *B. comasi*.

comme il est de règle chez les *Bragasellus*. Pléonites I et II libres et bien dégagés, formant un pédoncule rétréci au pléotelson, comme c'est le cas chez les Asellides souterrains longilignes (fig. 10). Largeurs respectives de la ♀ de 3,15 mm au niveau de la tête, des 7 péréonites et du pléotelson: 510, 580, 600, 610, 615, 620, 608, 630 et 570 μ . Intestin rempli de limon jaune. Présence de 4 caecums digestifs.

Appendices céphaliques: Antennules courtes avec hampe de 4 articles et fouet de 3 chez les grandes ♀ ; les deux articles distaux portent chacun une lame olfactive de 60 μ (fig. 1). Hampe de l'antenne comportant 6 articles et fouet inconnu. Paragnathes en forme de languettes subovalaires contiguës et aussi longues que les maxilles. Mandibules très redressées avec un grand palpe tri-articulé; processus inciseur à 4 dents, *lacinia mobilis* suivie d'une rangée de

9 tiges rameuses (10 sur la mandibule droite); lobe molaire robuste et allongé. Maxillules typiques, avec lobe externe portant une douzaine de fortes tiges denticulées distales (40 à 60 μ) et lobe interne muni de 5 tiges plumeuses de 45 à 80 μ . Maxilles trilobées typiques; lobe externe portant une rangée de 18 lames falciformes pectinées; lobe médian avec une douzaine de lames identiques aux précédentes et 12 tiges polymorphes plus courtes; lobe interne avec une vingtaine de tiges pectinées droites.

Maxillipèdes typiques d'Asellides, avec palpe à 5 articles, un épipodite lamelleux bordé de courtes tiges et un rétinacle à 4 crochets.

Péréiopodes longs et grêles, à chétotaxie réduite; une seule épine sternale à tous les dactylopodites (fig. 8 et 9). Le péréionite VII du σ porte 2 papilles génitales de 120 μ de long, insérées près de la marge postérieure du sternite, au voisinage du bord interne de chaque anneau coxopodial (fig. 7).

Pléopodes I σ : Protopodite avec rétinacle à 3 crochets; exopodite ovalaire (fig. 2) très allongé, avec une série de courtes tiges lisses insérées sur la marge externe distale, plus serrées distalement.

Pléopodes II σ : Leur architecture est si particulière qu'elle suffit à distinguer l'espèce de tous les autres *Bragasellus* et *a fortiori* des autres Asellides. Protopodite 2 fois plus long que large; exopodite biarticulé, court, en forme de gland (fig. 3); endopodite massif, inséré sur la marge interne du protopodite. Sa partie proximale porte une grosse apophyse externe et une nette constriction la sépare de la portion distale. Partie distale renflée vésiculeuse et aplatie distalement, avec une grosse protubérance tergal externe. Elle est prolongée par une longue canule munie d'une gouttière et enroulée en hélice (fig. 4 et 5).

Pléopodes II φ : Subtriangulaires à extrémité arrondie et marge externe convexe, ils sont très légèrement soudés proximale (fig. 6).

Pléopodes III: Exopodite (opercule) biarticulé très grand; endopodite charnu, respiratoire, très petit (fig. 11).

Pléopodes IV: Exopodite ovalaire avec des sutures bien nettes (fig. 12); endopodite régulièrement ovalaire, charnu.

Pléopodes V: Exopodite subovalaire avec *linea duplex* bien visible et article distal mou; endopodite plus étroit et charnu (fig. 13).

Uropodes Biramés normaux, mais bien plus courts que le pléotelson (respectivement 260 et 530 μ , pour l'individu de 2,4 mm), (fig. 14).

Remarques: Le genre *Bragasellus* Henry et Magniez, 1968, endémique de la péninsule ibérique, comprend maintenant 1 espèce oculée et 7 anophtalmes,

vivant surtout dans les eaux souterraines et cantonnées dans les bassins hydrographiques atlantiques de la péninsule:

1. *B. seabrai* (Braga, 1943): puits à Leça-da-Palmeira et Matozinhos (environs de Porto).
2. *B. peltatus* (Braga, 1944), seule forme oculée: ruisseau issu d'une source près de Casais-Novos (route de Penafiel à Amarante), province de Porto, (bassin du Douro).
3. *B. conimbricensis* (Braga, 1946): région de Coimbra? (origine inconnue).
4. *B. pauloae* (Braga, 1958): puits à Idanha-a-Nova, province de Beira-Baixa, (bassin du Tage).
5. *B. frontellum* (Braga, 1964): puits à Ponte-da-Barca, province de Minho, (bassin du rio Lima).
6. *B. lagari* Henry & Magniez, 1973: Cueva del Tornero (Checa, prov. Guadalajara) et Cueva del Becerro (La Herreria, prov. Cuenca), seconde station découverte par MM. X. Bellés et T. Cuñé de Barcelone, (haut bassin du Douro).
7. *B. boui* Henry & Magniez, 1974: nappe alluviale du rio Fardes, affluent du Guadalquivir (prov. Granada).
8. *B. comasi* n.sp.: bassin du rio Sella.

On peut penser que les prospections futures des eaux souterraines de la péninsule ibérique ne manqueront pas d'enrichir cet intéressant genre d'Asellides, ce qui permettra de mieux apprécier ses caractères distinctifs et sa répartition.

Manuscrit terminé le 30 juin 1976.

RÉSUMÉ

Ce *Bragasellus* nouveau, dépigmenté et anophtalme, a été capturé dans les eaux de la Cova del Inferno à Covadonga, province des Asturies, Espagne.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAGA, J. M. 1943. Description de l'*Asellus seabrai*, Isopode aveugle nouveau des eaux souterraines du Portugal. *Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, 145, 12 p.
- 1944. Sur un *Asellus* nouveau des eaux superficielles du Portugal. *Ibid.*, 154, 11 p.
- 1946. Quelques Asellides nouveaux du Portugal: *Synasellus fragilis* n.sp.; *Asellus coxalis ibericus* n.subsp.; *Asellus conimbricensis* n.sp. *Ibid.*, 173, 25 p.
- 1958. Un *Asellus* remarquable des eaux souterraines du Portugal (*Asellus pauloae* n.sp.).
- 1964. Contribution à la faune d'Asellides du Portugal: *Asellus frontellum* n.sp. *An. Fac. Ciên. Porto*, 46, 2, 9-20.
- HENRY, J. P. & MAGNIEZ, G. 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. *C. R. Acad. Sc. France*, 267, 87-89.
- 1970. Contribution à la systématique des Asellides (*Crustacea Isopoda*). *Ann. Spéléol. France*, 25, 2, 335-367.
- 1973. Un nouvel Asellide cavernicole d'Espagne centrale: *Bragasellus lagari* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*). *Int. J. Speleol.*, 5, 273-282.
- 1974. Un nouvel Asellide interstitiel d'Espagne méridionale: *Bragasellus boui* n.sp. (*Crustacea Isopoda Asellota*) et considérations sur les genres européens d'Asellides. *Ibid.*, 6, 217-230.

Stygiomysis major, a New Troglobitic Mysid from Jamaica, and Extension of the Range of *S. holthuisi* to Puerto Rico (Crustacea: Mysidacea: Stygiomysidae)

by

Thomas E. BOWMAN*

The family Stygiomysidae was proposed by Caroli (1937) for an unusual new genus and species of mysid, *Stygiomysis hydruntina*, from caves on the Salentine Peninsula, the "heel" of the Italian "boot". Caroli gave a brief description of the male of his new mysid, stating that a more detailed study would be published later. The fuller description never appeared, however, and *S. hydruntina* remains inadequately characterized.

A second species, *S. holthuisi* (Gordon, 1958), from Devil's Hole, an anchialine sink-hole on St. Martin, Lesser Antilles, was briefly diagnosed (Gordon, 1958) and later described in full detail (Gordon, 1960).

I recently received from Dr. Stewart B. Peck, Carleton University, Ottawa, Canada, collections of *Stygiomysis* from Jamaica and Puerto Rico. The Jamaican specimens represent a new species, described below. The specimens from Puerto Rico are assigned for the present to *S. holthuisi*, altho they differ in a few details from Gordon's account.

Stygiomysis major, new species (Figures 1-30)

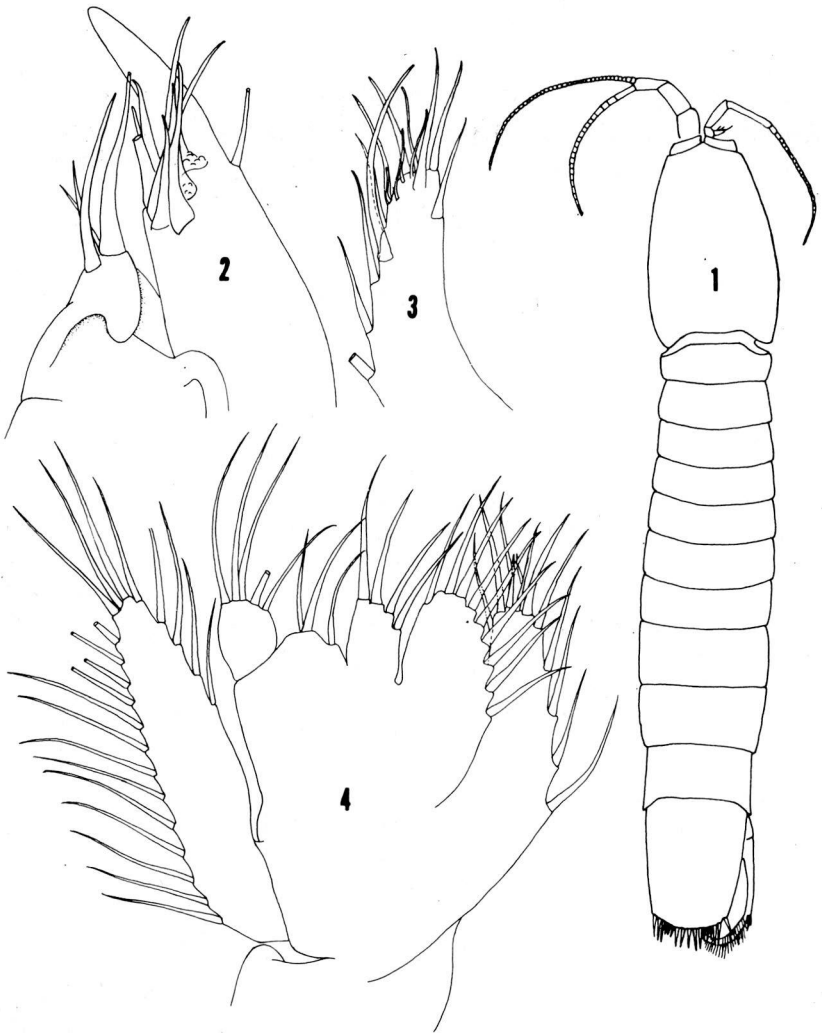
Material examined. Jamaica, Clarendon Parish (southern part, near Portland Point), Jackson Bay Cave: 2 August 1974, leg. Stewart B. Peck, ♂ holotype (USNM 156133), and 11 ♀, 4 ♂ paratypes (USNM 156134).

Etymology. From the Latin "major", = "larger", referring to its being up to twice the length of the known species of *Stygiomysis*.

Description. Closely resembling *Stygiomysis holthuisi*, but much larger; body length of ♀ 9.8-20.8 mm, of ♂ 12.2-16.2 mm (*S. holthuisi* ♀ 9 mm, ♂ 10 mm; *S. hydruntina* ♂ 10.1 mm). Telson armed as in *S. holthuisi*, but central group of terminal spines 3-5 in number, subequal in length.

Antennae with more flagellar segments than *S. holthuisi*. Antenna 1 medial

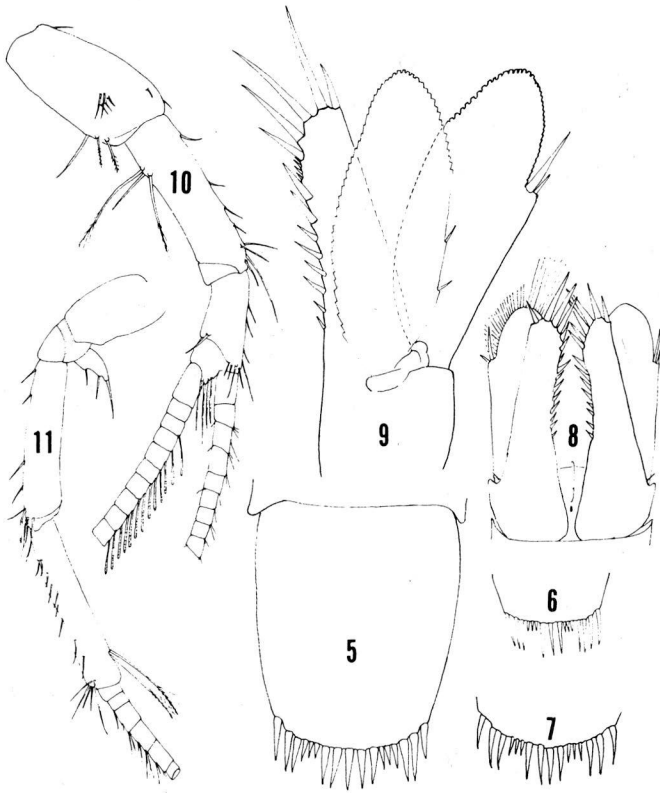
* Department of Invertebrate Zoology, Smithsonian Institution, Washington, D. C. 20560, USA.



Figs. 1-4: *Stygiomysis major*. 1, ♀, dorsal; 2, maxilla 1; 3, maxilla 2, proximal endite; 4, maxilla 2.

and lateral flagellae with up to 49 and 31 segments respectively; antenna 2 flagellum with up to 32 segments.

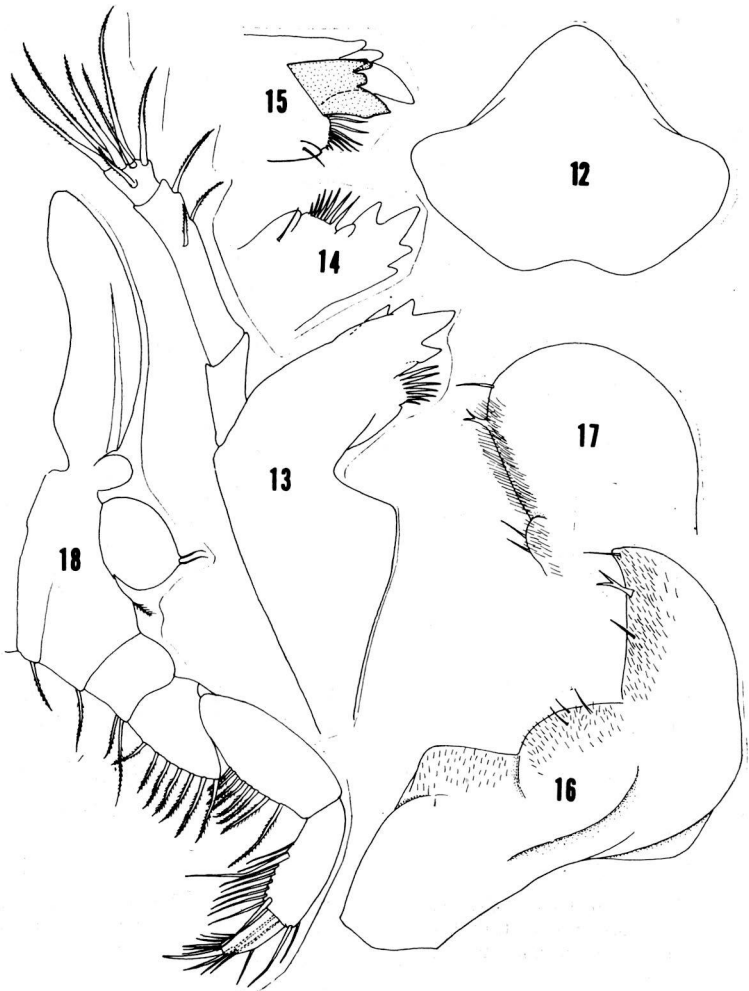
Labrum with shallow emargination on anterior border. Right mandible with 4-cusped incisor plus accessory cusp (fixed lacinia of Gordon, 1960); spine row of 7 spines. Left mandible with 3-cusped incisor and 4-cusped



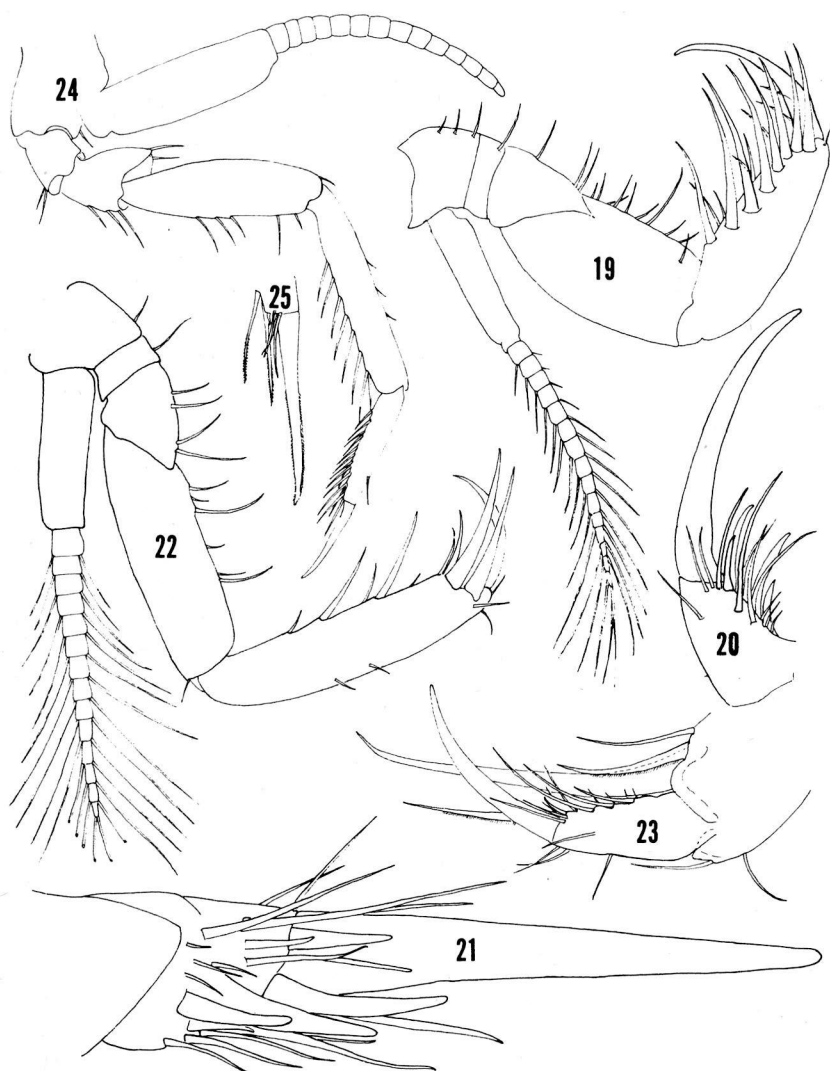
Figs. 5-11: *Stygiomysis major*. 5, telson, 19.5 mm ♀; 6, telson, 11.7 mm ♀; 7, telson, 19.0 mm ♀; 8, uropods, ventral; 9, left uropod, dorsal, 11.7 mm ♀; 10, right antenna 1, 1.16 mm ♀; 11, left antenna 2, 16 mm ♀;

lacinia; spine row of 8 spines. Labrum with broad, widely separated paragnaths as in *S. holthuisi*. Maxilla 1 with armature as in *S. holthuisi*; inner lobe with 2 slender and 2 robust spines; outer lobe with very stout terminal spine flanked laterally by a seta and medially by 8 slender spines. Maxilla 2, proximal endite with 10 long spines and 5 shorter setae; distal endite divided into lobes with 9 and 4 marginal spines; proximal and distal segments of endopod with 3 and 5 spines respectively; exopod with 21 marginal setae, 4 of them on medial margin (medial margin bare in *S. holthuisi*).

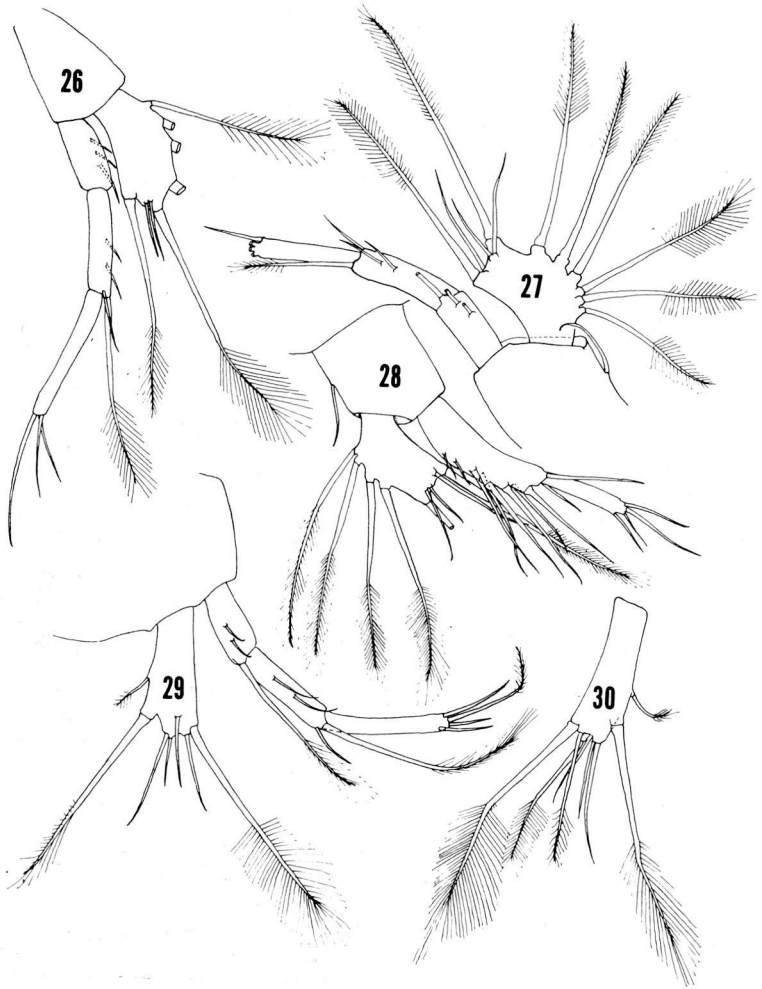
Maxilliped (1st thoracic leg) like that of *S. holthuisi*, with only minor differences in setation. Pereopod 1 (2nd thoracic leg) as in *S. holthuisi*, but terminal



Figs. 12-18: *Stygiomysis major*, 16 mm ♀. 12, labrum; 13, right mandible; 14, right mandible, gnathal surface; 15, left mandible, gnathal surface; 16, labium (half); 17, paragnath, semilateral view; 18, right maxilliped.



Figs. 19-25: *Stygiomysis major*, 16 mm ♀. 19, right pereopod I; 20, right pereopod I, dactyl, lateral; 21, same, flexor margin; 22, right pereopod III; 23, same, dactyl; 24, right pereopod VII; 25, same, dactyl.

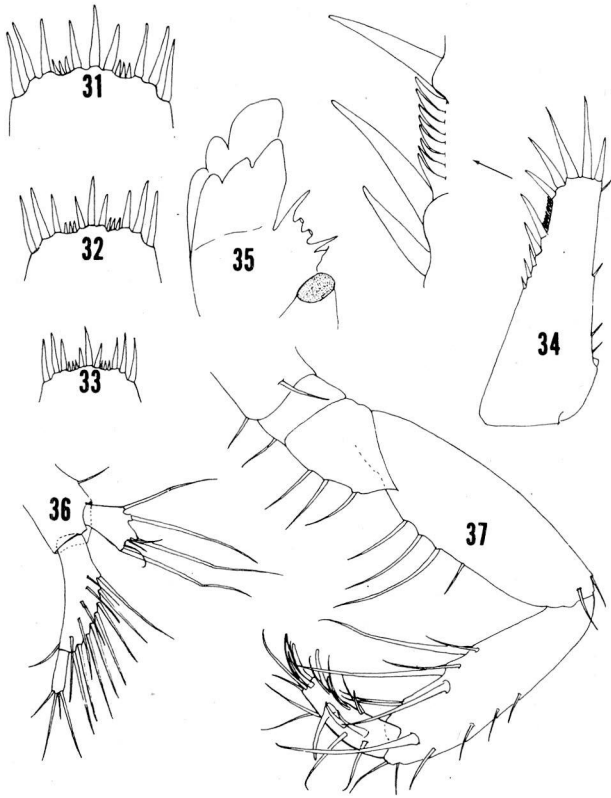


Figs. 26-30: *Stygiomysis major*, 16 mm ♀ (except 28). 26, left pleopod 1; 27, pleopod 2; 28, ♂ pleopod 2; 29, left pleopod 3; 30, endopod of pleopod 5.

claw longer than body of dactyl. Pereopod 3, larger of pair of spines arising from distal margin of propus extending beyond dactyl. Pereopod 7 as in *S. holthuisi*, but with more spines on anterior margins of propus and dactyl.

Pleopods with 1-segmented endopods and 3-segmented exopods, except 2-segmented exopod of ♂ pleopod 2. Setae more numerous than in *S. holthuisi*. Patterns of setation as in figs. 26-30; that of pleopod 4 (not shown) same as pleopod 3 (Fig. 29).

Protopodal process of uropod with nearly straight lateral margin. Apical



Figs. 30-35: *Stygiomysis holthuisi*, from Puerto Rico. 31-33, telsons of 7.2 mm ♂, 6.5 mm ♂, and 4.8 mm ♀; 34, protopodal process, 7.2 mm ♂; 35, left mandible, 7.2 mm ♂; 36, right pleopod 2, 7.2 mm ♂; 37, left pereopod 3, medial, 7.7 mm ♂.

spines continued on medial margin by series of spines decreasing in size anteriorly, separated from apical spines by few spinules.

Relationships. *Stygiomysis major* is similar in most respects to *S. holthuisi*, but differs in its larger size, in the armature of the telson and uropods, and in details of the mandible, maxilla 2, pereopods, and pleopods, given in the above description. *S. hydruntina* differs in the armature of the protopodal process of the uropod and in the long spines on the dactyl of pereopod 1, which exceed the claw in length.

Distribution. At present known only from its type-locality, Jackson Bay Cave (or Jackson's Bay Great Cave). The cave has 5 entrances and consists of a series of chambers with connecting passages (Ashcroft, 1959). Other crustaceans collected by Dr. Peck in this cave include a new species of the mysidacean genus *Antromysis* (Bowman, in press), the amphipod *Hadzia jamaicae* Holsinger (1974), and the brachyuran crab *Cardisoma guanhumii* Latreille (identified by Horton H. Hobbs, Jr.).

Stygiomysis holthuisi (Gordon) (Figures 31-37)

Rhopalonurus holthuisi Gordon, 1958, p. 1552.

Stygiomysis holthuisi (Gordon). — Gordon, 1960, pp. 287-324, figs. 1-18, 23-24, pl. 3.

Material examined. Puerto Rico, Guánica State Forest: Cueva Murcielagos, collected by S. and J. Peck, 12-14 VI 1974: 2 ♂♂ (7.2 and 6.3 mm), 1 ♀ without oostegites (4.8 mm). — Guánica Forest Cave, collected by B. Beck and R. Graham, III 1974: 1 ♂ (7.7 mm).

Gordon's detailed and well illustrated account of this species, until now known only from a sink-hole on St. Martin, Lesser Antilles, makes the identification of the Puerto Rican specimens relatively simple. The latter show good agreement with Gordon's account with respect to the characters that appear to distinguish *S. holthuisi* from the Jamaican species. The Puerto Rican specimens are somewhat smaller (4.8-7.7 mm) than the type-specimens (9-10 mm) and have fewer flagellar segments on the 1st and 2nd antennae. The number of flagellar segments increases with increasing body length. The spine row of the mandible contains 5 spines. In the left mandible the incisor and lacinia are both 3-cusped; the subsidiary tooth of the incisor found by Gordon in the right mandible was lacking in the left mandible of the Puerto Rican specimen. The distal spines of the propus are shorter than the dactyl in pereopod 3. The modified male pleopod 2 (Fig. 36) matches closely that of the male from St. Martin. The armature of the medial margin of the posterior process of the uropodal protopod appears to be the most significant difference between the St. Martin and Puerto Rico specimens. In the former this margin has "a row of spinules interrupted by one or two spines". In the latter, the distal part of the margin has a row of 8 spinules which is much more compact than the row of 5, 6, or 8 spinules shown in this position in Gordon's figs. 8 and 13. Proximal to the spinule row, the margin bears several spines diminishing in size successively. No additional proximal spinules are present as they are in the St. Martin types.

It can be argued that the protopod armature justifies recognition of the Puerto Rico specimens as a distinct species or subspecies. But until enough material is available to assess adequately the variability of *S. holthuisi*, I choose to defer judgment and, for the time being at least, to consider the Puerto Rican and St. Martin specimens to be conspecific.

In the Puerto Rican specimens, as in those from St. Martin, the median

group of telsonic spines consists of a longer central spine flanked by 2 shorter spines.

SUMMARY

Stygiomysis major, new species, the third species of the genus, is described from Jackson Bay Cave, Jamaica. It is up to twice the length of the other known species. *S. holthuisi*, until now known only from its type-locality in St. Martin, is reported from 2 caves in Guánica State Forest, Puerto Rico. It differs slightly from St. Martin specimens in the armature of the uropods.

RÉSUMÉ

Stygiomysis major, nouvelle espèce, la troisième du genre, est décrite de la grotte de Jackson Bay, à la Jamaïque. Sa taille atteint le double de celle des autres espèces connues. *S. holthuisi*, qui n'était jusqu'alors connue que dans sa station-type de l'île St-Martin, est signalée dans deux grottes de la Guanica State Forest à Porto-Rico. Elle diffère légèrement des spécimens de St-Martin par l'armature de ses uropodes.

REFERENCES

- Ashcroft, Michael. 1969. Caves of Jamaica. *Jamaica Journal* (Quarterly of the Institute of Jamaica), 3 (2): 32-36.
- Bowman, Thomas E. (in press). A review of the genus *Antromysis* (Crustacea: Mysidacea), including a new species from Jamaica and a redescription and new records for *A. cenotensis*. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ.*
- Caroli, Ernesto. 1937. *Stygiomysis hydruntina* n.g., n.sp., Misidaceo cavernicolo di Terra d'Ôtranto, rappresentante di una nuova famiglia. *Nota preliminare. Boll. Zool. Torino*, 8 (5-6): 219-227.
- Gordon, Isabella. 1958. A new subterranean crustacean from the West Indies. *Nature*, 181: 1552-1553.
- 1960. On a *Stygiomysis* from the West Indies, with a note on *Spelaeogriphus* (Crustacea, Peracarida). *Bull. British Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 6 (5): 283-324, pls. 3-4.
- Holsinger, John R. 1974. A new cavernicolous amphipod crustacean of the genus *Hadzia* (Gammaridae) from Jamaica, with notes on the distribution and taxonomic status of the genus. *Ann. Spéléol.*, 29 (4): 647-655.

Zwei neue Pseudoskorpion-Arten (Arachnida, Pseudoscorpiones) aus marokkanischen Höhlen

von

Volker MAHNERT*

SUMMARY

Two new Pseudoscorpion-species from moroccan caves

Chthonius (*E.*) *longesetosus* n. sp. (1♀) collected in the cave of Sidi Mejbur Tazas, and *Allochernes maroccanus* n. sp. (4 ♂ 1 ♀ 4 Tritonymphs), collected in the cave of Caïd (= Ifri el Caïd), Aït Mehammed, are described and figured. It is the first record of cave dwelling pseudoscorpions in Morocco aside from the publication of a *Chthonius* sp. from a cave near Taza.

Mein Kollege, Dr. B. Hauser (Département des Arthropodes) vertraute mir eine kleine Pseudoskorpion-Ausbeute zur Bearbeitung an, die Herr P. Strinati (Genf) auf einer kurzen Reise im Mai 1974 (gemeinsam mit Herrn Dr. J. M. Thibault, Brunoy) in marokkanischen Höhlen gesammelt und die er dem Genfer Museum überlassen hatte; beiden Herren danke ich herzlich. In dem Material befanden sich 2 Arten, beide erwiesen sich als neu für die Wissenschaft, nicht erstaunlich, da aus Marokko bisher kein einziges Höhlenpseudoskorpion beschrieben worden ist.

Chthonius (*E.*) *longesetosus* n. sp. (Fig. 1-4)

Fundort: Marokko, Grotte von Sidi Mejbeur, Taza, P. Strinati lg., 2.5.1974: 1♀ (Holotypus)

Beschreibung: Carapax (Fig. 1) etwas länger als in Augenniveau breit, kaudal mässig verengt, kein Epistom, Vorderrand in der Mitte etwas vorgezogen und gezähnt, Vorderaugen mit ganz flacher Linse, Hinteraugen als undeutliche helle Flecken erkennbar, mit 22 langen Borsten und je 1 prä-

* Museum d'Histoire naturelle, case postale 284, CH-1211 Genève 6, Suisse.

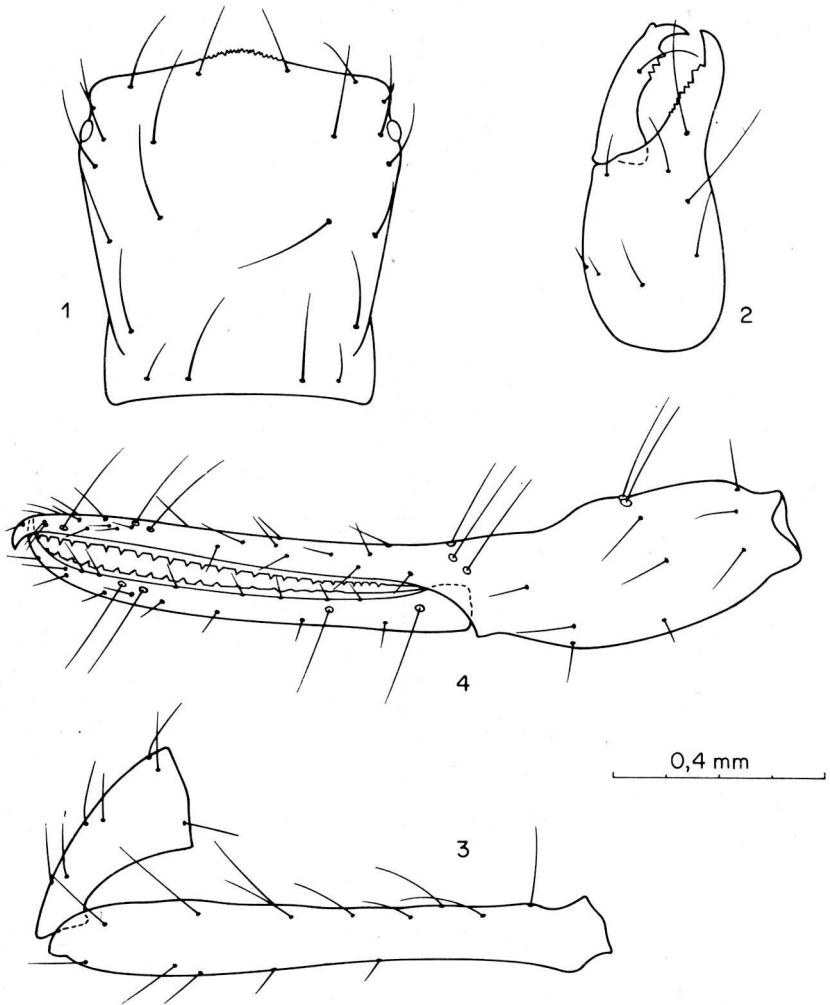


Fig. 1-4. *Chthonius (E.) longesetosus* n. sp.; 1: Carapax; 2: linke Chelicere; 3-4: Pedipalpe.

okularen Mikrochaete, 2 lange und 2 kürzere Borsten am Hinterrand. Tergitbeborstung: 4-4-4-4-6-6-6-6-4-6, letztes Tergit mit 2 submedianen Tastborsten; Cheliceren (Fig. 2) mit 6 Stammborsten und 2 seitlichen Börstchen, fester Finger mit 2 derberen distalen Zähnen, anschliessend 7 kleinere, beweglicher Finger mit 4 proximalwärts kleiner werdenden Zähnen, Spinnhöcker klein, Serrula externa mit 17 Lamellen, Flagellum mit 11 einseitig gezähnten Borsten. Lobus der Pedipalpencoxen mit 2 Borsten, Pedipalpencoxa 3 Borsten, Coxa I 3+3 marginale Börstchen, II 4+14 Coxalborsten, III 5+ ca. 10 Coxalborsten, IV 6, Intercoxaltuberkel mit 2 Borsten. Genitaloperkel mit 10 Borsten, Tergitbeborstung: 8+2/3 Stigmenbörstchen—7+2x2-8-6-6-6-7; Sternite V-VII mit sehr kurzen Lateralborsten, Endsternit mit 2 submedianen Tastborsten. Pedipalpen (Fig. 3-4): Femur 7,42x länger als breit, Tibia 2,33x, Hand 2,30x, Schere 5,57x; Finger 1,42x länger als Hand, fester Finger mit 27 spitzen getrennt stehenden Zähnen, die basalen vier rudimentär, beweglicher Finger mit 12 spitzen, getrennt stehenden Zähnen, deren Reihe bis halbwegs zwischen *st* und *sb* reicht, anschliessend noch 3 Rudimente (Zahnkanal sichtbar), dann leicht gewellte Zahnlamelle; Tasthaar *ist* auf gleicher Höhe mit *esb* stehend. Laufbein I: Femur I 7,29x länger als breit, Femur II 4,01x, Tibia 5,69x, Tarsus 12,0x, Femur I 2,08x länger als Femur II, Tarsus 1,77x länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 2,82x, Tibia 5,31x, Tarsus I 3,58x, Tarsus II 13,90x länger als breit, Tarsus II mit Tastborste (TS=0,35), Tarsus II 2,05x länger als Tarsus I.

Körpermasse (in mm): Körperlänge 2,07x; Carapax 0,63-0,58; Pedipalpen: Femur 1,02-0,14, Tibia 0,42-0,18, Hand 0,61-0,26, Schere 1,46-0,26, Finger-L. 0,86; Laufbein I: Femur I 0,57-0,08, Femur II 0,28-0,07, Tibia 0,33-0,06, Tarsus 0,58-0,05; Laufbein IV: Femur 0,81-0,29, Tibia 0,55-0,10, Tarsus I 0,28-0,08, Tarsus II 0,57-0,04.

Aus Nordafrika ist bislang nur eine Höhlenform, *C. (E.) anophthalmus* Ell. aus Algerien, bekannt geworden, die *tetrachelatus* (Preyssler) ähnlich sein soll und viel kleiner ist als *longesetosus* n. sp.; Strinati (1953) meldet *Chthonius* sp. aus der Gegend von Taza (Grotte von Ras el Oued), wobei es sich wahrscheinlich um die selbe Art handeln könnte. *C. longesetosus* n. sp. ist wahrscheinlich mit *C. gibbus* Beier am nächsten verwandt (Palpenhand distal von *ib/isb* mit leichter Beule), *ist* auf gleicher Höhe von *esb*, ähnliche Bezahnung der Palpenfinger), unterscheidet sich jedoch durch deutlich schlankere Palpenglieder, zahlreichere Zähne, bedeutendere Grösse und die Reduzierung der Augen.

Allochernes maroccanus n. sp. (Fig. 5-11)

Fundort: Marokko, Grotte du Caïd (= Ifri el Caïd), Aït Mehammed, P. Strinati lg., 4.5.1974: 1 ♂ (Holotypus), 3 ♂ 1 ♀ 4 Tritonymphen (Paratypen).

Beschreibung des ♂: Carapax und Palpen rötlich braun, Tergite und Sternite gelblich braun, Pedipalpen, Carapax und Tergite grob granuliert, Vestituralborsten kurz, gezähnt und gekeult, Borsten der Beine gezähnt und leicht gekeult; Carapax etwas länger als am Hinterrand breit, grob granuliert, mit 2 deutlichen Querfurchen, wobei die subbasale dem Hinterrand deutlich näher liegt als der medianen; keine Augen oder Augenflecken, ca. 50-60 Borsten, wovon 4 am Vorder- und 8-10 am Hinterrand stehen; alle Tergite bis auf das letzte vollständig geteilt, Beborstung der Halbtergite: I meist mit 5 (einmal 7) Hinterrandborsten, die übrigen mit 4-9 (meist 6-7) Hinterrandborsten, die mittleren zusätzlich mit je einer lateralen (ab Tergit IV) und medialen (ab Tergit I) Randborste sowie einer medialen Diskalborste, Endtergit ohne Tastborsten; Cheliceren (Fig. 5) mit 5 Stammborsten, von denen *db* und *ib* gezähnt sind (bei einem ♂ *ib* glatt), Galea mit 5-6 apikalen und subapikalen Aestchen, fester Finger mit 3 subapikalen Körnchen und 2-3 Zähnen, beweglicher Finger zahnlos, mit deutlichem Subapikallobus, Serrula externa mit 17-18 Lamellen, Flagellum aus 3 Borsten bestehend, die distale einseitig gezähnt (ca. 6-7 Zähnchen). Lobus der Pedipalpencoxen mit 3 Marginal- und 1 Diskalborsten, Pedipalpencoxen granuliert, mit ca. 20 Borsten, Coxa des Laufbeins I 11-13, II 13-18, III 13-21, IV 28-35; Genitaloperkel mit 32-41 Borsten, Genitalkammer mit 2 Gruppen von je 3-5 Börstchen, Tergite bis auf letztes vollständig geteilt, mit 6-10 Hinterrandborsten, Stigmata mit 2-3 Börstchen; Pedipalpen (Fig. 7-9): Femur aus dem Stielchen hinten schräg verdickt, Medialkante fast gerade, 3,98-4,18x länger als breit, Tibia sehr schlank, mit fast gerader Lateralkontur, 3,24-3,34x, Hand mit Stiel 2,42-2,65x, Lateralkontur der Hand gerade, Schere mit Stiel 4,18-4,39x länger als breit, Finger deutlich kürzer als Hand ohne Stiel, fester Finger mit 46, beweglicher Finger mit 48-50 Zähnen, fester Finger medial mit 2 Nebenzähnen (1 weit distal, knapp proximal der Klaue), lateral mit deren 2-5, beweglicher Finger medial mit 1, lateral mit 1-3 Nebenzähnen; nodus ramosus im beweglichen Finger knapp distal von *st* liegend; Tastaar *st* nur wenig näher bei *t* als bei *sh*, *eh-esh-ib-ish* an der Basis gruppiert, *ist* stark an *est* genähert, *it* etwas näher bei *et* als bei *ist*. Laufbein I: Femur I, 1,79-1,87x länger als breit, Femur II 3,40-3,89x, Tibia 4,71-4,98x, Tarsus 6,88-7,32x, Femur II 1,54-1,71x länger als Femur I, Tarsus 1,06-1,12x länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 4,33-4,87x länger als breit, Tibia 5,85-6,23x, Tarsus 6,74-6,89x, ohne Tastborste, Tibia 1,27-1,33x länger als Tarsus.

Beschreibung des ♀: Chaetotaxie des Carapax, der Tergite und mittleren Sternite, der Coxen und der Cheliceren identisch mit der der Männchen; Coxa des Laufbeins IV mit ca. 50 Borsten, Genitaloperkel mit 32 Borsten (die Mitte freilassend), Sternit III mit 18 Hinterrandborsten und 3-5 Stigmenbörstchen; Serrula externa mit 17 Lamellen. Galea s. Fig. 6; Flagellum mit 3 Borsten, wovon die erste 7, die zweite (!) 2 Zähnchen aufweist. Pedipalpen: Femur 3,97x länger als breit, Tibia 3,18x, Hand mit Stiel 2,50x, Schere mit Stiel 4,14x, Finger deutlich kürzer als Hand ohne Stiel;

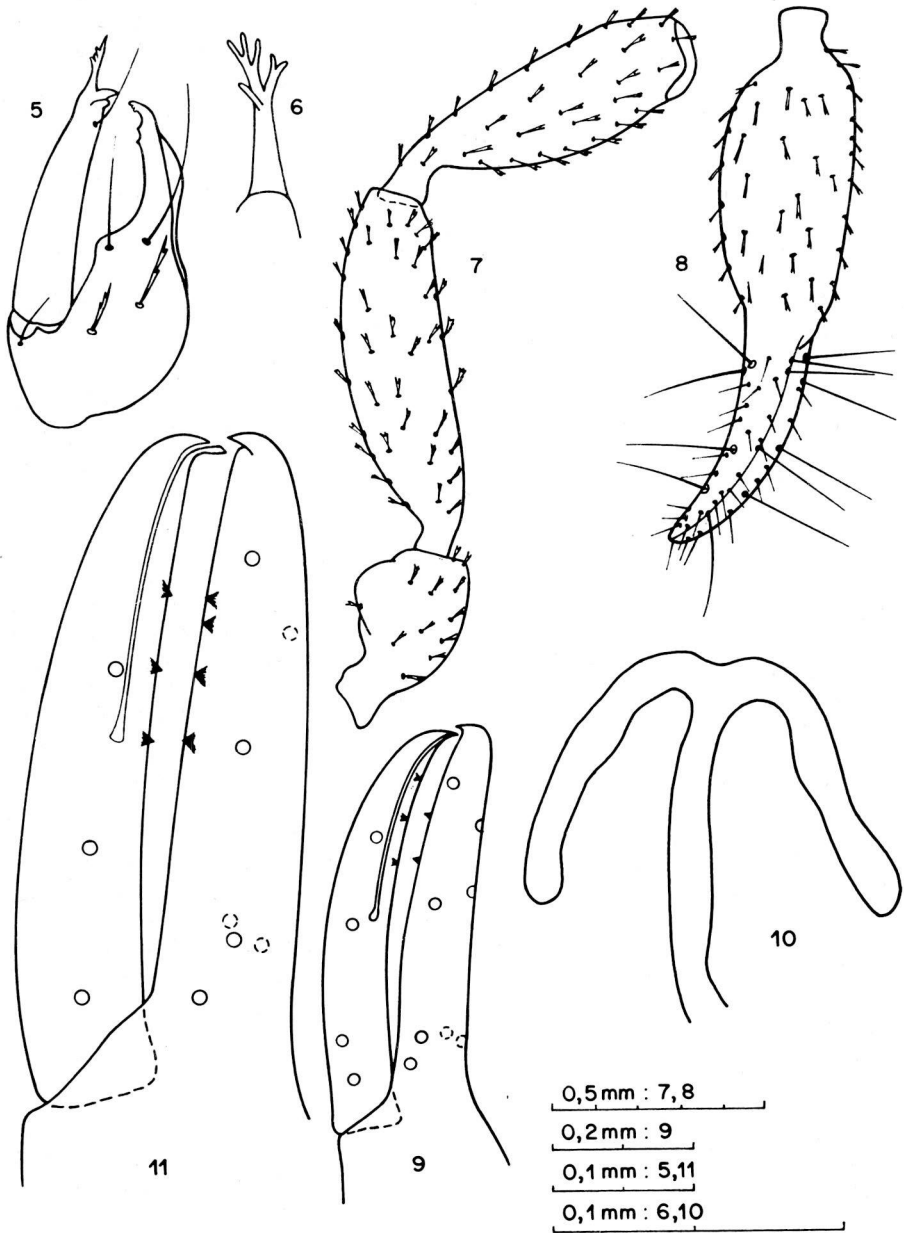


Fig. 5-11. *Allochernes maroccanus* n. sp.; 5: linke Chelicere (♂); 6: Galea (♀); 7-9: Pedipalpe (♂); 10: Spermathek (♀); 11: Finger der linken Pedipalpenschere (Tritonymph).

fester Finger mit 45, beweglicher Finger mit 46 Zähnen, fester Finger lateral und medial mit je 2 Nebenzähnen, beweglicher Finger lateral mit 3, medial mit 1 Nebenzähnen. Laufbein I: Femur I 1,81x länger als breit, Femur II 3,44x Tibia 4,81x, Tarsus 6,78x, Femur II 1,53x länger als Femur I, Tibia (!) 1,01x länger als Tarsus; Laufbein IV: Femur 5,10x länger als breit, Tibia 6,09x, Tarsus 6,63x, Tibia 1,35x länger als Tarsus.

Körpermasse (in mm): Körperlänge 2,4-2,7 (♀: 2,9); Carapax 0,76-0,83/0,65-0,71 (♀ 0,85/0,72); Pedipalpen: Femur 0,81-0,89/0,20-0,22 (0,91/0,23); Tibia 0,72-0,78/0,22-0,24 (0,80/0,25); Hand mit Stiel 0,67-0,73/0,28-0,30 (0,80/0,32), Stiel 0,09-0,11 (0,11); Finger-L. 0,53-0,59 (0,61), Scheren-L. mit Stiel 1,16-1,28 (1,33). Laufbein I: Femur I 0,22-0,23/0,12-0,13 (0,27/0,15), Femur II 0,35-0,39/0,09-0,11 (0,41/0,12), Tibia 0,35-0,37/0,07-0,08 (0,40/0,08), Tarsus 0,37-0,40/0,05-0,06 (0,40/0,08). Laufbein IV: Femur 0,65-0,69/0,14-0,16 (0,78/0,15), Tibia 0,53-0,58/0,09-0,10 (0,61/0,10), Tarsus 0,41-0,44/0,06 (0,46/0,07).

Beschreibung der Tritonymphe: Carapax wie bei Adulti; Halbtergite mit je 4-7 Hinterrandborsten, mittlere Tergite zusätzlich je eine mediale und laterale Rand- sowie eine Diskalborste; Cheliceren mit 4-5 Stammborsten (*ib* fehlt bei 1 Ex. auf der rechten Chelicere), *dh* und *ib* gezähnt, Serrula externa mit 15-16 Lamellen, Flagellum mit 3 Borsten (distale gezähnt); Coxen der Pedipalpen mit 11-14 Borsten, Coxa des Laufbeins I 6-8, II 9-10, III 9-14, IV 14-24; Sternit II mit einer medialen Gruppe von 6-9 Borsten, Sternite mit 5-7 Borsten. Pedipalpen: Femur 3,40-3,56x länger als breit, Tibia 2,72-2,86x, Hand mit Stiel 2,30-2,43x, Schere mit Stiel 3,97-4,26x, Finger deutlich kürzer als Hand ohne Stiel; fester Finger mit 34-37, beweglicher Finger mit 37-41 Zähnen, fester Finger lateral mit 3-4, medial mit 2, beweglicher Finger lateral mit 1-3, medial mit 1 Nebenzähnen, nodus ramosus proximal von *t* liegend (Fig. 11). Laufbein I: Femur 1,55-1,70x länger als breit, Femur II 2,91-3,02x, Tibia 3,69-3,84x, Tarsus 5,41-5,82x, Femur II 1,47-1,59x länger als Femur I, Tarsus 1,13-1,17x länger als Tibia; Laufbein IV: Femur 4,01-4,07x länger als breit, Tibia 4,63-4,89x, Tarsus 5,27-5,31x, Tibia 1,18-1,27x länger als Tarsus.

Körpermasse (in mm): Körperlänge 2,1-2,6; Carapax 0,58-0,72/0,52-0,64; Pedipalpen: Femur 0,52-0,65/0,15-0,19, Tibia 0,47-0,59/0,16-0,19, Hand mit Stiel 0,48-0,60/0,20-0,26, Stiel 0,07-0,09, Finger-L. 0,39-0,47, Scheren-L. 0,83-1,04; Laufbein I: Femur I 0,16-0,19/0,10-0,12, Femur II 0,23-0,30/0,05-0,06; Laufbein IV: 0,43-0,57/0,11-0,14, Tibia 0,35-0,44/0,07-0,09, Tarsus 0,29-0,36/0,06-0,07.

Durch die sehr schlanken Palpenglieder an *A. solarii* (Simon) und *tripolitanus* Beier erinnernd, von diesen beiden Arten jedoch durch die deutlich kürzeren Palpenfinger und die Stellung des Tastaars *ist* distal von *est* unterscheidbar.

Von *tripolitanus* unterscheidet sich die neue Art darüberhinaus noch durch die Form des Palpenfemurs und durch bedeutendere Körpergrösse, von *solarii* durch deutlich schlankeres Palpenfemur und -tibia sowie durch die geringere Zahl von Nebenzähnen. Von *powelli* (Kew), mit dem *maroccanus* n. sp. in der Form der Palpen und in der Fingerlänge (kürzer als die Hand ohne Stiel) übereinstimmt, unterscheidet sich die neue Art sogleich durch die schlankeren Palpen und die Körpergrösse.

ZUSAMMENFASSUNG

Chthonius (E.) longesetosus n. sp. (1 ♀, Höhle von Sidi Mejbeur, Taza) und *Allochernes maroccanus* n. sp. (4 ♂ 1 ♀ 4 Tritonymphen; Höhle des Caïd (= Ifni el Caïd), Aït Mehammed) werden beschrieben und abgebildet. Beide Arten nehmen eine relativ isolierte Stellung ein, *C. longesetosus* könnte eine von *C. gibbus* abzuleitende Art darstellen, *A. maroccanus* ähnelt durch die schlanken Palpen den Arten *solarii* (Simon) und *tripolitanus* Beier, ist aber wahrscheinlich mit *powelli* (Kew) am nächsten verwandt. Abgesehen von der Meldung eines *Chthonius* sp. aus der Höhle von Ras el Oued, Taza, ist bislang keine höhlenbewohnende Pseudoskorpion-Art aus Marokko gemeldet.

LITERATUR

- BEIER, M. 1954. Einige neue Pseudoscorpione aus dem Genueser Museum. — *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, 66: 324-330.
- BEIER, M. 1963. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione). — *Bestimm. Bücher Bodenfauna Europas* 1: 313 S.
- ELLINGSEN, E. 1903. *Biospéologica*. VII. Pseudoscorpiones (seconde série). — *Archs. Zool. exp. gén.*, sér. 4, 8: 415-420.
- STRINATI, P. 1953. Campagne d'explorations spéléologiques au Maroc (été 1950). — *Annls. Spéléol.* 7: 99-107 (1952).
- STRINATI, P. et V. AELLEN. 1959. Faune cavernicole de la région de Taza (Maroc). — *Revue suisse Zool.* 66: 765-777.

BOOKS RECEIVED

AELLEN, Villy et Pierre STRINATI. Guide des grottes d'Europe occidentale. Delachaux & Niestlé, S. A. Neuchâtel. 1975. 316 pages.

A comprehensive yet succinct guide to the tourist caves of western Europe (including Great Britain and northern Yugoslavia) but excluding Malta. Since the authors are biospeleologists, it is fitting that the descriptions of the caves should be preceded by two extensive chapters on cave fauna and flora, plus a chapter of speleological prehistory. For each cave the geographic location is given, usually in reference to the standard road map of the country concerned. A brief history, description, significant fauna or archeological significance and pertinent references are given for each cave. In addition, caves and karst features not commercialized but accessible to the casual tourist are given for each country. Maps locate the approximate site of each cave within either political boundaries or geographic areas. Sixty four plates, many in color, are interspersed throughout the book and reflect the photographic skill of the authors.

The book is published in hard binding but in field book size so that it can be conveniently carried in a knapsack or even large pocket. A bibliography of approximately 500 references will be of assistance to anyone seeking information on any of the caves or areas described. Supplements include lists of the longest caves of the world, deepest caves, sites of international congresses of speleology, a lexicon of technical terms, and complete index.

As might be expected, France has the largest number of tourist caves, forty two; followed by Germany, nineteen; and Italy, eighteen.

FREEMAN, John P., editor. Cave Research Foundation Personnel Manual. Cave Research Foundation, Yellow Springs, Ohio 45387. 1975. 109 pages. \$6.00.

This second edition of the CRF manual, which is intended for personnel working on Foundation projects, is also a useful guide for other speleologists and especially for those involved in long-term programs with large teams. Introductory material is chiefly specific to the research situation at the Mammoth Cave system, Kentucky, which now has a surveyed length of 269 km and for which an updated small-scale map is included. The remainder of the book consists of exhaustive treatments of equipment, supplies, procedures, survey methods, safety and rescue. This compendium distills the CRF's twenty years experience in organizing the work of hundreds of investigators in the world's largest cave system.

ABSTRACTS

CAUSEY, Nell B. Two new Conotyloid millipeds from western North America and a key to the genus *Adrityla* (Chordeumida: Diplopoda). *Proc. Louisiana Acad. Sci.*, 35: 27-32. 1972.

Troglotyla skamania, n. g.; n. sp., Dead Horse Cave, Skamania County, Washington and *Adrityla brevis*, n. sp., Big Horn Mountains, Big Horn County, Wyoming are described. The first species is a troglobite found in lava tube caves.

CLARK, Donald R., Chester O. MARTIN and Douglas M. SWINEFORD. Organochlorine insecticide residues in the free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) at Bracken Cave, Texas. *J. Mammal.*, 56 (2): 429-443. 1975.

Fifty-nine free-tailed bats were collected at Bracken Cave, Texas, and analyzed for organochlorine insecticides and poly-chlorinated biphenyls (PCBs). Residues of DDE in the brain were greater in 12 young collected from the floor than in 15 young taken from the ceiling, but food deprivation, not higher residues in the brain, apparently caused young to fall. Among 18 pregnant females, residues of DDE and DDT were highest in yearlings. The first lactation by yearlings caused their residue loads to drop sharply. Thereafter, increasing age was accompanied by increasing residues but amounts generally did not exceed those in yearlings. Residue levels in embryos were a function both of levels in the female parent and degree of embryonic development. Residues accumulated rapidly in nursing young, and lactating females may excrete 1.3 to 16.2 (mean = 4.3) micrograms of DDE in milk per day. Maximum individual residue loads may be attained toward the end of nursing, and mobilization of these residues during southward migration may subject Bracken Cave free-tails to maximum lifetime residues in the brain. Comparison of this data with residue data for the free-tail population at Eagle Creek Cave (Arizona) in 1970 produced the following conclusions; 1) residues of DDE appeared similar in both populations; 2) residues of DDE and dieldrin appeared greater in pregnant females at Bracken Cave; 3) DDE and DDT occurred at greater levels in guano samples from Bracken Cave.

KENK, Roman. Fresh-water triclads (Turbellaria) of North America. VII. The genus *Macrocotyla*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 94 (3): 324-339. 1975.

The troglobitic genus *Macrocotyla* comprises three species, all from North America. A redescription of *M. glandulosa* Hyman is presented; *M. lewisi* n. sp. is described, and *Speophila hoffmasteri* Hyman is transferred to *Macrocotyla* as *M. hoffmasteri* n. comb, with a new description. The

taxonomic value of the musculature of the pharynx, which separates the families Planariidae and Dendrocoelidae, is discussed on the basis of current knowledge. *Macrocotyla* shows a condition which is intermediate between the two families. It is more closely related to *Sphalloplana* than to any dendrocoelid known. The author is inclined to reintroduce Hyman's family Kenkiidae with a new definition, including the genera *Kenkia*, *Sphalloplana* and *Macrocotyla*.

KLEIN, Richard G. Middle Stone Age man-animal relationships in Southern Africa: Evidence from Die Kelders and Klasies River Mouth. *Science*, 190: 265-267. 1975.

The Middle Stone Age (earlier upper Pleistocene) sites of Die Kelders Cave I and Klasies River Mouth Cave I, southern Cape Province, South Africa, have provided faunal assemblages which imply that Middle Stone Age peoples were exploiting local resources less effectively than Late Stone Age (later upper Pleistocene — Holocene) peoples in the same area. The age structure of the *Pelorovis* (giant buffalo) herd in the Klasies site suggests that Middle Stone Age hunters may have been responsible for initiating a decline in the species' abundance that culminated in its final disappearance 10,000 to 12,000 years ago.

KURTÉN, Björn. A New Pleistocene genus of American Mountain deer. *J. Mammal.*, 56 (2): 507-508. 1975.

A new cervid genus *Navahoceros* is described, based on a large sample (several hundred specimens) from San Josecito Cave, Mexico. *Navahoceros* is a cervid intermediate in size between mule deer and wapiti. Specimens of this genus have also been recovered in Burnet Cave, Cueva Las Cruces and Slaughter Canyon Cave, New Mexico; Little Box Elder Cave, Wyoming; and Bustamante Cave, Cueva de la Mina and Cueva San Augustí, Mexico.

MARKER, Margaret E. The Lower Southeast of South Australia: A Karst Province. *Dept. Geog. Environmental Stud., Univ. Witwatersrand, Johannesburg, Occ. Pap.* No. 13: 1-68. 1975.

This paper constitutes an assessment of karst assemblages in the reliable high rainfall Lower Southeast of South Australia. The province is an area of Cenozoic marine emergence with minimal relief, interrupted only by consolidated beach ridges marking former marine stillstands. The karst host rocks are Glenelg Grou-Oligo-Miocene bryozoal limestones overlain to variable depth by Quaternary deposits. This dominantly soil-covered karst is characterized by enclosed depressions, shallow uvalas, well-like cenotes, a range

of infiltration dolines, and shallow horizontal cave systems. On the basis of morphology, seven areally distinct karst assemblages have been delimited. Each region can also be distinguished in terms of altitude above sea level, depth to the saturation zone and karst water characteristics. The areal variation in karst assemblage characteristics is discussed with reference to specific controls relevant to karst development.

URBANI. Franco. Epsomita hexahidrita en cuevas Venezolanas. *Bol. Soc. Venezolana Espel.*, 5 (1): 5-19. 1974.

The mineralogical assemblage epsomite-hexahydrite-gypsum from cueva Ermitaño, Dto. Torres, Edo. Lara, and the occurrence of epsomite in the cueva de la Cantera Sur, Dto. Sucre, Edo. Miranda, are described. These minerals are thought to be formed by the oxidation of pyrite in dolomitic bedrocks. The stability of these minerals is considered as a function of the meteorological conditions of both localities.

INDEX TO VOLUME 8, 1976

Michel Anciaux de Faveaux:

La léthargie chez les Chiroptères cavernicoles d'Afrique Centrale. [Lethargy in the cavernicolous Chiroptera in Central Africa] 291

Books Received and Abstracts 305, 383

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.-Savoie).

[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)] 253

Thomas E. Bowman:

Stygiomysis major, a New Troglobitic Mysid from Jamaica, and Extension of the Range of *S. Holthuisi* to Puerto Rico (Crustacea : Mysidacea : Stygiomysidae) 365

Jörg Brehm:

Hydrologische und chemische Untersuchungen an den Fließgewässern des Schlitzerlandes. A. Quellen. I. Übersicht. [Hydrological and chemical investigations of running waters of the Schlitzerland (Western-Germany). A. Springs. I. Survey] 7

Dan I. Danielopol:

The Distribution of the Fauna in the Interstitial Habitats of Riverine Sediments of the Danube and the Piesting (Austria) 23

Dan I. Danielopol:

Sur la distribution géographique de la faune interstitielle du Danube et de certains de ses affluents en Basse-Autriche. [On the geographical distribution of the interstitial fauna of the Danube and some of its tributaries in Lower-Austria] 323

Nicole Gourbault:

Recent Karyological Research on Cave Planarians in Europe 69

Jean-Paul Henry:

Remarques sur l'Aselle psammique *Proasellus walteri* (Chappuis, 1948) (Crustacea, Isopoda, Asellota). [Remarks about the psammic Asellid *Proasellus walteri* (Chappuis, 1948) (Crustacea, Isopoda, Asellota)] ... 75

Jean-Paul Henry et Guy Magniez:

Bragasella comasi n. sp., Crustacea Isopoda Asellota cavernicole d'Espagne occidentale. [*Bragasella comasi* n. sp., cavernicolous Crustacea Isopoda Asellota from Western Spain] 359

C. Marvillet:

Les adaptations à la volvation du squelette externe de la tête chez *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Crustacé Isopode des eaux souterraines. [The adaptations to volvation of the external cephalic skeleton of *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, a subterranean waters Isopod] 331

Kôichi Matsumoto:

An introduction to the Japanese Groundwater Animals with Reference to their Ecology and Hygienic Significance 141

Milan Mestrov, Romana Lattinger-Penko et Vlatka Tavcar:

La dynamique de population de l'Isopode *Proasellus slavus* ssp.n. et les larves de Chironomides dans l'hyporhéique de la Drave du point de vue de la pollution. [The dynamics of population in the Isopod *Proasellus slavus* ssp.n. and the larvae of Chironomids in the hyporheic water of the river Drava with regard to pollution] 157

V. I. Mikhalevich:

New Data on the Foraminifera of the Groundwaters of Middle Asia ... 167

Matthias Neuss:

Hydrogeologische Untersuchungen in einem von salzhaltigem Uferfiltrat durchströmten Bodenkörper. [Hydrogeological investigations into discharge of salt-containing water from a stream into an aquifer] 177

Stewart B. Peck:

The Effect of Cave Entrances on the Distribution of Cave-Inhabiting Terrestrial Arthropods 309

Hans-Gerd Pieper:

Die tierische Besiedlung des hyporheischen Interstitials eines Urgebirgsbaches unter dem Einfluß von allochthoner Nährstoffzufuhr. [The animal population of the hyporheic interstitial in a primary rock stream under the influence of the supply of allochthonous organic matter] 53

Barbara Ritterbusch:

Untersuchungen zur Funktion des Mesopsammon bei der Reinigung von infiltriertem Oberflächenwasser. [The ecology of metazoa in a settling basin of the Berlin water works and its importance in the process of purification of percolated surface water] 185

Horst Kurt Schminke:

Systematische Untersuchungen an Grundwasserkrebsen — eine Bestandsaufnahme (mit der Beschreibung zweier neuer Gattungen der Familie Parabathynellidae, Bathynellacea). [Critical evaluation of recent work on the systematics of subterranean Crustacea (with description of two new genera of Parabathynellidae, Bathynellacea)] 195

Siegfried Husmann:

Ist International Symposium on Groundwater Ecology. Introduction:
Sense and Course of the Meeting 3

Siegfried Husmann:

Studies on Subterranean Drift of Stygobiont Crustaceans (*Niphargus*,
Crangonyx, *Graeteriella*) 81

Hans Jakobi:

Über ökologische und biogeographische Trends innerhalb der Harpacticoiden (Copepoda-Crustacea). [Ecological and biogeographical trends in Harpacticoids] 93

Romana Lattinger-Penko:

Quelques données sur la population de *Proasellus slavus* ssp.n. Sket (Crustacea, Isopoda) dans l'Hyporheic de la rivière Drave près de Legrad. [New data on the population of *Proasellus slavus* ssp.n. Sket (Crustacea, Isopoda) in the hyporheic water of the Drava river near Legrad] 107

David R. Lee:

The Role of Groundwater in Eutrophication of a Lake in Glacial Outwash Terrain 117

Günther Lüpkens:

Die vertikale Verteilung von Ciliaten im Stygorhithral der Fulda (Beitrag zur Kenntnis mesopsammaler Ciliaten in Fließgewässern). [The vertical distribution of stygorhithral ciliates in the Fulda-River (Contribution to the knowledge of mesopsammal ciliates in running freshwater)] 127

Guy Magniez:

Remarques sur la biologie et l'écologie de *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines). [Remarks on the biology and ecology of *Stenasellus virei* Dollfus (Crustacea Isopoda Asellota of subterranean waters)] 135

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

Volker Mahmert:

Zwei neue Pseudoskorpion-Arten (Arachnida, Pseudoscorpiones) aus marokkanischen Höhlen. [Two new Pseudoscorpion-species from Moroccan caves] 375

J. Martini and I. Kavalieris:

The Karst of the Transvaal (South Africa) 229

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, 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

Andrzej W. Skalski:

Groundwater Inhabitants in Poland 217

- 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

- Stewart B. Peck:*
The Effect of Cave Entrances on the Distribution of Cave-Inhabiting Terrestrial Arthropods 309
- Dan L. Danielopol:*
Sur la distribution géographique de la faune interstitielle du Danube et de certains de ses affluents en Basse-Autriche. [On the geographical distribution of the interstitial fauna of the Danube and some of its tributaries in Lower-Austria] 323
- C. Marvillet:*
Les adaptations à la volvation du squelette externe de la tête chez *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, Crustacé Isopode des eaux souterraines. [The adaptations to volvation of the external cephalic skeleton of *Caecosphaeroma burgundum* Dollfus, a subterranean waters Isopod] 331
- Jean-Paul Henry et Guy Magniez:*
Bragasella comasi n. sp., Crustacea Isopoda Asellota cavernicole d'Espagne occidentale. [*Bragasellus comasi* n. sp., cavernicolous Crustacea Isopoda Asellota from Western Spain] 359
- Thomas E. Bowman:*
Stygiomysis major, a New Troglobitic Mysid from Jamaica, and Extension of the Range of *S. Holthuisi* to Puerto Rico (Crustacea : Mysidacea : Stygiomysidae) 365
- Volker Mahnert:*
Zwei neue Pseudoskorpion-Arten (Arachnida, Pseudoscorpiones) aus marokkanischen Höhlen. [Two new Pseudoscorpion-species from Moroccan caves] 375
- Books received and Abstracts 383