

Écologie de *Fonticola notadena* de Beauchamp (Turbellarié,
Triclade) dans la grotte de La Balme (Isère, France);
survie en période de sécheresse

par RENÉ GINET et ROGER PUGLISI¹⁾

avec 1 figure et planches 47 (1)–49 (3)

La caractéristique essentielle de l'hydrologie des cavernes est sa *variabilité*; directement influencées par le régime des eaux météoriques, les collections d'eaux souterraines, normalement peuplées d'animaux aquatiques, varient dans l'espace et dans le temps, qu'elles soient courantes ou stagnantes; souvent même, elles s'assèchent totalement.

Ce phénomène n'est pas sans poser des problèmes à la faune, qui doit ainsi supporter périodiquement une exondation parfois fort longue, entre deux remplissages de son biotope normal; et l'on doit se demander de quelle manière les biotes aquatiques réagissent alors à cet événement. On sait, par exemple, que les Crustacés Amphipodes du genre *Niphargus* s'enfouissent, lors du retrait des eaux, dans les galeries qu'ils ont creusées au sein du limon argileux et qu'ils attendent, dans ces espaces confinés où la dessiccation est très lente et l'atmosphère saturée de vapeur d'eau, le retour de l'élément liquide au-dessus de l'orifice du terrier (Ginet, 1955; 1960, 1^{re} partie, VII); ils reprennent alors aussitôt leur activité normale.

Dans la grotte de La Balme (départ. de l'Isère – France) existe un petit gour limoneux dont le remplissage ne dure en moyenne que quelques semaines par an; cette flaque est alors peuplée par une faune dulçaquicole hypogée, dont le principal représentant est un petit Planariidé, *Fonticola (Atrioplanaria) notadena* (de Beauchamp) 1937. Ce Turbellarié Triclade étant un animal foncièrement aquatique, il était utile de rechercher pourquoi et comment, dès le retour de l'eau dans le gour, la population retrouve sa densité et son activité habituelles.

1. Écologie de *F. notadena* dans la grotte de La Balme

1^{re} – *Systématique et biogéographie de l'espèce*

Décrite d'abord par de Beauchamp avec un nom générique particulier (g. *Atrioplanaria*), cette espèce «à mœurs troglodytes» a été

¹⁾ Laboratoire de Zoologie Générale de la Faculté des Sciences de Lyon.

ensuite incluse par ce même auteur dans le grand genre *Fonticola* Komarek; elle conserve néanmoins un rang subgénérique spécial (de Beauchamp, 1949, 1961). Il s'agit d'une petite planaire d'aspect filiforme; les individus normalement développés atteignent 10 à 12 mm. de longueur pour une largeur d'environ 1 mm. Sous un faible grossissement, on distingue aisément les deux petites cornes céphaliques, en arrière desquelles sont placées deux minuscules taches oculaires très rapprochées l'une de l'autre sur l'axe de symétrie de l'animal; pharynx et gonopore sont situés très en arrière du corps (fig. 1). On trouvera les détails anatomiques intéressant la systématique dans les travaux de de Beauchamp déjà cités.

F. notadena est connue actuellement, outre la grotte de La Balme, dans deux autres stations françaises, étroitement liées au domaine phréatique (source dans une colline mollassique à Tresserve [Savoie]; en Alsace, «dans une flaque d'un bras mort de la Bruche [riv.]» provenant de la nappe souterraine, et dans «une flaque d'eau de la forêt de Neuhof au Sud de Strasbourg» [de Beauchamp, 1937]). En considérant ces dernières stations, *F. notadena* doit pouvoir être tenue comme une espèce habitant les eaux interstitielles, domaine dont on sait qu'il héberge fréquemment des représentants de la faune cavernicole (Mestrov, 1962; Ginot et David, 1963; etc...). Il serait

utile de rechercher avec assiduité si le sous-sol des terrains surmontant la grotte de La Balme n'abriterait pas des colonies de *F. notadena*, malgré les résultats négatifs de quelques prospections dans les sources voisines, effectuées jusque là. Dans cette hypothèse, le gour temporaire où on les trouve actuellement à La Balme, simple exutoire du domaine interstitiel, ne serait pas leur habitat originel mais représenterait un biotope accidentel, où les individus subsistent en supportant la précarité de l'environnement aquatique grâce aux moyens qui sont décrits dans ce travail.

2° — Biotope (planche 1)

La flaque d'eau temporaire où vivent ces Planaires dans la grotte étudiée est un gour, situé au flanc d'un volumineux bloc de calcite active (le «Massif Central»); cette concrétion repose sur le grand éboulis, qui con-



Fig. 1. Morphologie de *Fonticola* (*Atrioplanaria*) *notadena* (d'après de Beauchamp, 1961). Longueur: 10 à 12 mm.

stitue le sol très incliné d'une vaste salle, appelée la «Grande Coupole» et reliée au dehors par une importante galerie d'entrée (Ginet, 1952). La surface de ce gour, de forme allongée, est voisine de 2 m.²; la profondeur de l'eau, toujours très calme, ne dépasse guère une dizaine de centimètres; le fond du gour est plat; il est constitué par un dépôt de limon argileux épais de 5 à 20 cm., sur sousassement de calcite homogène. Ce limon est un mélange où prédomine l'argile, dans laquelle sont noyés de nombreux petits graviers calcaires; des détritiques naturels variés jonchent la surface du limon – guano, ossements de Chéiroptères, débris d'Insectes, etc... – auxquels s'adjoignent les résidus organiques divers abandonnés par les touristes passant à proximité.

Pendant les saisons humides, l'eau météorique finit par traverser le banc calcaire, épais d'une centaine de mètres, formant le plafond crevassé de la «Grande Coupole»; elle suinte alors de la voûte et un faible ruissellement tombe en chute libre d'environ quinze mètres sur la surface supérieure, plane, du «Massif Central»; elle s'écoule ensuite dans le gour des Planaires situé en contrebas; le surplus se perd par débordement dans l'échoulis sous-jacent; le débit maximum atteint une vingtaine de litres à l'heure. Lorsque l'alimentation se réduit, à la fin des périodes pluvieuses, l'évaporation entraîne un assèchement assez prompt du bassin: la «Grande Coupole» de la Balne fait en effet partie d'une zone assez voisine du dehors, et subit de ce fait les variations climatiques externes, quoique fort atténuées. Température, degré hygrométrique, courants d'air ont donc un régime variable (Ginet, 1951), qui diffère du véritable climat hypogé (dont la stabilité est classiquement connue) et motive cet assèchement rapide du gour.

La planche 3 montre, pour les années où ont été pratiquées des observations suivies dans la grotte de La Balne, les périodes et les durées de remplissage de ce bassin.

D'octobre 1949 à Novembre 1950 (13 mois), l'eau fut présente durant environ huit semaines réparties sur deux saisons. L'été pluvieux de 1960²⁾ a entraîné la présence d'eau dans le gour dès la fin d'Octobre 1960 jusqu'à la fin de Janvier 1961; l'été 1961, sec³⁾, l'automne et l'hiver qui lui succédèrent, modérément humides⁴⁾, ne permirent le remplissage suivant, qu'à partir de Mars 1962 et pour quelques semaines seulement; donc, de Juillet 1960 à Mai 1962 (22 mois), il n'y eût de l'eau dans le bassin des Planaires que pendant un total d'environ

Hauteurs des pluies à la station météorologique d'Ambérieu-en-Bugey:

²⁾ de Juillet à Octobre 1960 inclus: 800 mm.,

³⁾ de Juillet à Octobre 1961 inclus: 352,4 mm.,

⁴⁾ de Novembre 1961 à Février 1962 inclus: 413,2 mm.

5 mois, séparés en deux périodes par un assèchement de *plus d'une année*.

Il résulte de ces observations :

1. que la *durée* de remplissage du gour ne dépasse pas deux à trois mois par année de pluviosité normale;
2. que les *périodes* de remplissage, surtout hivernales, sont cependant variables d'une année à l'autre; elles dépendent des conditions météorologiques du moment.

Les températures de l'eau varient assez peu (planche 3) et s'échelonnent entre $+10^{\circ},5\text{ C.}$ et $+13^{\circ},2\text{ C.}$ pour les années d'observations mentionnées; lors des périodes sans eau, la température du limon montre une variation plus considérable, les valeurs relevées s'étageant entre $+10^{\circ},0\text{ C.}$ (8-2-62) et $+17^{\circ},5\text{ C.}$ (16-9-62).

3° - Bioréose

L'étude, faite sur place ou au Laboratoire, de la faune associée à *Fonticola notadena* dans ce gour, a fourni les éléments suivants, qui appartiennent pour la plupart au groupe des Vers (dét. J. Juget):

- Protozoaires: quelques Flagellés sur le guano de Chéiroptères.
- Nématodes:

Plectidae: (g. *Plectus* Bastian) *Plectus* sp.;

Tripylidae: (g. *Tripyla* Bastian) *Tripyla* sp.;

Mononchidae: *Mononchus macrostoma* Bastian;

Mylonchulus signatus (Cobb);

Dorylaimidae: *Eudorylaimus obtusicaudatus* (Bastian);

- Oligochètes:

Aelosomatidae: *Aelosoma hemprichi* Ehrenberg;

Enchytraeidae: (g. *Enchytraeus* Henle) *Enchytraeus* sp.;

Haplotaenidae: (g. *Pelodrilus* Beddard) ? *Pelodrilus* sp.;

Lumbricidae: gen. sp., immatures;

Eiseniella tetraedra, l. *typica* (Savigny);

Allotobophora rosea, l. *typica* (Savigny) = *Eisenia rosea* Sav.

- Ostracodes:

1 individu (? g. *Cypris*).

Cette liste complète nos connaissances sur la faune hypogée de la région sud-jurassienne (Ginet, 1952, 1961); ces espèces sont à peu près toutes des formes cosmopolites, aquatiques et terricoles; elles ne

semblent pas avoir de vocation particulière pour l'habitat strictement cavernicole et sont répandues dans le sol humide ou les limons immergés de la surface. Elles n'en présentent pas moins un intérêt écologique évident pour *F. notadena*, dont le régime carnivore l'entraîne à se nourrir aux dépens de sa biocénose; il est facile de le constater en fournissant les élevages en individus d'*Eisenia rosea*, qui sont en peu de temps absorbés par les Planaires dont le système digestif se teinte alors temporairement en rose.

II. Modalités du repeuplement de son habitat par *F. notadena* après les périodes de sécheresse

Lorsque le gour est vidé de son eau, aucune forme aquatique n'y est plus décelable; le limon conserve longtemps une certaine plasticité, puis, la dessiccation s'accroissant, sa surface se craquèle, devient parfois même pulvérulente. Le biotope fait alors partie intégrante du domaine terrestre; il est envahi par la faune aérienne: Cloportes, Myriapodes, *Blaps* prospectent l'endroit à la recherche de débris alimentaires. Mais dès le retour de l'eau, on peut constater dans le gour la présence presque immédiate et continue de Planaires errant sur le fond limoneux; on peut ainsi observer en général une dizaine d'individus à la fois, glissant çà et là à une vitesse relativement rapide (un centimètre par seconde pour les plus véloces⁵⁾).

Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer le repeuplement de la nappe d'eau par les Planaires après une longue période de sécheresse:

— Les individus y sont-ils entraînés, lors du retour de l'eau d'infiltration, depuis les fentes du sol au-dessus de la cavité, qui seraient leur habitat normal? En ce cas, à chaque assèchement correspondrait la mort de la population aquatique préexistante.

— Les Planaires se maintiennent-elles sur place pendant toute la durée du manque d'eau, grâce à une forme de résistance non directement visible?

I^{re} — Hypothèse d'un repeuplement par l'eau d'infiltration

Quoique aléatoire, à cause des risques que peut présenter, pour des animaux aussi fragiles que les Planaires, une chute libre de quinze mètres se terminant en éclaboussures sur un bloc de calcaire, il était logique d'envisager la possibilité d'un tel repeuplement périodique de

⁵⁾ Le 4-3-50 a été notée la présence simultanée d'une trentaine de *F. notadena*, dont un bon nombre était engagé à l'intérieur du cadavre d'une larve d'insecte épigé, qui leur servait de pâture.

la flaque; la non-justification de cette hypothèse a été facile à démontrer: des récipients, placés sous les suintements alimentant le bassin, n'ont pas permis de constater, dans l'eau ainsi recueillie, la présence de quelconques animaux aquatiques; cette opération fut pratiquée à deux reprises (Décembre 1960 à Mars 1961; Octobre 1961 à Mars 1962); elle s'est soldée dans les deux cas par un résultat négatif.

2° - *Survie in situ*

La démonstration de cette hypothèse, qui s'est révélée féconde au contraire de la précédente, fut également assez aisée: il suffisait de reproduire au laboratoire, à petite échelle, le fonctionnement hydrologique naturel du gour de la grotte. En ce but, plusieurs Planaires ont été placées dans des coupelles en verre, pleines d'eau ($\frac{1}{4}$ l.), au fond garni d'une couche d'argile épaisse de 2 cm. L'ensemble a été entreposé dans une chambre climatisée à température convenable (-10°C.); l'évaporation de l'eau a été ralentie par une obturation partielle du récipient, de façon à ce qu'elle ne soit totale qu'au bout d'une dizaine de jours. Après 60 et 90 jours d'assèchement complet, le remplissage des coupelles a permis de constater aussitôt la survie des Planaires. Cinq individus ont été soumis à cette expérience préliminaire; 3 survécurent, 2 périrent, vraisemblablement par suite de la dessiccation trop poussée de l'argile (*cf. infra*).

La preuve expérimentale étant ainsi faite que *F. notadema* est capable de supporter sur place l'assèchement de son milieu, il reste à montrer que c'est bien le cas dans le domaine naturel. Pour s'en assurer, il suffit de remplir d'eau la flaque dans la grotte de La Balme, durant la période où elle est à sec. De 30 à 40 litres d'eau, prélevés dans le lac permanent (Ginet, 1952) permettent ainsi de la reconstituer très temporairement (au bout de 2 à 3 heures l'eau s'est entièrement infiltrée dans le limon et a de nouveau disparu). A chacune de 4 remises en eau ainsi effectuées, et au bout de $\frac{1}{2}$ à 1 heure, quelques *F. notadema* sont apparues sortant des fentes du limon, auparavant asséchées (4-3-61; 6 individus; 17-10-61; 9; 28-12-61; 4; 31-1-62; 10).

Il est ainsi indéniable que la survie des Planaires s'effectue bien sur place, et que ces animaux attendent au sein du limon argileux le retour périodique de l'eau.

III. Comportement des individus exondés

Les expériences pratiquées au laboratoire pour voir sous quelle forme les Planaires subsistent pendant l'assèchement de leur domaine ont été conduites, comme celle précédemment décrite, dans une am-

bianche climatique aussi voisine que possible de celle de la grotte d'origine (température stable: 10°,5C.; évaporation lente; courants d'air très faibles; obscurité permanente). Les individus ont été déposés soit dans des aquariums plats verticaux⁴⁾, soit dans des cristallisoirs en verre, au fond tapissé d'une très mince (< 1 mm.) couche d'argile de grotte; l'eau utilisée était le plus souvent celle du biotope d'origine des individus.

I^{re} - Localisation des individus; durée de survie

a) Lorsqu'elles en ont la possibilité (aquarium plat), au moment où commence à baisser le niveau de l'eau par suite de l'évaporation, les Planaires profitent des irrégularités de la surface argileuse du fond et s'insinuent dans de petites excavations préexistantes. Il est bien entendu qu'à aucun moment elles ne creusent activement ni n'aménagent ces abris. Lorsque, l'évaporation se poursuivant, le niveau d'eau libre s'abaisse au-dessous de ces logettes naturelles, les Planaires ne quittent pas leur abri pour suivre l'eau.

b) Quand la surface de l'argile ne se prête pas à une telle mise à l'abri, les individus restent simplement à la surface du limon asséché (planche 2; 1).

Dans les deux cas, après disparition complète de l'eau liquide à leur contact immédiat, les individus cessent tout déplacement; ils semblent peu à peu se condenser sur eux-mêmes jusqu'à prendre une forme ovoïde, de couleur blanc nacré - leur plus grande dimension avoisine 2 à 3 mm. Il n'est plus possible d'y reconnaître les détails morphologiques de l'individu en activité. Aucune observation ne permet de penser que l'animal s'enferme dans une quelconque enveloppe muqueuse, contrairement à ce qui se passe pour d'autres *Fonticola* placées dans une situation analogue (Sekera, 1909; de Beauchamp, 1932; etc...). Les Planaires subsistent ainsi, en vie ralentie, parfaitement immobiles, directement à l'air, en attente du retour de l'eau.

La durée maximum de survie expérimentée a été de 6 mois, et l'on sait que dans le domaine naturel, cette vie hors de l'eau peut dépasser 1 an. Lorsque les récipients sont de nouveau remplis d'eau, les indi-

⁴⁾ Constitué par deux plaques de verre (20x10 cm.), maintenues séparées l'une de l'autre par 2 ou 3 mm. (à l'aide de cales en bois et de pinces d'acier), mastiquées et placées verticalement sur un socle en bois. Le bas de cet aquarium très plat est rempli d'argile, dont la surface dessine une concavité irrégulière remplie d'eau, où baignent les Planaires. La minceur de l'habitat et la transparence des parois permettent de suivre en permanence les individus.

vidus préexistants retrouvent leur morphologie et leur activité habituelles dans un délai très bref (30 secondes à 15 minutes) et, si elles en ont la possibilité, les Planaires se nourrissent aussitôt.

2° - Multiplication asexuée

Parmi les 23 Planaires ainsi expérimentées, qui survécurent aux essais (dans ce nombre ne sont pas comptés les individus qui furent sacrifiés dans d'autres buts - cf. *infra*) il est à remarquer que 14 d'entre elles se multiplièrent, au cours de la période exondée, par division spontanée de l'individu initial en 3 ou 4 individus-fils.

Ce phénomène ne semble pas différent de la reproduction asexuée classiquement connue chez certains Tricladés paludicoles (de Beauchamp, 1961). Ce même auteur a d'ailleurs donné une description de ce type de multiplication pour les *F. notadana* de ses élevages. Dans le cas présent, la division spontanée semble être déclenchée par les conditions d'environnement temporairement anormales, et l'on peut considérer que la fragmentation de l'individu initial est consécutive aux remaniements anatomiques qui se produisent vraisemblablement pendant la période de vie latente aérienne; des recherches histologiques ultérieures permettront d'en préciser les modalités.

Quoi qu'il en soit, lors de la remise en eau, il peut arriver que :

a) il n'y a pas eu division de l'individu initial; celui-ci présente alors une taille d'adulte normal, avec pharynx et gonopore très visibles, montrant son état sexué vraisemblable (planche 2; 2);

b) la fragmentation et la régénération des individus-fils sont complètes; en ce cas, les Planaires ont une morphologie normale, bien que de petite taille (5 mm. env.); elles sont asexuées.

c) la fragmentation a eu lieu, mais la régénération consécutive est incomplète; les individus résultant sont alors difformes - quoiqu'actifs -; ils achèvent leur régénération après la remise en eau (planche 2; 3, 4).

Ces observations montrent donc que le phénomène de division spontanée s'apparente chez *F. notadana* à une *architomie*, puisque la régénération succède à la coupure du corps.

IV. Caractéristiques du milieu nécessaires à la survie

Il apparut d'emblée que le succès ou l'échec des expériences effectuées pour étudier la survie des Planaires exondées, étaient consécutifs surtout au plus ou moins grand dessèchement du substrat argileux. Des observations pour préciser ce point ont donc été faites tant au laboratoire que dans le domaine naturel; le degré d'assèchement du limon a

été apprécié en déterminant, au terme de chaque expérience, la quantité d'eau résiduelle présente à ce moment dans l'argile. Pour cela, on pèse quelques centimètres-cubes de cette matière prélevée dans le récipient, on passe dans l'étuve à dessiccation (120°) jusqu'à poids constant; la différence donne le poids d'eau contenu dans l'échantillon initial, que l'on calcule ensuite pour 100 grammes de limon sec.

I° — Au laboratoire:

Les résultats de ces expériences sont résumés dans le tableau I.

Tableau I

Survie et mortalité de *F. notadana* exondées, en fonction de la teneur en eau résiduelle du limon argileux

Nombre initial d'individus	Remise en eau finale		teneur en eau du limon (g. %)
	nombre d'individus		
	survivants	morts	
1	1		50
2	2		33
3	3		20
3		3	20 ⁷⁾
5	1	4	18
1		1	17
3		3	15
4		4	14
5		5	10

On constate que la mortalité est totale pour des teneurs en eau inférieures à 18%, et qu'elle est nulle pour les taux supérieurs à 20%: cette teneur de l'eau résiduelle imbibant le substrat argileux peut donc être considérée comme le seuil inférieur de létalité pour les *F. notadana* placées en milieu aérien.

Par suite du trop faible nombre de données objectives, il n'est pas tenu compte dans ce travail de l'influence probable de la *vitesse d'assèchement* du limon; il semble en effet que ce facteur entre également en ligne de compte⁷⁾.

⁷⁾ 3 Planaires, introduites dans un cristalliseur plein d'eau le 17-11-61 étaient exondées le 24-11-61; le limon renfermait 48% d'eau le 1-12-61 et 20% le 5-12, soit une évaporation de 28% en 4 jours. Aucun individu ne survécut à cet assèchement rapide; il est vraisemblable qu'est alors intervenu le facteur „vitesse“ qui, dans toutes les autres expériences, fut plus lent.

2° - Dans le domaine naturel:

Il convient maintenant de connaître si le résultat précédent est compatible avec les teneurs en eau résiduelle du limon dans le domaine naturel. Des prélèvements ont donc été faits en ce but dans la grotte de La Balme, pendant la période d'assèchement du gour en 1961/1962 (tableau 2).

L'examen de ce tableau permet de constater les faits suivants:

1° - il y a une augmentation de l'eau résiduelle en allant de la surface vers le fond du limon;

2° - sauf en Août, le limon, même superficiel, montre constamment une teneur en eau compatible avec la survie des individus, déterminée expérimentalement ($\geq 20\%$);

3° - la surface du limon voit son humidité résiduelle augmenter en automne par rapport à la teneur estivale, vraisemblablement par suite de l'augmentation saisonnière de l'humidité atmosphérique ambiante (Ginet, 1951).

Tableau 2

Teneur en eau résiduelle imbibant le limon argileux du biotope de *F. notadana* pendant une période d'assèchement (fin du remplissage naturel précédent: début Février 1961)

date	Prélèvement		Teneur en eau résiduelle (g. % poids sec)	Date des remises en eau artificielles (après prélèvement)
	profondeur (cm.)	poids (g.)		
30-6-61	0 à 1,5	27,4	26	4-3-61
	2 à 3	9,4	28	
	4 à 6	5	28	
	8 à 9	5	28	
10-8-61	0 à 3	10	18	17-10-61
	7 à 8	11	23	
17-10-61	0 à 2	5	32	
29-10-61	0 à 2	5	25	
28-12-61	0 à 2	1,55	35	28-12-61
31-1-62	0 à 2	8,75	35	31-1-62

4° - les remises en eau artificielles pratiquées entre temps, par suite du faible volume d'eau liquide utilisé et de sa rapide disparition, n'ont que peu perturbé le biotope; le 29-10-61, 12 jours après une telle opération, le limon superficiel a en effet une teneur en eau plus faible que lors de la mesure précédente (17-10-61), qui avait été faite avant le remplissage du gour.

Ces résultats confirment donc les valeurs trouvées au laboratoire et montrent que les *F. notadana* peuvent constamment trouver dans le

limon une teneur en eau suffisant à assurer leur survie, d'autant plus qu'elles auront la possibilité de pénétrer au sein du sédiment grâce aux fissures et autres irrégularités de cette matière hétérogène.

3° - Rôle du limon argileux:

D'après ce qui précède, il se dégage l'idée que ce n'est pas tant le limon argileux en lui-même, mais plutôt le fait que cette matière est hygroscopique, qui est le caractère nécessaire pour assurer la survie des Planaires exondées.

On peut, pour le montrer, envisager de remplacer ce substrat naturel par une substance artificielle présentant une propriété analogue d'imbibition, sans montrer aucune des autres caractéristiques du limon argileux: le simple papier-filtre, par exemple, remplit cette condition. Quelques *F. notadena* ont donc été introduites dans des cristallisoirs pleins d'eau, dont le fond était revêtu d'une épaisseur de 2 à 3 mm. de papier-filtre banal. Après évaporation totale de l'eau liquide, les Planaires se sont comportées de la même façon qu'en présence de limon: même immobilisation, même morphologie, même absence de kyste, même tendance à la fragmentation du corps (planche 2; 5). Après un temps plus ou moins long, la survie de ces Planaires a été constatée en replaçant ces individus dans des verres de montre remplis d'eau, en même temps qu'était déterminée par pesée différentielle la teneur en eau résiduelle du papier-filtre: 3 essais de ce genre furent pratiqués, 2 furent positifs, le 3^e fut négatif (tableau 3); sans qu'il soit possible de trouver une cause à cet échec.

Tableau 3.
Survie de *F. notadena* exondées sur substrat hygroscopique artificiel

N° essai	Nombre d'individus initial	Date d'exonda- tion	Durée totale de l'exondation	Nombre d'individus survivants	Teneur en eau finale du papier-filtre
1	2	23-10-61	17 jours	2	48 ⁰ / ₁₀
2	2	20 11-61	8 jours	2	33 ⁰ / ₁₀
3	3	23-2-62	20 jours	0	40 ⁰ / ₁₀

Conclusion

Il ressort de ces expériences que *F. notadena* peut vivre hors de l'eau, mais non sans eau. En effet, cette Planaire, foncièrement aquatique, est bien capable de supporter, dans son biotope naturel,

d'être privée de tout élément liquide; mais sa survie est conditionnée par la présence du limon argileux. Cette matière, grâce à son hygro-métrie, joue le rôle d'un frein limitant l'assèchement ambiant et créant localement un microclimat aérien suffisamment humide, surtout si les animaux – et cela paraît être constant dans la grotte de La Balme – ont la possibilité de s'insinuer dans les fentes au sein de la masse argileuse, où elles trouvent, en outre, une protection contre les prédateurs terrestres envahissant alors leur biotope.

Ainsi s'affirme, une fois encore, l'intérêt écologique certain du limon argileux des cavernes, dont l'utilité biologique est connue sous de multiples aspects (Ginot, 1955; Gounot, 1960).

Il est logique de supposer que, dans la grotte de La Balme, le peuplement initial du gour où les Planaires sont actuellement étroitement localisées, s'est effectué à un moment où cette cavité présentait un régime hydrologique différent de son régime actuel. De nos jours en effet, ce biotope est tout à fait isolé, au sein d'un domaine terrestre à climat variable, loin de toute circulation active, et le repeuplement ne peut, normalement, se faire par les suintements temporaires qui alimentent ce bassin. Cette colonie de *F. notadana* a donc pu survivre grâce aux conditions locales favorables, consistant essentiellement dans la présence d'un dépôt de limon argileux; ses qualités hygroscopiques permettent aux Planaires de supporter sans mal la précarité de leur biotope aquatique normal.

Dans l'état actuel de nos recherches, il paraît impropre de parler, à propos de cette survie, d'un «enkystement» au sens où l'entendent, entre autres auteurs, Sekera (1909) ou de Beauchamp (1932) à propos de *F. vitta*, puisque la présence d'une enveloppe autour des individus exondés n'a jamais pu être constatée. Il n'en reste pas moins vrai qu'en apparence, la situation des *F. notadana* en milieu aérien est analogue à un tel enkystement, et l'on peut alors faire nôtre la conclusion de Child (1913) au sujet de *Planaria velata*: «la Planaire ne s'enkyste pas spécialement parce qu'elle vit dans des pièces d'eau temporaires, elle peut vivre dans ces pièces d'eau parce qu'elle peut s'enkyster» ou, pour *F. notadana*, parce qu'elle trouve sur place une ambiance nécessaire et suffisante pour sa survie; celle-ci s'effectue au prix d'une vie latente, pendant laquelle la Planaire subit des remaniements qui peuvent entraîner une multiplication asexuée, dont il reste à définir les modalités histologiques.

RÉSUMÉ

Pendant plusieurs mois chaque année, les Planaires aquatiques (*F. notadana*) peuplant un petit gour isolé dans la grotte de La Balme, sont soumises à un assèchement complet de leur biotope; elles supportent *sur place* ce manque d'eau, en vivant à l'état latent au sein du limon argileux qui, grâce à ses qualités hygroscopiques, entretient constamment au voisinage des individus une humidité supérieure au minimum nécessaire à leur survie ($\leq 20\%$). Pendant cette période, les Planaires peuvent être siège d'une division spontanée permettant leur multiplication asexuée.

SUMMARY

During several months each year, aquatic planarians (*F. notadana*) inhabiting a small, isolated rimstone pool in the cave of La Balme are subjected to complete drying of their biotope. The worms survive this lack of water *in situ* by existing in a dormant state within the clay. Because of its hygroscopic properties, the clay maintains around them a higher degree of humidity than the 20% required for their survival. During the drought, the planarians may undergo spontaneous divisions resulting in their asexual multiplication.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCHAMP, P. DE — 1932: Turbellariés, Hirudinés, Branchiobdellidés (2^e série). *Biospeologica* LVI, Arch. Zool. Expé. et Génér., 73, 113-380.
 — 1937: Nouvelles diagnoses de Tricladés obscuricoles. *Bull. Soc. Zool. France*, 42, 265-272.
 — 1949: Turbellariés (3^e série). *Biospeologica* LXIX, Arch. Zool. Expé. et Génér., 86, N. et R. n° 2, 50-65.
 — 1961: Classe des Turbellariés. *Turbellaria* (Ehrenberg, 1831), in P.-P. Grassé, *Traité de Zoologie*, IV, 1, Paris, 35-212.
 CHILD, C. M. — 1913: The asexual cycle of *Planaria velata* in relation to senescence and rejuvenescence. *Biol. Bull.*, 25, 3, 181-203.
 GINET, R. — 1951: Etude écologique de la grotte de La Balme (Isère). *Bull. Biol. France et Belgique*, 85, 4, 422-447.
 — 1952: La grotte de La Balme (Isère). Topographie et faune. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 21, 1/2, 4-47 et 27-30.
 — 1955: Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglodytes du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers; relations avec le limon argileux. *Bull. Soc. Zool. France*, 80, 5/6, 332-349, 1 pl.
 — 1960: Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéleo.*, 15, 1/2, 1-254, 5 pl.
 — 1961: Faune cavernicole du Jura Méridional et des Chaînes Subalpines dauphinoises. II. Contribution à la connaissance des Invertébrés. *Ann. Spéleo.*, 16, 3, 303-325, 1 pl.
 GINET, R., et DAVID, J. — 1963: Présence de *Niphargus* (Amphipode Gammaridé) dans certaines eaux épigées des forêts de la Dombes (département de l'Ain, France). *Vie et Milieu*, 14, 2, 299-310, 1 pl.
 GOUNOT, A. M. — 1960: Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés). *Ann. Spéleo.*, 15, 3, 501-526.

- MESTROY, M. — 1962: Un nouveau milieu aquatique souterrain: le biotope hypotelmiorhénique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 254, 14, 2677-2679.
- SEKERA, E. — 1909: 1. Einige Beiträge zur Lebensweise von *Planaria vitia* Dugès. *Zool. Anz.*, 34, 6, 161-164.

EXPLICATIONS DES PLANCHES 47 (1)-49 (3)

PLANCHE 47 (1) Biotope de *Fonticola notadena*

1. Vue générale de la «Grande Coupole» dans la grotte de La Balme (Isère), prise d'une plateforme supérieure située à quelques mètres sous la voûte. *a*: vers l'extérieur (à environ 100 m. par la «Galerie d'Entrée»); *b*: le «Massif Central» (vu de dessus); *c*: gour de *F. notadena* (le personnage à droite permet d'apprécier les dimensions); *d*: récipients destinés à collecter le suintement tombant de la voûte (*cf.* le texte).

2. Vue rapprochée du gour limoneux (*a*) hébergeant *F. notadena*; l'escalier (*b*) donne l'échelle des dimensions; *c*: niveau maximum de l'eau (ici absente).

PLANCHE 48 (2)

1. Un individu de *Fonticola notadena* (cercle noir) en vie ralentie aérienne sur substrat argileux; une portion du limon a été enlevée autour de l'individu; sa fissuration donne une idée de son dessèchement. On aperçoit distinctement la division encore incomplète, en trois parties, de l'individu initial.

2. *F. notadena* après remplissage de son récipient au terme d'une période d'assèchement (aquarium vertical plat); *a*: surface de l'eau; *b*: limon argileux; *c*: lobes céphaliques; *g*: gonopore. Cet individu n'a pas subi de fragmentation et présente donc un aspect et une taille normaux d'adulte.

3. et 4.: individu issu de la fragmentation d'une Planaire, au moment de la remise en eau du récipient; la régénération est encore incomplète; l'animal est difforme, quoiqu'actif, ce que montrent ces deux clichés pris à quelques secondes d'intervalle. *a*: tête; *b*: pharynx; *c*: région postérieure.

5. *F. notadena* exondée sur un fragment de papier-filtre humide. Aucune enveloppe muqueuse n'est décelable autour de l'individu, contracté sur lui-même et totalement immobile.

Le trait placé à côté de chaque chiffre représente:

— 0,5 cm. pour les clichés 1 et 2;

— 0,2 cm. pour les clichés 3, 4 et 5.

Photographies G. Saintemarie.

PLANCHE 49 (3)

Périodes de remplissage (trait noir épais) et d'assèchement (trait blanc épais) du biotope de *F. notadena* à La Balme, pendant 5 années d'observations; températures relevées (eau ou limon exondé; degrés centigrades). Le tiret indique l'absence d'observation continue.





