

Die äusserere Morphologie oder Eidonomie betrachtet die körperlichen Eigenschaften der Höhlentiere rein äusserlich. Sie stellt die Tatsachen derjenigen Abweichungen fest, welche die Höhlentiere gegenüber den oberirdisch lebenden Tieren aufweisen. Die merkwürdigen Körpergestalten, die verschiedenen Stufen der Entfärbung, die mannigfachen Stadien der Ausbildung der Lichtsinnesorgane, die wechselnde Länge der Antennen, der Beine, Sinnes-Haare, usw. bilden in erster Linie den Gegenstand der Betrachtung. Im allgemeinen bietet die gesamte Eidonomie, also die Gesamtheit der äusserlichen körperlichen Eigenschaften der Höhlentiere, der Forschung ein dankbares Feld. Die Erkenntnisse bleiben heutzutage kaum mehr bloße morphologische Tatsachen, sondern sie werden in der Systematik und Abstammungslehre verwertet.

Die Erkenntnisse der Eidonomie werden durch die innere Morphologie oder Anatomie der Höhlentiere wesentlich ergänzt, erweitert und auch vertieft. Ihr liegt die allgemeine und spezielle Erforschung der Organisation der Höhlentiere ob. Sie müsste also sämtliche Organ-Systeme und Organe anatomisch, histologisch und zytologisch untersuchen und bekannt machen. Wir sind jedoch in dieser Beziehung bisher noch sehr zurückgeblieben. Es gibt nur ganz wenige Höhlentiere, deren Anatomie gründlich erforscht ist. Der Grotten-Olm, der ja schon sehr lange bekannt ist, dürfte als solches gelten. Ueber dieses Tier existiert eine reichliche Literatur. Es verdankt aber diese Bevorzugung dem Umstand, dass es unter den europäischen Amphibien ein alleinstehendes systematisches Relikt repräsentiert.

Sonst werden am meisten nur jene Organ-Systeme und Organe anatomisch, histologisch oder zytologisch genauer untersucht, welche durch den Vorgang der Anpassung an das Höhlenleben getroffen wurden: Integument, Lichtsinnesorgane, Tast- und Geruchsorgane. Vorwiegend hat man sich mit der Rückbildung der Lichtsinnesorgane beschäftigt. In dieser Beziehung werden die Arbeiten von EIGENMANN über die Augen der höhlenbewohnenden Fische und Lurchtiere noch lange als vorbildlich gelten. Auch in der grossen Schar der Wirbellosen fehlen ähnliche Untersuchungen nicht, wie z. B. die Arbeiten von VEJDOVSKY und STRAUSS über das rückgebildete Amphipoden-Auge. Im Gebiet der Wirbellosen begegnen wir jedoch am meisten Einzeluntersuchungen, welche aber nicht auf breitere Grundlage gestellt sind. Indessen muss man zugeben und bekennen, dass dieser Umstand bei den Arthropoden eine Folge des jeweiligen Standes der Mikrotechnik war. Wir können hoffen, dass

B. Wolf: „Animalium Cavernarum Catala  
(Pars I, Berlin, 1934).

## Einleitung

von Privat-Dozent Dr. E. Dudich, Budapest.

In der nachstehenden Einleitung soll in grossen Zügen dargelegt werden, welche Bedeutung die Höhlen-Tierwelt für die verschiedenen biologischen Wissenschaften besitzt. Das Verhältnis zwischen den biologischen Forschungs-Gebieten und der Höhlen-Zoologie ist ein gegenseitiges. Einerseits liefert die Höhlen-Tierwelt den biologischen Wissenschaften ein wertvolles Material: Belege und Beweise für verschiedene Probleme und Untersuchungen; andererseits erfasst sie, an und für sich genommen, infolge der ganz speziell gearteten Lebensbedingungen ihres Biotops, besondere Probleme.

Die Organisation, das Leben, Werden und Schwinden, sowie die Verbreitung der Höhlentiere werden nur dann verständlich, wenn die Bearbeiter des Tiermaterials die Erkenntnisse der biologischen Wissenschaften berücksichtigen und gegebenenfalls auf die Höhlen-Tierwelt übertragen.

Diese Einleitung erhebt überhaupt keinen Anspruch auf die Vollständigkeit in Bezug auf die sich erbietenden Probleme. Sie will mehr nur ein Wegweiser unter den wichtigeren Fragen sein und, wo notwendig, auf die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse anweisen. Im voraus muss ich zwei Umstände bemerken. Erstens beschränkte ich mich fast ausschliesslich auf das europäische und amerikanische Kenntnis-Material und nur gelegentlich berücksichtigte ich die Verhältnisse der tropischen Höhlen. Die letzteren bilden einen Gegenstand für sich und sie können mit den Höhlen der gemässigten Zone nicht ohne weiteres verglichen werden. Zweitens ist es hervorzuheben, dass es gegenwärtig keine allgemein anerkannte und angenommene Klassifikation der biologischen Wissenschaften gibt. Infolgedessen muss man einigermaßen willkürlich verfahren und es wird auf einige vielleicht ein wenig befremdend wirken, wenn ich die Ökologie, Ethologie und Bionomie als selbständige Wissenschaften aufführe.

1) Tast-, Geruchs- und Geschmacks-Organen. — 2) Das Integument, sein Dünnerwerden, seine Entfärbung, sowie die Veränderung der Kalk-Einlagerungen bei den Krestieren. — 3) Die Atmungs-Organen, ihre Reduktion bei manchen Landtieren: die körperlichen Grundlagen der amphibischen Atmung mancher Crustaceen und *Hadesia*; die Kiemen der höhlenbewohnenden Cirolanidae und Sphaeromidae im Vergleich mit den marinen Verwandten. — 4) Die Exkretions-Organen der erwähnten Wasserasseln, ebenfalls im Vergleich mit den marinen Arten. — 5) Die Durchforschung des Organismus der Höhlentiere auf Mycetocyten und Mycetome. — 6) Die Untersuchung solcher Organen, welche nur bei Höhlentieren vorkommen, z. B. ein Organ unbekannter Funktion am Hinterleib des Männchens von *Titanethes albus*, ein besonderes Sinnes-Organ am Hinterleib von *Triphleba antricola*, usw.

Es ist klar, dass man diese Untersuchungen nicht nur an echten Höhlentieren, Eutroglobionten\*), anzustellen hat, sondern auch an Hemi-, Pseudo- und Tycho-Troglobionten. Die Anpassungs-Merkmale der Höhlentiere sind so stark phylogenetisch erblich fixiert, dass wir, obwohl die induzierenden Ursachen am meisten bekannt sind, kaum im Stande sind, ihrer Bionomie experimentell näher zu treten. Die Anpassungs-Erscheinungen der Hemi- und Pseudo-Troglobionten, sowie die eventuellen Reduktions-, Involutions- und Degenerations-Erscheinungen der Tycho-Troglobionten sind dagegen nicht erblich fixierte, im Lebenslaufe des Individuums oder im Laufe einiger Generationen entstehende und entstandene Modifikationen. Sie können also für die Bionomie der erblichen Anpassungs-Erscheinungen eventuell wertvolle Aufschlüsse geben.

Die Tatsachen, welche durch die eidonomische und anatomische Forschung festgestellt wurden, gelangen erst dann zu ihrer wahren Deutung und Bedeutung, wenn sie in der Systematik, in der Phylogenie und in der Bionomie verwertet werden. Diese drei biologischen Forschungs-Gebiete sind gerade auf die Ergebnisse der eidonomischen und anatomischen Forschung gegründet und darauf angewiesen.

Die Literatur über die Systematik der Höhlentiere ist riesig gross, sie macht den grössten Teil der biologischen Höhlen-Literatur aus. Manchmal lebt die „biologische“ Höhlen-Forschung bloss aus der Systematik. Der unermüdliche Fleiss der Höhlen-Forscher lieferte und liefert auch noch jetzt immer ein neues Material für die Systematiker, für die Spezialisten der allerverschiedensten Tier-Ordnungen und

\*) vide: DUDICH, Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle „Baradla“ in Ungarn (Speläolog. Monogr. XIII, Wien, 1932, p. 211—213).

Familien. Man denke nur an die Literatur über die Höhlenkäfer! In den Gläsern und Schubladen der Museen ist ein reichhaltiges Tiermaterial aufgestapelt, welches eine unerschöpfbare Schatzgrube von neuen Unterarten, Arten, Gattungen bildet und den bearbeitenden Forschern gute Gelegenheit bietet, ihren ordnenden Scharfblick, systematischen Sinn, ihr klassifikatorisches Talent, die phylogenetische Denkart, sowie die Weite ihres Gesichtskreises zu zeigen. Infolgedessen war und ist dieses Gebiet sehr beliebt. Seine in unendlichen Reihen erscheinenden Neuheiten und Seltenheiten werden noch sehr lange auf die Forscher eine anziehende Kraft ausüben.

Ausser diesem Arbeitsfeld können die Systematiker und die systematisch tätigen Höhlenforscher unsere komplexe Wissenschaft, die Spelaeo-Biologie auch noch auf andere Weise fördern. Sie sind im Stande, gewisse Ordnungen der Höhlen-Fauna, gewisse Gruppen in dem Rahmen des Systems zu betrachten. Durch diesen Umstand erwerben sie einen tieferen Einblick und einen weiteren Ueberblick betreffs der verwandtschaftlichen Beziehungen der höhlen-bewohnenden Arten, Gattungen und Gruppen. Dadurch wird man instand gesetzt, in dem System auf gewisse Gruppen hinzuweisen, welche infolge ihrer Organisation und Lebensweise für das Höhlenleben sozusagen vorgebildet, prädisponiert, prädestiniert sind. Bei der Frage nach der Herkunft und Abstammung der Höhlen-Fauna sind solche Hinweise von Wichtigkeit.

Die gesamte „beschreibende“ Systematik und mit ihr auch die beschreibende Systematik der Höhlentiere wird manchmal von Forschern, die eine „allgemeine“ Zoologie treiben, durch höhnisches Lächeln missachtet. Wir müssen aufrichtig gestehen und anerkennen, dass man in dieser Beziehung in der Vergangenheit ziemlich viel gesündigt hat. Die viel betadelte Systematik begnügte sich sehr oft mit gedankenfreien, trockenen, fast schematisierten Diagnosen und nichts weiter. Es ist zwar wahr, dass dieser Umstand eine natürliche Folge des eigentlichen Zwecks und der speziellen Methode der beschreibenden Systematik war, aber er dürfte nicht so stark einseitig betont und hervorgehoben werden. Andererseits aber ist die Möglichkeit gegeben, diese beanstandete Trockenheit der systematischen Schriften zu mildern. Die phylogenetische Betrachtung des Tatsachen-Materials lässt unser Forschen in ganz anderes Licht rücken, und die deszendenztheoretische Auswertung der Befunde führt uns auf neue Wege. Man darf jedoch nicht auf diesem Gebiet wieder in das andere Extrem geraten. Laienhafte Auseinandersetzungen haben auch der Phylogenie sehr viel geschadet.

die neueren Errungenschaften der Schneidetechnik, sowie diejenigen der Vitalfärbungen unsere Kenntnisse wesentlich fördern werden.

Diese Untersuchungen beziehen sich erstens auf den anatomisch-histologischen Bau der Lichtsinnes-Organen, und zwar betreffs der fortschreitenden Rückbildung, zweitens auf den Zusammenhang des Endapparates mit dem zentralen Nervensystem. Auf Grund der Ergebnisse hat man verschiedene morphologisch-anatomische Stufenreihen aufgestellt, welche die Rückbildung des Lichtsinnes-Organes sehr instruktiv zeigen. *Gammarus—Niphargus, Trechus—Aphaenops, Spelerpes—Typhlomolge, Chologaster—Troglichthys* usw. stellen die beiden Endpunkte solcher Stufenreihen dar. An dem Anfangspunkt finden wir gut ausgebildete, funktionsfähige Seh-Organen; darauf folgen die verschiedenen Stadien der fortschreitenden Rückbildung und die Reihe endet mit anatomisch- und physiologisch-blinden Arten.

Indessen müssen wir bemerken, dass die Erscheinung der Seh-Organ-Reduktion ein nicht entfernt geklärter Vorgang ist und ihre Einzelheiten sind kaum auf gemeinsamen Nenner zu bringen. Die allgemeine Organisationshöhe des betreffenden Organismus, das phylogenetische Alter des Lichtsinnes-Organes, die Stabilität oder Labilität der Art, sowie die Ethologie der Individuen spielen als hemmende oder fördernde Faktoren in dem Rückbildungsprozess eine grosse Rolle.

Für die zukünftigen Untersuchungen bildet dieses Gebiet der Höhlen-Zoologie ein überaus dankbares Feld. Die Forschungen sollten aber auf eine möglichst breite und mannigfache Grundlage gestellt und vergleichend durchgeführt sein. Unter den Würmern, Krebstieren, Tausendfüsslern, Urinsekten, Geradflüglern, Käfern, Zweiflüglern und den spinnen-artigen Tieren macht sich ein reichhaltiges Material zur Erforschung erbötig. Die zusammenfassenden Werke von HAMANN, SPANDL, CHAPPUIS und JEANNEL, sowie die unerschöpflichen Schätze der Monographie-Serie „Biospeologica“ und — last, but not least — dieses Werk gestatten in dieser Beziehung eine ausserordentlich reiche Auswahl. Allerdings verhindert die grosse Seltenheit mancher Höhlen-Tiere, dass sie solchen Untersuchungen unterworfen worden seien.

Vielleicht weniger interessant, aber ebenfalls wichtig ist die anatomisch-histologisch-zytologische Erforschung der anderen Organe und Organ-Systeme. Die Untersuchung der nachstehenden Organe auf breiter Basis vergleichend wäre erwünscht:

erblichen Anpassungs-Erscheinungen, die Standorts-Modifikationen, etc. führen uns notwendigerweise zur Erkenntnis der Variabilität, der Plastizität der Arten sowie zu dem Begriff der Anpassung. Es genügt z. B. auf die Höhlenformen von *Gonyodiscus rotundatus*, *Asellus aquaticus*, *Synurella jugoslavica*, *Quadrivisio bengalensis* usw. hinzuweisen.

Auch die spezielle Abstammungslehre findet brauchbares Material in der Höhlen-Zoologie. Die Isolation als artbildender Faktor ist für einen Höhlenforscher eine ganz auf der Hand liegende Tatsache. Der Lamarckist sieht durch ein blindes Höhlentier das Prinzip des Gebrauchs und Nichtgebrauches, ein Darwinist durch die Stufenreihe, welche von dem sehenden *Asellus aquaticus* zu dem blinden *Asellus aquaticus cavernicola* führt, die allmählich fortschreitende Anpassung erwiesen. Auch für die Orthogenese, Epistase und Heterepistase usw. lassen sich Beispiele aus der Höhlen-Zoologie aufführen. Die Mutationslehre ist mit den bisherigen Tatsachen und Erfahrungen der Höhlen-Zoologie ein wenig schwer in Einklang zu bringen. Es ist jedoch hervorzuheben, dass die Entstehung blinder Formen durch Mutation, wie die blühende *Drosophila*-Forschung beweist, nicht von der Hand zu weisen ist.

In der Arten-Systematik, sowie bei der Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten spielt die phylogenetische Bewertung der verschiedenen körperlichen Eigenschaften und Merkmale eine grosse Rolle. Primärer und sekundärer Zustand sind manchmal ganz auf der Hand liegend, sehr oft jedoch äusserst schwer zu entscheiden. Allerlei eidonomische und anatomische Eigenschaften und Merkmale, seien sie noch so subtil, geringfügig oder minutiös, können durch geschickte und gründliche phylogenetische Erwägung hohen systematisch-phylogenetischen Wert erwerben. Was in einem Organismus von den Ahnen übernommen, was während der Artbildung erworben wurde, wird ebenfalls durch die phylogenetische Forschung entschieden. Die phylogenetische Betrachtung der allgemeinen Organisations-Verhältnisse und die der verwandtschaftlichen Beziehungen haben zu der Auffassung geführt, dass die Höhlen mehrere, insbesondere wasserlebende, systematische Relikte, „living fossils“ beherbergen, wie z. B. *Proteus*, *Troglochaeta*, *Bathynella* usw.

Indessen mit der Zeit hat man erlernt, dass die Ableitung, das Abstammen-Lassen gar keine so einfache Sache ist, wie man dies früher z. B. im Falle von *Gammarus* und *Niphargus*, *Asellus aquaticus* und *Asellus cavaticus*, *Trechus* und *Anophthalmus* sich vorstellte. Die Forscher sind, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, immer nur von rezenten Arten

Bei dem Suchen nach den „Ancestralen“ steigt die lebhafteste Phantasie mancher Phylogenetiker bis zu den tiefsten fossilführenden Schichten hinab oder bei der Erklärung der Anpassung der Höhlen-Käfer fliegt ihr Pegasus bis zu dem Urnebel zurück.

Warum könnte man nicht eine vernünftige „aurea mediocritas“ einhalten? Die höhlen-zoologische Literatur weist zwei grossangelegte Monographien auf, welche in dieser Hinsicht als mustergültig und vorbildlich gelten können. Es handelt sich um die Monographien von JEANNEL über die Bathysciinae (1924) und über die Trechinae (1926—1930). Dieser Grossmeister der Spelaeo-Zoologie hat uns in seinen Werken ein glückliches Musterbeispiel für die deskriptiv-vergleichend morphologisch-systematisch-phylogenetische Arbeitsweise geschenkt.

Die Abstammungslehre oder Phylogenie ist ja tatsächlich für das Verstehen der Höhlen-Tierwelt äusserst wichtig. Es sind die gesamte Höhlen-Fauna, ihr Wesen und Leben, Werden und Schwinden, Ausbreitung und Verbreitung, wie die Eigenschaften und Merkmale der Arten für deszendenztheoretische Betrachtungen äusserst geeignet. Man begegnet hier verschiedenen bizarren und absonderlichen Gestalten, Rückbildungen, Hypertrophien gewisser Organe, Depigmentation, merkwürdigen verwandtschaftlichen Beziehungen, auffallenden Verbreitungstatsachen, usw., lauter Erscheinungen, welche die phylogenetische Betrachtung gerade herausfordern und nur mittels des alles durchdringenden Gedankens der Stammes-Entwicklung, Evolution verständlich werden.

Die allgemeine Abstammungslehre kann in der Organisation der Höhlentiere schöne Beweise für ihre Sätze finden. Die morphologischen Stufenreihen der fortschreitenden Depigmentation und die der allmählichen Rudimentation der Lichtsinnes-Organe, die Hypertrophie der Tangorezeptoren, Verlängerung der Antennen, Beine usw. sind schlagende Beweise für die Idee der Evolution und für die Anpassung. Die ontogenetische Entwicklung der rudimentären Seh-Organe gewisser Wirbeltiere ist ebenfalls ein guter Beweis für die Abstammung und für die degenerative Evolution. Die Ergebnisse der Experimente von KAMMERER mit dem Auge von *Proteus* wurden von manchen Forschern gegen das DOLLO'sche Gesetz über die Unumkehrbarkeit (Irreversibilität) der Entwicklung ausgenützt, und als Beweise für die Möglichkeit der Umkehrbarkeit (Reversibilität) der Entwicklung, für eine Epistrophogenese, betrachtet. Die höhlen-bewohnenden Varietäten der sonst oberirdisch lebenden Arten, die Hemi- und Pseudo-Troglobionten mit ihren nicht

Einleitung.

ausgegangen. Dieser Umstand bringt eine verhängnisvolle Fehlerquelle mit sich. Die durch eingehende morphologische, eventuell anatomische, und systematische Studien sich ergebenden morphologischen Stufenreihen und verwandtschaftlichen Feststellungen sind nicht ohne weiteres als genetische Reihen (Ahnenreihen), genetische Verwandtschaft, Stammformen, Ancestralen, usw. zu betrachten; um so weniger ist es berechtigt, sie in Stammbäume umzuwandeln. Man lässt sehr oft ausser acht, dass nur ein Gipfelschnitt des Stammbaumes vor uns liegt, geschnitten durch die geologische Gegenwart, die Jetztzeit. Es werden viele voneinander unabhängige genetischen Reihen getroffen, deren Schnittpunkte die rezenten systematischen Einheiten darstellen. Diese Schnittpunkte sind einander nicht sub- oder super-, sondern adordiniert, beigeordnet und das Suchen der Abstammungs-Verhältnisse in wagerechter Richtung ist zwecklos, weil unlogisch. Die genetischen Verwandtschaftslinien können nur in der geologischen Vergangenheit konvergieren, infolgedessen können die aus rezenten Formen zusammengestellten Stufenreihen keine wahren Konvergenz-Punkte aufweisen. Diese Stufenreihen entbehren vollständig des wichtigen Moments des zeitlichen Nacheinanders, das uns allein berechtigt, die morphologischen Uebergänge als Stufen, Stadien eines progressiven oder regressiven Entwicklungsvorganges zu betrachten. Diese Reihen sind also keine wahren Ahnenreihen, wie sie von den Forschern angesehen werden, sondern bloß morphologische Stufenreihen, welche die successive Spezialisierung eines Merkmals, die allgemeinen Stadien einer Organ-Entwicklung oder Rückbildung darstellen, ohne jedoch mit der Genetik, mit der artlichen oder generischen Evolution zusammenzufallen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Spezialisierung und die Adordination der Merkmale im Laufe der Evolution der Art oder Gattung im ähnlichen Sinne stattgefunden haben; dies wäre jedoch nur palaeontologisch beweisbar. Dieser wichtige Beweis fehlt bis heute.

Im Sinne des oben Gesagten gibt die Höhlen-Fauna den Deszendenz-Theoretikern eine Reihe von Fragen auf, z. B.:

- 1) Die Frage nach den Urformen, Stammformen, Ancestralen der einzelnen höhlen-bewohnenden Arten und Gattungen, also die Abstammung.
- 2) Die Frage nach dem phylogenetischen Wert der speziellen körperlichen Eigenschaften der Arten. Was wurde von den Ahnen vererbt (Archaeo-Formation), und was wurde während der Artbildung, während des Höhlenlebens erworben (Neo-Formation)?

vollen Höhlen-Monographien in Europa, Nordamerika und in Asien. Diese sind die Grundlagen der Höhlen-Faunistik, die Bausteine für die Zoogeographie. Wir kennen einige zusammenfassende Abhandlungen über die gesamte Höhlen-Fauna gewisser Länder. Unter den Arbeiten solcher Natur muss ich wieder das Werk von JEANNEL über die Höhlen-Fauna Frankreichs hervorheben. Die Wasser-Tierwelt der Höhlen erfuhr in der neuesten Zeit zwei tüchtige Bearbeitungen (SPANDL, CHAPPUIS). Und die Unternehmung von B. WOLF stellt für uns ein Werk von fundamentaler Bedeutung dar, welches gewiss viele Jahrzehnte lang für die Zoogeographen als Hauptquelle über Höhlentiere dienen wird.

Die Produkte der Höhlen-Faunistik tragen, von einigen Ausnahmen abgesehen, alle das Gepräge der „extensiven“ Höhlen-Forschung an sich, deren Mängel von mir anderorts\*) hervorgehoben wurden.

Die vergleichende statistische Tier-Geographie basiert sich auf die Ergebnisse der Höhlen-Faunistik. Sie gelangt zur Feststellung der hochgradigen Individualität der Höhlen-Faunen, der Selbständigkeit der Höhlen-Gebiete und anderseits findet sie verbindende, oft recht verblüffende Beziehungen unter den letzteren. Sie weist auf den Verwandtschaftsgrad der Höhlen-Faunen mit der oberirdischen Fauna der Umgebung hin, hebt die endemischen Tiergruppen verschiedener Höhlen-Gebiete hervor und konstatiert das Fehlen gewisser Tiergruppen in manchen Höhlen-Faunen.

So wird ein biogeographisches Bild über die Fauna der Höhlen erzielt. Die einzelnen Züge dieses Bildes ihrer Entwicklungs-Geschichte nach zu erklären, wäre die Aufgabe der ökologischen und genetischen Tier-Geographie.

Die Grundgedanken einer ökologischen Tier-Geographie der Höhlentiere finden wir in der „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage“ von HESSE (1924) erörtert. Dieser Zweig der Höhlen-Zoogeographie ist in seiner Entwicklung sehr zurückgeblieben, weil, wie wir sehen werden, die Oekologie selbst sich gegenwärtig in einem sehr vernachlässigten Zustand befindet.

In der genetischen Tier-Geographie der Höhlentiere ist als entscheidender Faktor die Eiszeit zu nennen, deren Einwirkung aus die europäische Höhlen-Fauna unlängst (1932) durch Dr. K. HOLDHAUS in einer äusserst gründlichen und gediegenen Studie auseinandergesetzt wurde.

Das Vorkommen von höhlen-bewohnenden Arten in weit entfernten Höhlen-Gebieten, die Ausbreitung und Verbreitung der Arten höhlen-bewohnenden Gattungen, die zerstreute Verbreitung gewisser höhlen-bewohnender Tier-

\*) vide: Speläolog. Jahrbuch, XIII—XIV, 1932—33, p. 58.

Gruppen, das Vorkommen und die Verbreitung der Relikte, abgesprengte Höhlen-Vorkommnisse südlicher oder nördlicher Arten und andere Tatsachen der Verbreitung bieten viele Gelegenheiten für die Anwendung der Palaeo-Geographie in dem Erklärungs-Versuch. Einstige Land-Verbindungen, Landbrücken, Meeres-Transgressionen, versunkene Festländer, verschollene Gebirge, Kontinental-Verschiebung, Pendulations-Theorie, ehemalige Flüsse, Entwicklung des Wasser-netzes, Wanderungen hin und her, Klima-Änderungen, usw. können zur Erklärung herangezogen werden. Auch die schönsten, mit der grössten Sorgfalt und Umsicht ausgearbeiteten Erklärungs-Versuche haben jedoch einen Erbfehler, nämlich die meistens sehr ungenügende Explorierung sehr grosser Gebiete und Zwischengebiete. Ein einziger Fund kann die geistreichste Theorie umstossen. Es wird immer auf mehr oder minder Unsicheres, Unbestimmtes, Theoretisches, Hypothetisches, Unsolides gebaut, hauptsächlich aber auf Unkontrollierbares. Dieser Umstand bringt es mit sich, dass diese Hypothesen zwar sehr genial sein können, jedoch äusserst wenig wirklich Positives enthalten. Trotzdem sind sie für den forschenden Geist unentbehrlich und für die Weiter-Entwicklung der Wissenschaft notwendig, weil sie eine — wenn auch vorübergehende und unvollkommene — Antwort auf die brennende Frage „Warum?“ geben.

Eidonomie, Anatomie, Systematik und Phylogenie, sowie die Zoogeographie können in Rahmen der Spelaeo-Zoologie als blühende Forschungs-Gebiete bezeichnet werden. Das Uebergewicht der Untersuchungen dieser Natur wirkte auf andere Forschungs-Gebiete der Biologie nachteilig. Oekologie, Ethologie, Physiologie, Ontogenie, Vererbungslehre, Bionomie und Bio-Soziologie blieben gegenüber den oben erwähnten Wissenschaften sehr stark zurück. Diese stiefmütterliche Behandlung scheint uns um so merkwürdiger und unverständlicher, weil die erwünschten und zu erzielenden Ergebnisse dieser Wissenschaften äusserst viel zu dem Verständnis der Ergebnisse anderer Forschungen und des Gesamtlebens der Höhlen-Tierwelt hätten beitragen können. Dieser Zustand ist sonst meines Erachtens die unausbleibliche Folge der „extensiven“ Höhlen-Forschung, demgegenüber ich die „intensive“ Höhlen-Forschung nachdrücklich betonte.\*)

Die ganze Spelaeo-Zoologie, sogar die gesamte Spelaeo-Biologie, verdankt ihre Existenz der Eigenart des Höhlenmilieus. Die Gesamtheit der terrestrischen und hydrischen

\*) vide: Speläolog. Jahrb. XIII—XIV, 1932—33, p. 53—60.

3. Wie sind die Neo-Formationen entstanden? Durch Anpassung oder durch Mutation? Durch allmähliche, langsame Anpassung oder plötzlich z. B. durch Gen-Ausfall?
- 4) Wie sind überhaupt die Höhlen-Faunen, als solche, zustande gekommen, woher sind sie abzuleiten? Sind sie aus terricolen, muscicolen, micro-cavernicolen, stygicolen, bezw. marinen Lebensgemeinschaften hervorgegangen? Gibt es nicht präformierte, für das Höhlenleben prädestinierte Tiergruppen?
- 5) Wie sind die Tiere in die Höhlen geraten? Durch passive Verschleppung, aktive Einwanderung aus der Oberwelt oder durch Ueberwanderung aus den angrenzenden Biotopen?
- 6) Welche Umwelts-Faktoren trieben die Tiere in die Höhlen?
- 7) Wann sind die Anpassungs-Merkmale entstanden, vor oder während des Höhlenlebens?
- 8) Die Altersfrage der Höhlen-Faunen: das Alter der Höhle und das der Fauna; die Zeit der Entstehung der Fauna; ob die Faunen-Elemente gleichaltrig sind; das Stadium der Anpassungen und das Alter der Fauna; die Entwicklung, die Succession der Fauna im Laufe der Höhlen-Entwicklung.
- 9) Die Beziehung der Höhlen-Fauna zu nicht mehr existierenden Faunen; systematische und erdgeschichtliche Relikte in der Höhlen-Fauna; die wasserlebenden Höhlentiere in Bezug auf die Hypothese von MAC CALLUM; die Beziehung der Höhlen-Tierwelt zur Eiszeit, tertiäre und eiszeitliche Relikte in der Höhlen-Fauna.

Das sind alles Fragen, für deren Lösung schon viel Kopfzerbrechen geschah, noch mehr Papier und Tinte verbraucht wurde. Man hat im Interesse der Lösung dieser Fragen auch das Kenntnis-Material der Oekologie, Ethologie, Zoo-Geographie, Palaeo-Geographie und Palaeontologie herangezogen und mitverwertet und wir sind trotzdem kaum über die Vermutungen hinaus.

Die systematischen und phylogenetischen Fragen der Höhlen-Zoologie sind fast untrennbar mit der Zoogeographie verknüpft. Die Höhlen-Forschung produziert nicht nur systematische Arbeiten, Neubeschreibungen, sondern auch mehr oder minder umfangreiche und artenreiche Faunen-Verzeichnisse der einzelnen Höhlen. Unzählig sind die kleineren Studien, Faunen-Listen über die Tierwelt verschiedener Höhlen, welche durch die mehr oder minder extensive Höhlen-Forschung erzielt wurden. Es gibt auch manche wert-

versuche von SACHS (1930) und durch die Untersuchungen von SCHREIBER (1932) über die Neotenie der kiementragenden Schwanzlurche schon angebahnt ist.

Ueber die Ontogenie der Höhlentiere sind wir ziemlich ungenügend unterrichtet. Die Entwicklung der Wirbeltiere ist unverhältnismässig besser erforscht als die der Wirbellosen. Mit den verschiedenen Stadien von *Proteus* hat KAMMERER interessante Versuche angestellt und wichtige Resultate erzielt. Diese beziehen sich einerseits auf die Abhängigkeit des Fortpflanzungs-Modus von der Temperatur, andererseits auf die Wieder-Entwicklung des Auges auf Lichtreize. Die Ergebnisse, dass nämlich *Proteus* bei gewisser Temperatur Eier legt, bei einer anderen dagegen lebendig gebärend ist, und dass der Rückbildungs-Prozess des Auges durch Lichtreiz nicht nur zum Stehen gebracht werden kann, sondern dass die Entwicklung in progressiver Richtung umkehrbar ist, sind von sehr hoher prinzipieller Bedeutung.

Die embryonale und post-embryonale Entwicklung der zahlreichen Wirbellosen ist so gut wie gar nicht bekannt. Die Zahl der beschriebenen Käferlarven, im Verhältnis zu den bekannten Arten, ist verschwindend klein. Die Anamorphose der Diplopoden, Hemianamorphose der Lithobiiden, Epimorphose der Dipluren, Kollembolen, Isopoden, Amphipoden, Metamorphose der meisten holometabolen Höhlen-Insekten usw. sind nicht nur an und für sich wichtig und interessant, sondern sie können auch zur Erklärung anderer Tatsachen sehr viel beitragen.

Die Züchtung der Nachkommenschaft von Höhlentieren im verschieden-farbigem Licht könnte eventuell wichtige Aufschlüsse über die Umkehrbarkeit oder Unumkehrbarkeit der Entwicklung geben. Auch die so oft behauptete Aperiodizität der Fortpflanzung bedarf noch einer methodischen, experimentellen Erforschung.

Die ontogenetischen Untersuchungen leiten naturgemäss zu der Vererbungslehre hinüber, ein Gebiet der Höhlen-Zoologie, welches noch vollkommen brach liegt. Die Vererbungs-Versuche sind in ultima analysi berufen, aufzuklären, welcher Natur die Anpassungs-Erscheinungen der Höhlentiere eigentlich sind.

Wir können hoffen, dass diese vernachlässigten Gebiete der Höhlen-Zoologie in der Zukunft mehr Forscher, mehr Bearbeiter unter den Speläologen aufweisen werden. Das Aufblühen dieser Forschungs-Gebiete zu fördern, ist die speläo-biologische Station zu Postumia berufen.\*)

\*) vide: DUDICH: Die speläobiologische Station zu Postumia und ihre Bedeutung für die Höhlenkunde (Speläolog. Jahrb. XIII—XIV, 1932—33, p. 51—65).

gemeine Angaben: „eurytherm, stenotherm, photophob, lucifug, stenohygr,“ usw. Diese Bezeichnungen sind jedoch nicht etwa auf Grund methodisch ausgeführter Untersuchungen experimentell gewonnene, exakte, zahlenmässige Angaben, sondern mehr aus der physikalischen Natur der Biochoren, d. h. der Höhle, abstrahierte, deduzierte Behauptungen. Die experimentelle Grundlage fehlt fast immer. Wo zahlenmässige Daten doch vorhanden sind, mangelt es an der so notwendigen Methodik.

Diese Lücke in dem Fundament der Höhlen-Biologie wäre dringend auszufüllen, sonst wächst unsere Wissenschaft zu einer Pyramide, welche auf ihrer Spitze steht. Wenn aber irgendwo, so hier, auf diesem Gebiet müssen wir die Worte von Prof. Dr. O. ABEL\*) beherzigen:

„Ueberhaupt müssen wir uns klar darüber werden, dass wir mit diesem Dilettantismus in den wissenschaftlichen Untersuchungen der Höhlen aufräumen müssen.“

Die Hilfswissenschaften, welche wir zu dieser ziemlich verwickelten Forschung heranziehen müssen, sind betreffs ihrer Untersuchungs-Methodik und Technik so hoch entwickelt, dass sie jeglichen Ansprüchen zu entsprechen imstande sind.

Es steht auch mit der Ethologie der Höhlen-Tiere nicht besser, obwohl die Lebens-Gewohnheiten dieser Tiere, infolge der Eigenartigkeit ihres Biochor, eine erhöhte Aufmerksamkeit und ein grösseres Interesse verdienen würden. Die Ethologie der Tiere, das Benehmen, die Reaktionen der Tiere gegenüber der unbelebten (Höhlenmilieu) und lebenden (Nahrung, Feind, Geschlechts-Partner, Nachkommenschaft) Umwelt sind zu erforschen. Sie bildet ein ungemein grosses und äusserst anziehendes Forschungsgebiet, welches mit der Ökologie oft, jedoch mit Unrecht, zu der „Biologie der Tiere“ zusammengefasst wird.

Was wissen wir über dieses Gebiet der Höhlen-Zoologie? Ausser einigen sehr verdienstvollen Ausnahmen verfügen wir fast ausschliesslich über accidentelle Beobachtungen. Die Höhlen-Forscher sind selbst schuld daran, dass die Höhlen-Tierwelt in dem wunderschönen Buch von DOFLEIN, „Das Tier als Glied im Naturganzen“\*\*) so wenig Berücksichtigung erfahren hat. Dies ist um so mehr bedauerlich, weil das Leben der Höhlentiere gar nicht minder interessant ist als das der oberirdischen Tiere. Das Leben und Wirken, die Lebens-Gewohnheiten der Höhlen-Tiere, z. B. Auswahl des Wohnortes, Bewegung und Ortswechsel, Nahrung und Ernährung, Angriff und Schutz, Ruhe und Aktivität, Geschlechtsleben

\*) vide: Ber. d. Bundeshöhlenkommission, II, Wien, 1921, p. 107.

\*\*) vide HESSE & DOFLEIN: „Tierbau und Tierleben“, II, 1914.

Lebensbedingungen der Höhle bildet einen ökologischen Faktoren-Komplex, der so eigenartig ist, dass er der Höhle als solcher eine Sonderstellung unter den besiedelten Biochoren der Lebens-Sphäre sichert. Für die vielen morphologischen und physiologischen Merkwürdigkeiten der Höhlentiere wird auch noch heutzutage nach der herrschenden Auffassung das Höhlenmilieu verantwortlich gemacht.

Nun ist es geradezu verblüffend, wenn man erfährt, wie wenig und ungenügend das Höhlenmilieu und die spezielle Ökologie der Höhlen-Tiere erforscht sind. Den Gegenstand der Ökologie bildet die Erforschung der allgemeinen, physikalischen und chemischen Verhältnisse der Biochoren, in unserem Falle die der Höhle, ferner die Feststellung der speziellen Umwelts-Verhältnisse und ökologischen Ansprüche des Tieres, kurz: die Umwelt des Tieres und deren Einwirkung auf das Tier.

In der reichen speläologischen Literatur findet man nur einige wenige Autoren, welche sich die Mühe nahmen, das Höhlenmilieu in Einzelfaktoren zu zerlegen und diese Faktoren auch zahlenmässig zu erfassen. Noch seltener sind die durch längere Zeit systematisch und methodisch durchgeführten Untersuchungen.

Für das Verstehen der Organisation der Höhlen-Tiere ist meiner Ansicht nach die genaue Kenntnis des Höhlenmilieus, die der unbelebten und belebten Umwelt der Höhlentiere, eine unerlässliche Voraussetzung. Wir dürfen durchaus nicht über eine kausale Erforschung der Höhlen-Tierwelt sprechen, so lange die Ökologie der Höhlen-Tiere so arg vernachlässigt ist. Licht- und Bodenverhältnisse, Temperatur, Feuchtigkeit, Chemismus und mechanische Zusammensetzung des Bodens, Lufttemperatur, relative Feuchtigkeit, Verdunstung, Luftbewegung, Temperatur, Physik und Chemie des Wassers, Nahrungsverhältnisse usw. müssten genau bekannt sein. Nur so werden wir zu einer kausal-ökologischen Höhlen-Biologie fortschreiten können.

Neben diesen allgemeinen, streng genommen mehr physikalisch-geographischen Erkenntnissen über das Höhlenmilieu ist auch die spezielle Ökologie, die Autoökologie der einzelnen Arten ebenfalls zu erforschen. Durch Beobachtung und Experiment wären die ökologischen Ansprüche der Arten, also die optimalen Werte und die Toleranz-Grenzen (untere: Minimum, obere: Maximum) der lebenswichtigen Umwelts-Faktoren für jede Art genau zu ermitteln. Augenblicklich ist die Lage die, dass wir, abgesehen von ganz verschwindenden Ausnahmen, die ökologischen Ansprüche, die Toleranz-Grenzen, den Grad der ökologischen Valenz der Höhlen-Tiere überhaupt nicht kennen. In der Literatur findet man überall all-

und Fortpflanzung, Soziabilität und Brutpflege, Lebensdauer und die Generationen, Symbiose und Parasitismus, Synökologie und Kommensalismus usw. könnten viele sehr interessante Beispiele liefern.

Es ist noch hervorzuheben, dass eine rationelle und befriedigende Klassifikation der Höhlen-Tierwelt ohne eingehende Kenntnisse über die Ökologie und Ethologie der Tiere nicht durchführbar ist.

Noch mehr vernachlässigt ist die *Physiologie* der Höhlen-Tiere, obwohl sie nicht nur im Vergleich mit den oberirdischen Arten, sondern auch an und für sich interessante Probleme bietet. Einige davon seien hier hervorgehoben.

Die Sinnes-Physiologie der blinden Tiere und die der Höhlen-Formen sonst oberirdisch lebender Arten, im Vergleich mit den oberirdischen Verwandten, kann ein Streiflicht auf den Kampf ums Dasein in der Höhle werfen. — Inwieweit die RGT-Regel in dem Stoffwechsel der Höhlen-Tiere sich geltend macht, wäre auch zu untersuchen. — In der Ernährungs-Physiologie wissen wir nichts über die Versorgung mit Vitaminen und über die eventuellen Darm-Symbionten. — Die Atmungs-Physiologie der amphibisch lebenden Arten, z. B. *Titanethes albus*, *Hadesia* usw. ist vollständig unbekannt. — Ueber die Einwirkung der verschiedenen Strahlungen wissen wir sehr wenig, obwohl CORTESE und MERKER den Weg schon angebahnt haben. Insbesondere wären eingehende Untersuchungen über die Wirkung der ultravioletten Strahlen sehr erwünscht. Es ist eine bekannte Tatsache, dass depigmentierte Höhlentiere, ans Sonnenlicht gebracht, bald absterben. Diese deletäre Wirkung des Sonnenlichtes wird heutzutage mit der Annahme erklärt, dass die sehr stenohygen Tiere infolge des rapiden Herabsinkens der Luftfeuchtigkeit zugrunde gehen. Die Tatsache wäre durch methodische Experimente aufzuklären. Ich glaube mehr, dass diese Erscheinung in der Biochemie ihre Erklärung findet, und zwar ist sie der Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Eiweisskörper zuzuschreiben. Die Eiweisskörper zeigen nämlich eine Lichtreaktion, d. i. sie koagulieren unter der Wirkung der kurzwelligigen Strahlen. — Die Depigmentierung, d. i. Abbau der Pigmente unter dem Einfluss der Abwesenheit des Lichtes, wäre biochemisch ebenfalls zu untersuchen. — Die unbestimmten Begriffe der Stenothermie, Stenohygie, Stenophobie und Eurychronie sind auf solide, experimentelle Grundlage zu stellen. — Die Osmo-Regulation der Wassertiere mariner Herkunft (z. B. Cirolanidae, Sphaeromidae) im Vergleich mit den marinen Verwandten könnte auch erforscht werden. — Die Hormon-Wirkungen sind ebenfalls kaum bekannt, obwohl der Weg in dieser Richtung durch die Umwandlungs-

Weise erfassbar sind. Ueber Ergebnisse zu sprechen, wäre verfrüht, da bisher nur die Aggteleker Tropfsteinhöhle in Ungarn unter diesem Gesichtspunkt erforscht wurde. Der Ernährungs-Biologie der Höhle kann man nur mittels dieser Methode etwas näher treten. Für die allgemeine Biologie ist es von Wichtigkeit, dass sehr interessante Beziehungen zwischen den Phyto- und Zoo-Biozönosen der Höhle nachgewiesen wurden. Auf diesem Grund habe ich eine Klassifikation der Höhlen vorgeschlagen.\*)

---

Die aufgeführten Beispiele zeigen auf klarste Weise, dass die Spelaeo-Zoologie genügend viele Probleme für die sämtlichen biologischen Forschungs-Gebiete zu bieten imstande ist. Die letzteren sind innerhalb der Spelaeo-Zoologie sehr ungleichmässig entwickelt. Die Aufgabe der Zukunft wäre, diese Ungleichmässigkeit unter den biologischen Forschungs-Gebieten auszugleichen.

---

\*) vide: DUDICH: Die Klassifikation der Höhlen auf biologischer Grundlage (Mitt. üb. Höhlen- u. Karstforschung, 1933, H. 3, p. 35—43).

---

Auf die Ergebnisse der bisher besprochenen Forschungsgebiete müsste die Bionomie ihr Erkenntnis-Gebäude aufbauen. Die Bionomie ist die Wissenschaft, welche die ursächliche Erklärung der körperlichen Eigenschaften, also die Entstehung der Merkmale aufzuklären versucht. Ihr fällt also die schwere Aufgabe zu, die lange Kette der Ursachen und Bedingungen aufzudecken, welche „verursachen“, „bedingen“, dass ein Organ, ein Körperteil so gestaltet, geformt, organisiert ist, wie dies eben von der morphologischen Forschung festgestellt wird. Die Bionomie ist also auch noch speziell berufen, die Anpassungs-Merkmale der Höhlentiere hinreichend sinnfällig zu erklären.

Die Aufgabe ist sehr schwer und auch bisher nicht gelöst. Eine befriedigende Antwort ist ja heutzutage nicht möglich. Die morphologische Grundlage ist zwar gegeben, sie ist sogar schön breit, mannigfaltig. Zu der Weiterarbeit fehlen jedoch die sicheren Grundlagen. Abgesehen von den vielen Unbestimmtheiten, Unsicherheiten und Meinungs-Ver-schiedenheiten, welche dem Begriff „Anpassung“ anhaften, müsste der Bionomiker die Ökologie, Ethologie, Physiologie, Ontogenie und Vererbungslehre des betreffenden Tieres genau kennen. Ohne diese Kenntnisse ist eine befriedigende Erklärung für die Gestaltung (Gestalt und Struktur) und für die Funktion gar nicht möglich. Und, wie wir oben sehen, sind diese Forschungs-Gebiete arg vernachlässigt. Bis diese Lücke nicht gefüllt ist, bleiben sämtliche Erklärungen der Augen-Rückbildung, Blindheit, Kompensation durch Tango-rezeptoren, Flügellosigkeit, Physogastrie usw. nur Erklä-rungs-Versuche. Die Arbeiten von VIRÉ und KAMMERER lassen vermuten, dass der Weg zu diesen Erkenntnissen der experimentelle sein soll.

Zum Schluss will ich nicht versäumen, noch auf ein Ge-biet der Höhlen-Biologie hinzuweisen, welches nicht mehr zu der gewöhnlichen Biologie, welche eine Idiobiotik darstellt, sondern zu der Biozönotik gehört. Es handelt sich um die Bio-Soziologie oder Biozönologie, welche nicht die einzelnen Höhlentiere, wie die Idiobiotik, sondern die ge-samte Besiedlung der Höhle, als solche berücksichtigt und erforscht. Die Begriffe und Methoden der oberirdischen Bio-Soziologie können auf die Höhlen-Biozönologie übertragen werden. Die Bio-Soziologie vermag, im Gegensatz zu der Bo-tanik, mit ihren Methoden in der Zoologie nur sehr langsam durchzudringen. Dies gilt selbstverständlich für die Höhlen-Zoologie in erhöhtem Maße. Früher oder später muss jedoch diese Forschungs-Richtung mehr und mehr angewendet wer-den, weil die Gesamtheit der Höhlen-Lebewelt, die Besied-lung der Biotope und ihre Gesetzmässigkeiten erst auf diese