Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

DIE GRÜNE PFLANZENWELT DER HÖHLEN

I. TEIL

MATERIALIEN ZUR SYSTEMATIK, MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER GRÜNEN HÖHLENVEGETATION UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG IHRES LICHTGENUSSES

VON

DR. LUDWIG LÄMMERMAYR

K. K. GYMNASIALPROFESSOR IN LEOBEN

Mit 5 Textfiguren.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 3. FEBRUAR 1911.

In absolutem Dunkel ist eine Vegetation grüner Pflanzen, nach unserer Auffassung der Assimilation ausgeschlossen. Für *Halosphaera viridis*, diese noch in 2000 *m* Tiefe des Mittelmeeres aufgefundene grüne Alge, nimmt Haeckel an, daß ihr noch das Licht der bathybischen Leuchttiere genüge. Wenn Forel im Genfersee in 60 *m* Tiefe ein Moos (*Thamnium alopecurum* var. *Lemani*) fand, so hat man dabei an durch Strömungen fortgerissene oder untergesunkene, eventuell eine Ruheperiode durchmachende Individuen gedacht, obwohl ich eine Lichtwirkung in dieser Tiefe nicht für ausgeschlossen halte. De Vries, der in den dunklen Räumen der Rotterdamer Wasserleitung nebst Schwefel- und Eisenbakterien auch *Pandorina, Volvox* und andere Grünalgen fand, denkt an Einschleppung.

An diese Beobachtungen anknüpfend, erschien es mir nicht uninteressant, die grüne, in dem oft erstaunlich geringen Genusse eines abgeschwächten Lichtes stehende Vegetation von Höhleneingängen, Stollen, Erdschlünden u. dgl. zum Gegenstande einer eingehenden, vergleichenden Forschung zu machen, wobei ich mich auf Kerner berufe, der in seinem »Pflanzenleben« (I, p. 372) auf die Pflanzenwelt solcher Lokalitäten aufmerksam macht und ihr lebhaftes Grün hervorhebt. Die Literatur ist sehr arm an solchen Hinweisen. Beck v. Managetta behandelt die Vegetation des 40 *m* tiefen Trichters, der zur Eishöhle Paradana im Tarnorwaner Walde hinabführt, und führt das Verkümmern der Samenpflanzen und Vorherrschen der Moose am Grunde auf die merkliche Schwächung des Tageslichtes mit zunehmender Tiefe zurück, G. A. Perko fand das Ende des zweiten Schlundes der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Höhle Demnice nächst Markovsina in Istrien in einer Tiefe von 23 *m* ganz bedeckt von Moosen und Farnkräutern. R. Solla erwähnt Grottenbildungen auf Lampedusa, nicht unähnlich den Karstgrotten, mit dem charakteristischen Vorkommen von *Clematis, Geranium Robertianum, Parietaria,* wogegen der Efeu an den Wölbungen fehle. Pospichal und Marchesetti geben als in Dolinen oft in großer Tiefe wachsende Farne an: *Aspidium rigidum* Sw., *Polypodium vulgare* L., *Scolopendrium vulgare* Sm., *Asplenium Adiantum nigrum* L., *Aspidium Filix mas* (L.) Sw. J. B. Jack schildert die Lebermoosvegetation von vier Stollen ober St. Christoph am Arlberge. F. Arnold gibt eine Beschreibung der Moosvegetation kleiner Kalkhöhlen in Tirol. In Rabenhorst's Kryptogamenflora (IV. Band) werden Höhlenformen beziehungsweise Höhlenstandorte einiger Moose ausdrücklich erwähnt. Eine sehr wertvolle Vervollständigung können solche Aufzeichnungen durch Messung der chemischen Lichtintensität (nach der Methode Wiesner's) und damit des Lichtgenusses der Pflanzen, sowie Feststellung des Einflusses, den das Licht auf die Morphologie und Anatomie derselben nimmt, erfahren. So hat Zukal den Lichtgenuß der Flechtenvegetation in einigen Klammen und Höhlen bestimmt und zahlreiche, durch das Licht bedingte anatomische Anpassungserscheinungen dabei nachgewiesen. Wiesner gedenkt in »Lichtgenuß der Pflanzen« p. 134 einer als »Mc. Cartneys Cave« bekannten, trichterförmig nach oben geöffneten Höhle des Yellowstone-Nationalparkes, in welcher er verschiedene kraut- und staudenartige Gewächse, unter anderen *Phacelia leucophylla* (blühend) antraf, und hebt die euphotometrische Ausbildung, beziehungsweise Einstellung der Wurzelblätter derselben auf das beschränkte, diffuse Oberlicht hervor.

Bei der im Folgenden gegebenen Schilderung der grünen Vegetation von 26 verschiedenen Höhlenlokalitäten wurde in jedem Falle tunlichst ermittelt: Seehöhe und Lage des Einganges, Gestein, Dimensionen der Höhle mindestens innerhalb der von Pflanzen besiedelten Strecke, Bodenbeschaffenheit, Außen- und Innenvegetation, Abstufung des Lichtgenusses im Höhleninnern, photometrischer Charakter der Assimilationsorgane der Innenpflanzen beziehungsweise Orientierung derselben nach Vorder-, Ober-, Unterlicht, Blüten- oder Sporenbildung, Heliotropismus der Stengel, Ergrünen und Ausbildung innerhalb normaler Grenzen oder Etiolement. Auch Beobachtungen über die Temperatur wurden teils aus der Literatur übernommen, teils selbst angestellt. Obwohl ich mir nicht verhehle, daß es noch zahlreicher Höhlenbegehungen aus den verschiedensten Gebieten bedürfen wird, um die Beziehungen der Höhlenvegetation zu den exogenen Kräften, speziell aber zum Lichte vollständig aufzuklären, glaube ich dennoch die Resultate mehrjähriger Forschung hiemit der Öffentlichkeit übergeben zu können.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

I. Höhle im Kaisertale am Reiting nächst Dirnstorf bei Seiz (Obersteiermark).

Die Höhle liegt in zirka 1200 *m* Seehöhe im Kalkgestein der rechten Talflanke und hat eine Tiefe von 7·2 *m*. Der 1·8 *m* hohe und 2 *m* breite Eingang liegt gegen Südosten. Anfangs (zirka 2·5 *m*) geradlinig verlaufend, biegt die Höhle bald nach Westen um und verschmälert sich beträchtlich. Der ebene feuchte, humusreiche Boden ist reichlich mit tierischen Exkrementen gedüngt. Wenige Schritte talaufwärts beginnt schon die Krummholzregion und wachsen Pflanzen wie: *Helleborus niger* L., *Saxifraga Aizoon* Jacq., *Rhododendron hirsutum* L., *Primula Auricula* L., nebst anderen, durch Lawinen herabgebrachten alpinen Arten. Unmittelbar vor dem Höhleneingange wachsen: Ein 2 *m* hoher Strauch von *Sambucus nigra* L., *Rumex alpinus* L., *Urtica dioica* L., in Felsritzen *Asplenium trichomanes* L. und *Asplenium Ruta muraria* L., bei einem Lichtgenusse von $L = \frac{1}{1 \cdot 5}$ bis $\frac{1}{2}$ (22. V. 1908). Im Höhleninnern wuchsen: In 2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{18}$, *Sambucus nigra, Urtica dioica, Asplenium trichomanes* und *Asplenium Ruta muraria*; in 4·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{40}$, *Urtica dioica, Asplenium trichomanes* und *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (Phanerogamengrenze). An der Hinterwand der Höhle, woselbst nur diffuses Licht Zutritt hat, wächst bei $L = \frac{1}{112}$ nur *Asplenium trichomanes* mit zum Teile fertilen Wedeln und ungemein zarten, sattgrünen, ansehnlichen Fiedern. Das Auftreten von Ruderalpflanzen *(Rumex, Urtica)* vor, beziehungsweise in der Höhle beweist, abgesehen von den Exkrementen, daß dieselbe gelegentlich dem Weidevieh als Unterschlupf dient. Bemerkenswert ist das Fehlen der alpinen und subalpinen Arten im Höhleninnern, sowie die Einförmigkeit, beziehungsweise der geringe Artenreichtum desselben überhaupt. Sowohl die Blätter der Phanerogamen, als auch die Wedel der Farne waren deutlich in eine zur Richtung des Vorderlichtes senkrechte Ebene eingestellt, also euphotometrisch.

II. Frauenmauerhöhle bei Eisenerz (Osteingang).

Man erreicht von der Station Prebichl aus in dreistündiger Wanderung den Osteingang dieser Höhle. Er durchbricht in 1560 *m* Höhe die Frauenmauer, ist 7 *m* breit, 6 bis 7 *m* hoch und liegt von etwa 11^h vormittags an im Schatten. Während die Vegetation der weiteren Umgebung den Charakter einer aus alpinen und subalpinen Arten sich zusammensetzenden Felsen- und Geröllhaldenflora trägt, überwiegen am Höhleneingange Pflanzen tieferer Lagen, darunter ausgesprochene Ruderalelemente. Unmittelbare Außenvegetation, bei $L = \frac{1}{7}$ (15. IX. 1908, 4. VII. 1909, 14. VII. 1909, mittags): *Chenopodium bonus Henricus* L., *Arabis alpina* L., *Heliosperma quadrifidum* (L.) A. Br., *Sisymbrium austriacum* Jacq., *Saxifraga Aizoon* Jacq., *Viola biflora* L., *Adoxa Moschatellina* L., *Glechoma hederacea* L., *Campanula rotundifolia* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Urtica dioica* L., *Adenostyles glabra* (Vill) DC., *Taraxacum officinale* Wigg., ein nicht näher bestimmtes Gras, *Asplenium trichomanes* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Solorina saccata* und *Calloplaca elegans* (Link) Th. Fr. Der bis 12 *m* Tiefe ebene Boden ist erdig und stellenweise mit tierischen Exkrementen gedüngt. Dann wird er steinig und fällt, während Höhe und Breite der Höhle sich bedeutend — letztere um mehr als das doppelte — erweitern, erst allmählich,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von 61 *m* Tiefe an aber jäh ab. Bis 4·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{15}$ wachsen am Boden: *Urtica dioica, Adoxa Moschatellina, Viola biflora, Glechoma hederacea* (letztere drei am 4. VII. 1909 auch blühend), nebst *Fegatella conica Corda.* In 3 *m* Höhe erblickt man *Cystopteris fragilis* in einer Nische der linksseitigen Wand. Bis 10 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{24}$, dringen vor: *Urtica dioica, Adoxa Moschatellina* (blühend), links an der Felsenwand *Campanula rotundifolia, Asplenium trichomanes, Cystopteris fragilis* und *Solorina saccata* (Phanerogamen-Grenze).

Die Assimilationsorgane der bisher angeführten Pflanzen reagierten sämtlich deutlich auf Vorderlicht, waren also euphotometrisch. Nur von *Fegatella conica,* dessen Thalluslappen im allgemeinen durch Aufwärtskrümmung ihrer Ränder sich ebenfalls annähernd in eine Vertikalebene einzustellen bestrebt waren, waren — in 10 *m* Tiefe — einige Exemplare streng horizontal dem Boden aufgelagert, obwohl das Vorderlicht daselbst dreimal so stark wie das Oberlicht war. Ich glaube nicht, daß die Unterschiedsempfindlichkeit, die sonst so wohlentwickelt und speziell für die Einstellung der Assimilationsorgane von Höhlenpflanzen in die günstigste fixe Lichtlage so notwendig ist, etwa bei dieser Pflanze gerade gering entwickelt sei. Ihr sonstiges Verhalten spricht durchaus nicht dafür, so daß ich in dem geschilderten Falle vorläufig unbekannte, vielleicht rein zufällige Ursachen annehmen muß. In 15·3 *m* Tiefe wächst an der Felswand zur Linken nahe der zum Gedächtnisse an den Besuch durch weiland Ihre Majestät Kaiserin Elisabeth im Jahre 1885 eingefügten Marmortafel noch *Asplenium trichomanes* bei $L = \frac{1}{84}$ fertil. Von hier an ist die Höhle scheinbar vegetationslos. Doch glaubte ich schon das erste Mal in der damals sehr trockenen Höhle in 37 *m* Tiefe an der Vorderseite größerer, dem Eingange zugekehrter Felsen einen grünlichen, moosartigen, stark eingetrockneten Überzug wahrgenommen zu haben, der sich nicht ohne wesentliche Beschädigung ablösen ließ und zur näheren Untersuchung daher wenig geeignet erwies. Am 4. VII. 1909 war die Höhle infolge der Schneeschmelze überreich an Sickerwasser, welches von etwa 18 *m* Tiefe an häufig von der Decke herabtropfte, ja stellenweise sogar in einer kontinuierlichen, kräftigen Traufe herabkam. Hier in 39 *m* Tiefe, auf einer Felsenkanzel, in der sich die sogenannten »Brunnen«, halbmetertiefe, vom Tropfwasser ausgewaschene Löcher befinden, fand ich an der dem Eingange zugekehrten Seite der Felsen algenartig in der Bahn des abfließenden Wassers ein Moos in sterilen, flachen, sattgrünen Rasen, welche man samt der anhaftenden dünnen Humusschichte leicht ablösen konnte. Dr. Glowacki in Marburg bestimmte es als eine bisher noch nirgends beschriebene Höhlenform von *Isopterygium depressum* (Bruck) Mitt., welche eine Parallelform zur var. *nanum* von *Isopterygium elegans* darstelle. Nach seinem Vorschlage bezeichne ich die Pflanze als: *Isopterygium depressum* (Bruck) Mitt. var. *cavernarum mihi.*

Die Temperatur in dieser Tiefe der Höhle war erheblich niedriger als am Eingange, beziehungsweise vor der Höhle, die Luft so mit Wasserdampf gesättigt, daß man, im Hintergrunde stehend, den Eingang wie durch einen grauen Dunstschleier sah. An eine genaue Bestimmung der Lichtintensität war unter diesen Verhältnissen — von der gerade am Standorte des Mooses kräftig entwickelten Traufe abgesehen — nicht zu denken. Doch hatte ich vorsichtshalber schon am 15. IX. 1908 hier eine Lichtmessung vorgenommen, welche (in 39 *m* Tiefe) einen Wert von $L = \frac{1}{1200}$ (nach gut übereinstimmenden Beobachtungen mit Vindobona-Zelloidin-matt, und Bromsilberpapier [Infallible]) ergab. Die atmosphärischen Verhältnisse waren damals einer Lichtmessung besonders günstig. Wolkenloser Himmel und der hohe Stand der Sonne (Mittags) bewirkten eine nahezu völlige Unveränderlichkeit der Lichtintensität (wie Kontrollmessungen ergaben) innerhalb der zu den Messungen in der Höhle benötigten Zeit.

Zweifellos war — am 4. VII. 1909 — die Abschwächung des Lichtes infolge der Absorption durch die Wasserdunsthülle (von welcher auch die Wärmestrahlen in hohem Maße zurückbehalten wurden)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

eine noch viel weitergehende. Ich verschließe mich keineswegs dem Einwande, daß der obige Wert von $L = \frac{1}{1200}$ möglicherweise zu niedrig, also fehlerhaft sei. Denn einmal ist es wahrscheinlich, daß die verwendeten lichtempfindlichen Papiere bei so geringer Beleuchtungsstärke dem Gesetze $J\,t = J'\,t'$ nicht mehr genau entsprechen, sondern zu lange Expositionsdauer erfordern, und dann ist nach Wiesner bei einer über $\frac{1}{80}$ hinausgehenden Lichtreduktion die spektrale Zusammensetzung des Außen- und Innenlichtes nicht mehr die gleiche, weshalb Bestimmungen des relativen Lichtgenusses unter diesem Werte mit einem kleinen Fehler behaftet sind. Anderseits ist aber eine solche Abschwächung des Lichtes schon mit Rücksicht auf die große Tiefe (rund 40 *m*) nicht unwahrscheinlich.

Bei welch geringen Graden der Beleuchtung aber niedere grüne Pflanzen noch zu existieren vermögen, dafür ist das von Forel in 60 *m* Tiefe des Genfersees auf einer Barre aufgefundene *Thamnium alopecurum* var. *Lemani* in einer eigentümlich veränderten Form ein treffliches Beispiel. Sicherlich blieb in dieser Tiefe mit Rücksicht auf die starke Vernichtung des Lichtes beim Durchgange durch die oberen Wasserschichten (Linsbauer fand im Traunsee in 5 *m* Tiefe nur mehr eine Lichtintensität von $\frac{1}{70}$!) die Lichtreduktion hinter dem von mir in dieser Höhle ermittelten Werte nicht zurück. Eine für das Auge auffälligere Vegetation ist von 39 *m* an nicht mehr zu erblicken, obwohl das Licht bis 61 *m* reicht. Doch halte ich es auf Grund später gemachter Erfahrungen nicht für ausgeschlossen, daß mir vielleicht am Gestein daselbst angesiedelte Algen entgangen seien. Die nur zehn Arten umfassende Flora des Osteinganges ist als ärmlich zu bezeichnen. Charakteristisch ist, daß sie ausnahmslos Stauden und fast durchwegs ausgesprochene Schattenpflanzen (*Glechoma, Viola, Adoxa, Fegatella*) umfaßt, ein Punkt, in welchem, wie noch wiederholt gezeigt werden soll, die Höhlenvegetation mit der Waldbodenvegetation völlig übereinstimmt. Alpine Arten fehlen. Beide Farne waren, bei den ermittelten Lichtintensitäten, in der Höhle fertil. Auch *Solorina* trug Apothecien. Dagegen waren an *Fegatella* keinerlei Vermehrungsorgane ersichtlich und die Rasen von *Isopterygium* steril. Von *Adoxa* wäre der hohe Standort (nach Sauter in Salzburg nur bis 1300 *m*) hervorzuheben. Auch für *Isopterygium depressum* (Normalform) gibt Breidler in Steiermark nur 300 bis 1000 *m* an. In der Höhle herrscht eine nicht unbeträchtliche Luftströmung.

III. Höhle am Häuselberge bei Leoben.

Die Südwand des 720 *m* hohen Häuselberges ist von einer Menge kleiner Spalten und Höhlen durchsetzt. Die geräumigste derselben liegt ungefähr 620 *m* hoch und hat einen gegen Süden gerichteten, 2 *m* hohen und 6·3 *m* breiten Eingang bei 6·3 *m* Tiefe. Der — oft sehr trockene — steinige Boden steigt schwach an, während die Decke sich rasch herabsenkt, so daß man schon in 4 *m* Tiefe nur mehr gebückt (Höhe 1 *m*), in 6 *m* Tiefe nur mehr kriechend (Höhe 50 *cm*) sich fortbewegen kann. Die Felsen des Portales erhalten stundenlang sehr starkes direktes, der Boden der Höhle bis zu zirka 3 *m* Tiefe wenigstens zeitweilig intensives Sonnenlicht. Außenvegetation am 24. IX. 1908, $L = \frac{1}{2\cdot5}$ (2^h p. m. diffuses Licht): *Corylus Avellana* L., *Berberis vulgaris* L., *Fragaria vesca* L., *Rosa canina* L., *Ribes Grossularia* L., *Cyclamen europaeum* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Centaurea Jacea* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres. ferner unmittelbar am Felsen *Anemone styriaca* Pritzel, *Potentilla caulescens* L., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L. In 3·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{10}$ wuchsen: *Urtica dioica* und *Lactuca muralis*. In 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{13}$ traf ich *Asplenium Ruta muraria*; in 4·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{21}$ einen Stock von *Corylus Avellana* mit 12 Blättern und deutlich positiv heliotropischem Stamm (zwei Jahre später war die Pflanze

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nicht mehr vorhanden, vielleicht zu Feuerungszwecken verwendet), außerdem an der linken Wand reichlich *Asplenium trichomanes*. In 6·3 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{92}$ gediehen neben wenigen fertilen, fast nur junge Exemplare und jüngste Entwicklungsstadien der ungeschlechtlichen Generation dieses Farnes. Am 14. IX. 1909 fand ich in 1 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{4}$ auch *Urtica urens* L. Die Assimilationsorgane der angeführten Höhlenpflanzen waren durchwegs auf Vorderlicht eingestellt, euphotometrisch Die Artenarmut ist wohl zum Teil durch den plötzlichen Abfall der Lichtintensität (von 5 *m* Tiefe an), zum Teil auch durch die geringe Humusschichte und große Trockenheit erklärlich. Am meisten fiel mir die außerordentliche Verschiedenheit der Wedel von *Asplenium trichomanes* am Portal der Höhle und im Innern derselben auf. Erstere, der tagsüber sich stark erhitzenden Felswand angeschmiegt, sind $\left(\text{bei } L = \frac{1}{2\cdot 5}\right)$ von gedrungener Gestalt, klein, derb, fast spröde und dadurch an das südliche *Cheilanthes fragrans* gemahnend, gelb-, oder braungrün, letztere, der felsigen Höhlenwand oder dem Erdreiche anliegend $\left(\text{bei } L = \frac{1}{92}\right)$ außerordentlich zart, weich, mit schlaffen, tiefgrünen, *Hymenophyllum*-artig dünnen Fiedern. Zwischen diesen extremen Licht- und Schattenformen des Höhleneinganges beziehungsweise Hintergrundes liegen die verbindenden Mittelformen aus dem Verlaufe der Höhle. Die Ausbildung der Wedel dieses ungewöhnlich anpassungsfähigen Farnes kann geradezu als ein Gradmesser der jeweiligen Lichtintensität gelten, indem seine Fiedern bei hohen Intensitätsgraden (dem Maximum des Lichtgenusses der Pflanze) klein, derb, hellgrün sind, mit dem Abnehmen der Beleuchtungsstärke zunächst bis zu einem gewissen Werte derselben (Optimum des Lichtgenusses) an Größe zunehmen (während die Dicke reduziert wird und ein sattgrüner Ton auftritt), bei weiterem Sinken des Lichtgenusses (bis zum Minimum desselben), aber wieder kleiner werden, während ihre zarte Beschaffenheit, die sattgrüne Farbe und Sporenbildung erhalten bleibt. Wiesner hat eine analoge Beziehung zwischen Fiedergröße und Lichtstärke bei *Drymoglossum nummulariaefolium* gefunden.

IV. Wildfrauenhöhle bei Gmeingrube (Obersteiermark).

Der Eingang zu dieser Höhle befindet sich im letzten Drittel des von Wolkersdorf auf die 1060 *m* hohe Friesingwand führenden Steiges in zirka 900 *m* Höhe. Er ist 2 bis 2·5 *m* hoch, 3 *m* breit und gegen Nordwesten gelegen. Die Tiefe der Höhle beträgt 13 *m*. Der Boden, trocken, steinig und bis 10 *m* eben, steigt dann beträchtlich an, während sich die Breite auf $\frac{1}{3}$ verschmälert. Interessant ist — in Anbetracht der geringen Seehöhe — vor der Höhle das Vorkommen von: *Gentiana vulgaris* (Neilr.), *Primula Auricula* L., *Achillea Clavenae* L., *Rhododendron hirsutum* L., *Arabis alpina* L. Dem Eingange zunächst wachsen noch bei $L = \frac{1}{2\cdot 3}$ *Clematis alpina* (L.) Mill., *Erica carnea* L., *Fragaria vesca* L., *Polygala amara* L., *Campanula rotundifolia* L., *Cyclamen europaeum* L., *Valeriana tripteris* L., *Lactuca muralis* (L). Fres., *Asplenium trichomanes* L., *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br. In 1·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{6\cdot 4}$ (3. X. 1908), wuchsen: *Arabis alpina, Myosotis silvatica* Hoffm., *Asplenium trichomanes*. In 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{20}$ gedieh *Lactuca muralis, Asplenium trichomanes* und ein Laubmoos; letztere beide auch noch in 5·2 *m* Tiefe, wo $L = \frac{1}{34\cdot 5}$. In 8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{126}$ stand eine kaum 4 *cm* hohe, stark gelblich gefärbte Dikotylen-Keimpflanze. In 9·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{322}$ waren noch graugrüne Überzüge an der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Vorderseite von Kalktrümmern, die den Boden bedeckten, zu erblicken. Sie erwiesen sich als Kolonien einzelliger Cyanophyceen. Auch hier läßt offenbar Trockenheit und geringe Humusbildung eine nur kümmerliche Flora im Höhleninnern aufkommen.

Das Auftreten der Keimpflanze in 8 *m* Tiefe ist deswegen bemerkenswert, weil derartige, halb oder ganz etiolierte Pflanzen in der Natur, wie Wiesner betont, nur äußerst selten anzutreffen sind, da sie im Kampfe mit anderen Pflanzen alsbald völlig unterdrückt werden. Da nun diese Konkurrenz in Höhlen von vornherein geringer und in vorliegendem Falle auf ein Minimum herabgemindert ist, ist das geschilderte Verhalten der Pflanze immerhin erklärlich.

V. Höhle unfern voriger.

Wenige Schritte in westlicher Richtung von voriger Höhle entfernt befindet sich im Kalkgestein eine 2·2 *m* tiefe Nische, deren 80 *cm* breiter und 1·6 *m* hoher Eingang nach Nordnordwest gerichtet ist. Da ein mächtiger Holzschlag bis unmittelbar an den Fuß der Felsen hier heraufzieht, ist die Vegetation vor der Höhle eine wesentlich andere als im vorigen Falle und besteht im allgemeinen aus: *Epilobium hirsutum* L., *Epilobium montanum* L., *Petasites niveus* (Vill.) Baumg., *Asplenium viride* Huds., *Asplenium trichomanes* L., *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., bei $L = \frac{1}{7 \cdot 5}$ (3. X. 1908, 3^h p. m., Schatten). In 1 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{16}$ wuchs zahlreich *Lactuca muralis* (L.) Fres.; knapp hinter dem Eingange erhöht sich die Höhlendecke auf 2·1 *m*. Im Höhlenhintergrunde, bei 2·1 *m* und $L = \frac{1}{52}$ stand ein reichbeblätterter, 1 *m* hoher Strauch von *Sambucus nigra* L. nebst *Lactuca muralis* und unmittelbar an der Felswand *Asplenium viride* und *Phegopteris Robertiana*. Der Hollunderstamm wuchs fast gerade aufwärts, zeigte also keinen merklichen positiven Heliotropismus, während die Blätter desselben, gleich denen der übrigen Höhlenvegetation deutlich enphotometrisch waren. Der Lichtgenuß, bei dem *Sambucus nigra* hier noch vollkommen normal gedeiht, dürfte dem Minimum desselben schon stark genähert sein, das Wiesner fand, daß im Schatten von *Carpinus Betulus* bei $L = \frac{1}{58}$ *Sambucus nigra* L., *Evonymus europaeus* und *Evonymus verrucosus* schon verkümmern (Lichtgenuß der Pflanzen, p. 166).

VI. Höhle im Gössgraben bei Leoben.

Wenn man von Kaltenbrunn den Gössgraben aufwärts wandert, kommt man nach zirka zehn Minuten an einer im Gneis des Berghanges zur Linken sich öffnenden Kluft vorüber. Der nach Nordwesten gerichtete Eingang liegt in zirka 700 *m* Seehöhe, ist 1·6 *m* hoch, 0·9 *m* breit und führt 10·5 *m* weit ins Innere. Dichter Wald der gegenüberliegenden Talflanke beschattet ihn und gestattet dem direkten Sonnenlichte nur für wenige Augenblicke des Nachmittags Zutritt. Außenvegetation am 2. XI. 1908, $L = \frac{1}{8}$ *Stellaria media* L., *Rubus Idaeus* L., *Urtica divica* L., *Glechoma hederacea* L., *Epilobium montanum* L. *Galeopsis Tetrahit* L., *Lamium maculatum* L., *Oxalis Acetosella* L., *Polypodium vulgare* L., *Aspidium Filix mas* L. Sw., *Athyrium Filix femina* L. Roth, *Asplenium trichomanes* L. An einer Stelle war letzterer Farn sogar auf der Unterseite einspringender Felsplatten angesiedelt. Ich führe dies ausdrücklich an, weil bis jetzt Fälle von nach Unterlicht orientierten Pflanzen nicht allzuviele bekannt geworden sind. Trotz der geringen Intensität dieses Unterlichtes $\left(L = \frac{1}{90}\right)$ war der Farn, wenn auch ersichtlich zwerghaft (Fiedern nur 2 *mm* lang und ebenso breit), so doch sonst normal und reichlich fruchtend entwickelt. Der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Boden der Kluft ist eben, erdig, feucht und mit Exkrementen gedüngt. In 3·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{40}$ wuchsen am Boden: *Glechoma hederacea, Oxalis Acetosella, Urtica dioica, Athyrium Filix femina*; in 5·4 *m* Tiefe, $\frac{1}{100}$ nur ein Laubmoos und *Fegatella conica* Cord., welches seine Thalluslappen an den Boden hie und da bedeckenden Steinen und Holzstückchen aufgerichtet hatte und so in eine Ebene senkrecht zur Richtung des Vorderlichtes einzustellen bestrebt war. Auch die Blätter der übrigen Pflanzen waren euphotometrisch. Von hier an bis zum Ende ist die Kluft völlig pflanzenleer und dunkel.

VII. Felsspalte am Häuselberge bei Leoben.

Wenige Meter unterhalb der in III. beschriebenen Höhle liegt eine enge Gesteinsspalte mit 1·5 *m* hohem, 0·6 *m* breitem, nach Süden gerichtetem Eingange, welche sich ungefähr 5 *m* einwärts erstreckt. Der Boden ist ungemein trocken, felsig und fällt rasch ab. Außenvegetation am 7. XI. 1908, $L = \frac{1}{6}$: *Cornus sanguinea* L., *Berberis vulgaris* L., *Rosa canina* L., *Fragaria vesca, Potentilla caulescens* L., *Viola silvestris* Lam., *Cyclamen europaeum* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Achillea Millefolium* L., *Solidago Virga aurea* L., *Lactuca muralis* L., *Asplenium trichomanes* L. Dabei ist zu berücksichtigen, daß zur Zeit der Messung die in der weiteren Umgebung befindlichen Sträucher schon entlaubt waren. Zur Zeit ihrer vollen Belaubung dürfte das den Höhleneingang und die unmittelbar davor befindlichen Pflanzen treffende Außenlicht sicherlich mindestens auf die Hälfte des angegebenen Wertes herabgesetzt sein und damit auch die Vegetation des Höhleninnern unter wesentlich ungünstigeren Beleuchtungsverhältnissen stehen, als am 7. XI. 1908 ermittelt wurde. Damals fand ich in 0·5 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{38}$ nur *Asplenium trichomanes* fertil. Gelegentlich eines zweiten Besuches (14. IX. 1909) fiel mir in dieser Tiefe ein im Vorjahre nicht vorhanden gewesenes spannenhohes, mit nur vier normal geformten, aber außergewöhnlich dünnen, trübgrünen Blättern besetztes Exemplar von *Quercus Robur* L. auf. Eine vorgenommene Messung ergab $L = \frac{1}{48}$ (die Sträucher außen waren noch teilweise belaubt). Ein Jahr später war *Quercus Robur* wieder verschwunden. In 1·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{125}$ (7. XI. 1908) fand ich *Asplenium trichomanes*, ebenso in 2·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{210}$, beidemale in sterilen Jugendformen. An einigen Stellen der Seitenwand waren hier auch abgestorbene fiederlose Wedel dieses Farnes zu erblicken. Von 2·2 *m* an ist die Spalte pflanzenleer. Das Auftreten von *Quercus Robur* befremdet zunächst dadurch, daß Bäume dieser Art in ziemlich weitem Umkreise der Spalte nicht vorkommen. Doch ist gerade bei dieser Pflanze eine Verschleppung der Früchte durch Tiere selbst aus weiter Entfernung leicht möglich. Das Verschwinden der Pflanze innerhalb Jahresfrist ist sicherlich darauf zurückzuführen, daß sie hier den größten Teil der Vegetationsperiode hindurch unter Beleuchtungsverhältnissen stand, welche weit unter dem Minimum ihres Lichtgenusses $\left(\text{nach Wiesner } L_{min.} = \frac{1}{26}\right)$ bleiben. Darauf weist ja auch ihr entschieden nicht normaler Habitus hin. Derartige zufällig eingeschleppte Pflanzen, welche vom Boden mangels genügender Beleuchtung nur vorübergehend Besitz ergreifen, dürften in Höhlen nicht so selten anzutreffen sein; doch unterliegt ihre Auffindung begreiflicherweise rein zufälligen Umständen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

VIII. Höhle oberhalb St. Peter-Freyenstein (Obersteiermark).

Zwischen dem oberen Tollinggraben und dem Wallfahrtskirchlein Freyenstein ziehen sich steil abfallende Kalkwände, durch zahlreiche Höhlenbildungen ausgezeichnet, hin. Die im Folgenden zu beschreibende Höhle liegt in 720 *m* Seehöhe, ist 8·2 *m* tief und öffnet ihr 2·5 *m* hohes, 3·5 *m* breites Portal nach Südwesten. Der schwach ansteigende Boden ist trocken, steinig, doch einer Humusschichte nicht entbehrend. An manchen Stellen fällt Tropfwasser von der Decke. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2}$ (1. und 22. V. 1909, 2^h p.m.) *Picea excelsa* (Poir) Lk., *Larix decidua* Mill., *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Corylus Avellana* L., *Berberis vulgaris* L., *Erysimum Pannonicum* Cr., *Rosa canina* L., *Crataegus Oxyacantha* L., *Amelanchier ovalis* Medic., *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Chamaebuxus alpestris* Spach, *Sambucus nigra* L., *Viburnum Lantana* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Taraxacum officinale* Wigg, *Fegatella conica* Cord. und unmittelbar am Felsen *Moehringia muscosa* L., *Sempervivum montanum* L. *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L. 0·9 *m* einwärts wuchsen, bei $L = \frac{1}{6 \cdot 8}$ am Boden ein 0·5 *m* hoher Strauch von *Corylus Avellana, Berberis vulgaris, Lactuca muralis,* an der Seitenwand die charakteristischen Schöpfe der *Moehringia muscosa,* zum Teil auch von der Höhlendecke herabhängend und dann auf Unterlicht $\left(L = \frac{1}{40}\right)$ eingestellt. Die an der Seitenwand angesiedelten Exemplare der Pflanze trugen Blüten, welche deutlich in die Lichtrichtung (Vorderlicht) eingestellt waren. In 1·8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{20}$ gediehen am Boden: *Corylus Avellana, Lactuca muralis* und Gräser. In 2·2 *m* Tiefe beobachtete ich an der Decke einen Stock von *Asplenium trichomanes*, auf Unterlicht $\left(L = \frac{1}{85}\right)$ eingestellt, normal entwickelt, fertil. In 2·7 *m* Tiefe, bei $L = \frac{1}{50}$ wuchs am Boden *Sambucus nigra* (0·5 *m* hoch), *Viburnum Lantana, Asplenium trichomanes.* In 5·4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{70}$ *Lactuca muralis* (Phanerogamengrenze). Zwischen 6·3 *m* und 7·2 *m* war *Asplenium trichomanes* häufig, der auch in 8·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{340}$, zum Teil noch fertil, meist aber nur in sterilen Jugendformen auftrat. Bis zu zirka 4 *m* Tiefe kann direktes Sonnenlicht durch mehrere Stunden im Tage ins Höhleninnere gelangen. Die Vegetationsorgane der angeführten Pflanzen waren durchwegs euphotometrisch, die Unterschiede in der Ausbildung der Wedel von *Asplenium trichomanes* außen und innen dieselben wie in III.

IX. Kluft am Häuselberge bei Leoben.

In der schon mehrfach genannten Südwand dieses Berges öffnet sich in zirka 650 *m* Höhe unter einem überhängenden Blocke der Einstieg in eine dunkle, gleich anfangs stark geneigte, nach wenigen Metern aber geradezu senkrecht ins Innere abstürzende Kluft. Der nach Süden gerichtete, 1·2 *m* hohe, 2 *m* breite Eingang wird von einem unmittelbar davor sich erhebenden schütteren Fichtenbestande beschattet. Außenvegetation, $L = \frac{1}{3}$ (9. V. 1909): *Carex praecox* Schreb., *Anemone styriaca* Pritzel, *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L., *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., *Hypnum rugosum* (Ehrbg.), steril, nebst einer nicht blühenden *Sempervivum*-Art. Direkt am Eingange, zum Teil schon einwärts, bei $L = \frac{1}{10}$ wuchsen *Asplenium trichomanes* und *Hypnum rugosum.* In 40 *cm* Tiefe

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

vegetierten an der linken Wand bei $L = \frac{1}{280}$ noch fertile Exemplare von *Asplenium trichomanes.* In 1·8 *m* Tiefe befanden sich nahe der hinter dem überhängenden Eingange sich wieder aufwölbenden Decke noch mehrere Stöcke dieses Farnes, deren Wedel zumeist abgestorben und fiederlos waren. Wo aber Fiedern noch vorhanden waren, waren dieselben ungemein dünn, durchscheinend, dunkelgrün, sporenlos und von einer von der Normalform stark abweichenden Gestalt. Mehrmals mit Vindobona-Zelloidin, sowie Bromsilberpapier vorgenommene Messungen ergaben einen Lichtgenuß von nicht über $\frac{1}{960}$. Aber selbst noch näher der Decke und daher bei noch geringerer Beleuchtungsstärke waren Jugendstadien dieses Farnes zu beobachten. Direktes Sonnenlicht ist für beide Standorte absolut ausgeschlossen. Die Kluft ist feucht, kalt und im übrigen Verlaufe pflanzenleer.

Fig. 1.

Stationäre Jugendform von *Asplenium trichomanes* L. $\left(L = \frac{1}{960}\right.$ (?), Häuselberg, IX.$\left.\right)$ Natürliche Größe.

X. Erdschlund bei Leoben.

Der im Gebiete des am linken Murufer streichenden Kohlenzuges intensiv betriebene Bergbau am Münzenberge und im Seegraben hat daselbst im Gelände eine Reihe interessanter Veränderungen, wie Risse, Pingen und Einsturztrichter geschaffen. Es erschien mir nicht uninteressant, auch an diesen Lokalitäten die Veränderungen der Vegetation mit der Abschwächung des Oberlichtes zu studieren. Schon früher hatte ich wiederholt wahrgenommen, daß in solchen, oft bis 6 *m* und darüber tiefen Rissen, deren Breite von wenigen Dezimetern bis zu mehreren Metern variiert, eine verhältnismäßig üppige Vegetation, die zumeist aus *Sambucus nigra* L., *Acer Pseudoplatanus* L., in größerer Tiefe aber hauptsächlich aus Farnen wie: *Aspidium Filix mas* (L.) Sw., *Athyrium Filix femina* (L.) Roth, *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. und *Asplenium trichomanes* L. besteht, angesiedelt ist. Die meisten dieser Risse und Trichter befinden sich auf einer der Sonnenstrahlung außerordentlich exponierten, wenig geneigten Bergwiese in etwa 750 *m* Seehöhe. Die genannten Farne kommen zwar auch im weiteren Umkreise (im Schutze des Waldes oder von Felsen), nicht aber auf der Wiese selbst vor, da ihnen hier die Beleuchtung zu intensiv ist. Da eine Lichtmessung in den schmalen Rissen unmöglich ist, mußte ich mich bei meinen Untersuchungen auf einen breiteren, seichten Schlund beschränken. Er hatte ungefähr die Form einer Trichterhälfte. Die Tiefe betrug 3 *m*, der Durchmesser des Randes 4 *m*. Die eine Seite wurde von einer senkrechten Konglomeratwand, die Gegenseite von einer unter 45° geneigten Lehmhalde gebildet. Die Vegetation des Wiesenrückens, beziehungsweise Trichterrandes bestand, bei $L = \frac{1}{1 \cdot 1}$ (31. V. 1909) hauptsächlich aus: *Ajuga reptans* L., *Fragaria vesca* L., *Genista sagittalis* L., *Polygala amara* L., *Sedum acre* L., *Salvia pratensis* L., *Trifolium pratense* L., *Campanula patula* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Centaurea Jacea* L., vielen Gräsern, vereinzelten

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zelnten Exemplaren von *Larix decidua* Mill., *Salix Caprea* L., *Betula verrucosa* Erh. In 1·7 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{2 \cdot 3}$ wuchsen auf der Lehmhalde: *Salix Caprea, Tussilago Farfara* L., *Taraxacum officinale* Wigg. mit (*Salix Caprea* ausgenommen) deutlich auf Oberlicht eingestellten euphotometrischen Blättern. In 2·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{12}$, nahe der Konglomeratwand, wuchsen: *Verbascum nigrum* L., *Campanula Trachelium* L., *Athyrium Filix femina* (L.) Roth, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes*. Letzterer wuchs auch noch ganz am Grunde bei $L = \frac{1}{18}$. Hier, wo im Konglomeratgestein sich neuerdings enge Risse und Spalten öffnen, herrscht eine merklich tiefere Temperatur. Die Wände dieser abwärts ziehenden Risse sind noch tief hinab mit (nicht erreichbaren) Moosrasen ausgekleidet.

XI. Frauenmauerhöhle bei Eisenerz (Westeingang).

Der Westeingang dieser Höhle liegt oberhalb der Gsollalpe in 1335 (nach Fugger[1] 1435) *m* Seehöhe und besteht aus drei ungleich großen Öffnungen. Gegenwartig führt zum Haupteingange eine gut angelegte Holzstiege. Westlich von demselben steht, knapp vor der Holzwand, zwischen ihm und der links davon befindlichen kleineren Öffnung, eine mächtige Fichte. Aus der Außenvegetation hebe ich, bei $L = \frac{1}{2 \cdot 3}$ (14. VII. 1909), hervor: *Rosa alpina* L., *Aconitum Vulparia* Rchb., *Ranunculus montanus* Willd., *Rumex alpinus* L., *Adoxa Moschatellina* L., *Valeriana saxatilis* L., *Valeriana montana* L., *Cirsium Erisithales* (L.) Scop., *Adenostyles glabra* (Vill.) DC., *Centaurea montana* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., an den Felsen *Calloplaca elegans* (Link) Th. Fr. 1 *m* vom Ende des Stiegengeländers entfernt, in dem schmalen (1·2 *m* breiten) Felseneinstiege wächst links am Boden bei $L = \frac{1}{3 \cdot 6}$ *Adoxa Moschatellina* und *Adenostyles glabra*; in 3 *m* Entfernung bei $L = \frac{1}{11}$ *Adoxa Moschatellina* und *Mnium riparium* Mitt., in 8 *m* Tiefe rechts am Felsen: *Mnium riparium, Bryum capillare* L., *Myurella apiculata* (Hüb.) Br. eur. bei $L = \frac{1}{25}$; in 11 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{40}$ *Hygroamblystegium filicinum* in einer Kümmerform. Der Höhleneingang erweitert sich nach 8 *m* Tiefe bedeutend (Breite 6 *m*). Hier liegt in 17 *m* Tiefe ungefähr in der Mitte ein Felsblock, der außer vom Haupteingange auch von der westlichen, tiefer gelegenen Öffnung Licht erhält. Dieser Block ist an seiner reichlich durch Tropfwasser benetzten Vorderseite ganz überzogen mit den glänzend grünen Feilen von *Isopterygium depressum* (Bruch.) Mitt. in der Normalform $\left(L = \frac{1}{100}\right)$. Die Höhle ist zwar noch 15 *m* weiter erleuchtet, zeigt aber von 17 *m* Tiefe an keinerlei Vegetation mehr. Der Boden ist bis zu 8 *m* Tiefe humös, dann steinig und frei von Exkrementen. Das Fehlen der Ruderalpflanzen des Osteinganges ist daraus, sowie aus der schwierigeren Zugänglichkeit dieser Seite überhaupt, erklärlich.

Immerhin bleibt die Artenarmut und das Aufhören der Vegetation in viel geringerer Tiefe, beziehungsweise bei weit höheren Intensitäten als am Osteingange auffallend. Vielleicht hängt es mit der Nähe der in 57 *m* vom Westeingange sich befindenden Eiskammer zusammen. Professor Richter fand am 5. VIII. 1876 die Temperatur in derselben mit + 0·8° C, im zuführenden Gange zwischen + 9 und + 14° C schwankend. Hervorgehoben sei, daß in den vordersten Teilen des Höhleneinganges die Moosrasen zumeist noch gemischt, in größerer Tiefe, beziehungsweise bei größerer Lichtabschwächung aber

[1] Eishöhlen und Windröhren. Jahresbericht der k. k. Realschule in Salzburg, 1891 bis 1893.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

artenrein sind, was wohl auf eine auslesende Wirkung des Lichtes zurückzuführen sein dürfte. Die Zusammenfassung der botanischen Durchforschung beider Eingänge ergibt, daß von den 644 *m* der Gesamtlänge der Höhle zirka 40 *m* im Osten und 17 *m* im Westen von grünen Pflanzen besiedelt sind. (Ob etwa Algen noch weiter eindringen, muß vorläufig offen bleiben). Der erwähnte westliche Seiteneingang ist 3·5 *m* breit, 4 *m* hoch und mündet nach 3 *m* in den Hauptgang ein. Der Boden ist feucht, humös, steigt rasch an und ist reichlich bewachsen mit *Mnium riparium*, *Tortula mucronifolia* Schwägr., *Fegatella conica* Cord., bei $L = \frac{1}{6 \cdot 5}$ (*Mnium riparium* fand Breidler um Leoben nur zwischen 600 bis 1000 *m*).

XII. Höhle nächst der Handlalm am Polster bei Vordernberg.

Am Wege Prebichl-Handlalm kommt man kurz vor der Handlalm an einer zur Linken im Abhange des Polsters in zirka 1550 *m* Seehöhe sich öffnenden Nische vorüber. Ihre Tiefe beträgt 6 *m*. Der 4 *m* hohe und 6 *m* breite Eingang öffnet sich nach Südosten. Der mäßig ansteigende Boden ist humös, sehr feucht und mit Ziegenexkrementen übersät. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2 \cdot 6}$ (14. VII. 1909): *Urtica dioica* L. (dominierend), *Anemone narcissiflora* L., *Pedicularis foliosa* L., *Adenostyles glabra* (Vill.) DC., die den Eingang flankierenden Felsen sind reichlich mit *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann (= *Endocarpon miniatum* Körb). mit der Varietät *complicatum* Sw. bewachsen. In 3 *m* Tiefe $L = \frac{1}{4}$ wachsen *Urtica dioica* und *Cystopteris fragilis*, erstere dominierend. In 4 *m* Tiefe $L = \frac{1}{12}$ wuchs nebst vorigen beiden *Oxyrhynchium praelongum* (L.) Warnst. (= *Eurynchium praelongum* (L.) Hedw. Br. eur., sowie ein Stock von *Adenostyles glabra*, dessen Verhalten lebhaft an eine lichthungerige Zimmerpflanze oder einen zu Demonstrationszwecken aufgestellten heliotropischen Versuch erinnerte. Seine Stengel waren nämlich streng horizontal, die Blattspreiten aber genau vertikal eingestellt, zeigten also positiven Heliotropismus beziehungsweise euphotometrischen Charakter in besonders deutlicher Ausprägung. In 6 *m* Tiefe $L = \frac{1}{30}$ wucherten an den triefend nassen Wänden *Oxyrhynchium praelongum* und *Mnium rostratum* Schrad. (Letzteres ist Kosmopolit, ersteres steigt selten über 530 *m* an.)

XIII. Kreidenluke im kleinen Priel bei Hinterstoder (Oberösterreich).

Nächst dem als »Stromboding« bekannten Falle der Steyr liegt 70 *m* über dem Flusse in zirka 650 *m* Seehöhe das gegen Nordosten gewendete, zirka 5 *m* hohe und zirka 11 *m* breite Portal dieser Höhle. Nach 16 *m* Tiefe verengt sich dieselbe auf 6 *m*, in 30 *m* Tiefe auf 5 *m* Breite. Der sehr unebene, steinige humusarme Boden steigt allmählich an. Zahlreiche Mulden im ersten Drittel der Höhle bergen Wassertümpel, in denen faulende Pflanzenteile schwimmen. Aus der Höhle strömt nämlich zeitweilig Überfallwasser. »Unter der Höhle« sagt Dr. Hoffer, »dicht über dem Niveau der Steyr, mündet der Schwarzbach; nach sehr heftigen Gewittern genügt der angeschwollenen Wassermasse dieser Ausfluß nicht mehr; da strömt sie auch aus der höher gelegenen Kreidenluke heraus.«

Außenvegetation, $L = \frac{1}{3 \cdot 5}$ (5. IX. 1909): *Aconitum Vulparia* Rchb., *Aquilegia vulgaris* L., *Gentiana asclepiadea* L., *Campanula rotundifolia* L., *Valeriana montana* L., *Adenostyles glabra* (Vill.) DC., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium viride* Huds., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., *Fegatella conica* Cord., sowie Gräser und Moose. In 2·7 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{4 \cdot 8}$ wuchsen:

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Aquilegia vulgaris, Aconitum Vulparia, Campanula rotundifolia, eine *Crucifere* mit Früchten, *Phegopteris Robertiana*; in 4·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{6 \cdot 2}$ *Aquilegia vulgaris, Adenostyles glabra, Campanula rotundifolia*; in 8·1 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{10}$ *Cystopteris fragilis, Asplenium trichomanes* fertil, *Timmia bavarica* Hessl; in 12·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{30}$ *Cystopteris fragilis, Fegatella conica, Timmia bavarica;* in 16·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{50}$ *Asplenium viride* (fertil), *Cystopteris fragilis* (steril); in 21·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{86}$ *Asplenium trichomanes* und *Asplenium viride* (beide steril), sowie *Neckera complanata* (L.) Hüb.; in 29·7 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{520}$ wuchs *Isopterygium depressum* (Bruch.) Mill., meiner Höhlenform aus der Frauenmauer stark genähert. Grüner Anflug auf der Vorderseite von Felsen deutete auf Algen. Das Licht reicht bis 48 *m*.

XIV. Stollen am Münzenberge bei Leoben.

Vergleichsweise nahm ich auch in einem Stollen des Braunkohlenbaues daselbst Lichtgenußbestimmungen vor. Das Mundloch liegt in zirka 680 *m* Seehöhe, ist 1·4 *m* hoch und 1·7 *m* breit. Vorgelagerter Wald beschattet es beträchtlich. Außenvegetation, $L = \frac{1}{9}$ (13.IX. 1909): *Fragaria vesca* L., *Galeopsis Tetrahit* L., *Rumex Acetosa* L., *Chamaenerium angustifolium* (L). Scop., *Achillea Millefolium* L. *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Senecio nemorensis* L., *Centaurea Jacea* L., *Solidago Virga aurea* L., *Taraxacum officinale* Wigg. Unmittelbar am Eingange, $L = \frac{1}{12}$ wuchs *Chamaenerium angustifolium*, *Rumex Acetosa* sowie Gräser, letztere auch bis 80 *cm* einwärts, wo $L = \frac{1}{16}$. In 1 *m* Tiefe wuchs auf vermodernden Holzgebälk des Stollenvorbaues (durch den auch von oben Licht eintreten konnte) bei $L = \frac{1}{20}$ *Mnium rostratum* Schrad. Zwischen 1 bis 2 *m*, woselbst die eigentliche Stollenzimmerung beginnt und nur Vorderlicht Zutritt hat, bedeckt den Boden eine grüne Erdalge $\left(L = \frac{1}{20} - \frac{1}{36}\right)$, desgleichen zwischen 2 bis 3 *m* Tiefe $\left(L = \frac{1}{36} - \frac{1}{60}\right)$; da und dort erscheint auch spärlicher Grasanflug. Auch in 3·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{80}$ tritt noch diese Erdalge auf. Von da an — das Licht reicht bis 14 *m* Tiefe — sind Pilze an der Zimmerung die einzige Vegetation. Der Boden ist erdig und feucht.

XV. Felskluft nächst der Pampichlerwarte bei Leoben.

Unterhalb derselben zieht eine Kluft etwa 8 *m* tief ins Gestein. Der nach Norden gerichtete Eingang ist 4 *m* breit und liegt in zirka 630 *m* Seehöhe. Die Seitenwände schließen erst weiter einwärts zusammen, so daß eine Strecke lang auch von oben das Licht Zutritt hat. Obwohl das Vorderlicht durch vorgelagerten Wald stark geschwächt wird, übertrifft es doch bedeutend die Stärke des Oberlichtes. Der Boden ist trocken, steinig, humusarm und steigt erheblich an.

Außenvegetation, $L = \frac{1}{4}$ (20. IX. 1909): *Geranium Robertianum* L., *Urtica dioica* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres., *Polypodium vulgare* L., *Asplenium trichomanes* L. In 3 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{30}$ wachsen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Geranium Robertianum, Urtica dioica, Lactuca muralis, Asplenium trichomanes. Am Ende bei $L = \frac{1}{72}$ kommt nur mehr *Asplenium trichomanes*, jedoch noch sehr üppig, mit großfiederigen, sattgrünen, reichlich fruchtenden Wedeln vor. *Geranium Robertianum* dringt hier tiefer ein, als dem von Wiesner nach Beobachtungen in Friesach (Kärnten, 637 *m*) aufgestellten Minimum des Lichtgenusses dieser Pflanze $\left(L_{min} = \frac{1}{25}\right)$ entspricht. Doch habe ich anderorts die Pflanze auch noch bei geringeren Intensitäten blühend angetroffen.

XVI. Höhle oberhalb Schloß Freyenstein (Steiermark).

Zur Linken dieses im Eingange des oberen Tollinggrabens liegenden Schlößchens ragen steile Kalkfelsen auf, welche dem in VIII genannten Höhenzuge angehören. Dort befindet sich in 750 *m* Höhe der gegen Süden gerichtete 9 *m* breite, 3 *m* hohe Eingang einer Höhle von 10·4 *m* Tiefe. Hinter dem Portale steigt die Höhe auf 5 *m*. Der Boden, bis 6 *m* Tiefe humös, steigt nach 4 *m* stark an. Stellenweise tropft Wasser von der Decke. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2}$ (25. IX. 1909): *Corylus Avellana* L., *Berberis vulgaris* L., *Erysimum Pannonicum* Cr., *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Cyclamen europaeum* L., *Salvia glutinosa* L., *Verbascum nigrum* L., *Campanula rapunculoides* L., *Reseda lutea* L., *Lonicera Xylosteum* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Sambucus nigra* L., *Achillea Millefolium* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres., *Asplenium trichomanes* L. In 1·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{3}$ wuchsen an der rechten Wand *Asplenium trichomanes* und *Asplenium Ruta muraria*; in 2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{5}$ zwei 0·5 *m* hohe Sträucher von *Sambucus nigra*, reich beblättert, *Lonicera Xylosteum* (beerentragend), *Lactuca muralis* (blühend), *Taraxacum officinale* Wigg., an Steinen *Isopterygium depressum* (Bruch) Mitt. und links an der Wand *Asplenium trichomanes*; in 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{25} - \frac{1}{30}$ *Lactuca muralis* (blühend), *Rubus Idaeus* L, dessen Zweige und Blätter größtenteils flach am Boden ausgebreitet waren (der hier stark ansteigt), *Urtica dioica, Asplenium trichomanes* und *Isopterygium depressum*; in 5 *m* Tiefe waren zahlreiche Jugendformen von *Asplenium trichomanes* angesiedelt. In 6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{50} - \frac{1}{65}$ stand *Lactuca muralis* (Phanerogamengrenze), an der rechten Wand *Asplenium trichomanes*; in 6·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{215}$ gedieh nur mehr *Asplenium trichomanes*, meist steril, und *Isopterygium depressum*. An der Höhlendecke war in 1 *m* Tiefe ein Exemplar von *Asplenium trichomanes*, auf Unterlicht $\left(L = \frac{1}{180}\right)$ eingestellt, fertil, angesiedelt. Blätter und Wedel sämtlicher anderer Innenpflanzen waren genau nach dem Vorderlichte orientiert und euphotometrisch, die Unterschiede in der Ausbildung der Wedel von *Asplenium trichomanes* außen und innen dieselben wie in III. und VIII.

XVII. Höhle östlich voriger.

Östlich voriger Höhle und wenig tiefer als dieselbe liegt eine zweite, 15 *m* tiefe, deren 2 *m* hoher und ebenso breiter Eingang gleichfalls nach Süden gewendet ist. Vor demselben stehen zwei mächtige Fichten, ein mannshoher Hollunderstrauch, Berberitzen und Tollkirschen, wodurch das den Eingang treffende Außenlicht stark geschwächt wird. Außenvegetation, $L = \frac{1}{6} - \frac{1}{7}$ (25. IX. 1909): Außer

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

den eben genannten noch *Salvia glutinosa* L., *Campanula rapunculoides*, *Erysimum Pannonicum* Cr., an der Felswand *Moehringia muscosa* L., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L. Der Hollunderstrauch wurzelt schon in der Höhle (in 1·5 *m* Tiefe), aber seine armdicken Äste sind horizontal aus derselben 2 *m* weit herausgebogen. Vertikale, schwache Äste sind zwar vorhanden, aber abgestorben. Die meisten Tollkirschenzweige liegen dem Boden an, — ein ungewohnter Anblick, aber erklärlich, da ihnen das Vorderlicht zu schwach ist und sie sich nach dem ihnen von einem größeren Himmelsausschnitte über ihnen zufließenden Oberlichte orientieren. Ein derartiges Verhalten ist speziell bei Pflanzen am Fuße hoher Felswände, die von einer gegenüber liegenden Waldlisière u. dgl. beschattet werden, häufig zu beobachten. Die Tollkirschenblätter waren — durch Drehung der Internodien — zweizeilig angeordnet und so in eine Horizontalebene gebracht. (*Gentiana asclepiadea* L. zeigt im Waldschatten dasselbe.) Die Tollkirschen trugen reichlich Früchte und zum Teil auch noch Blüten. In 2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{20}$ wächst reichlich *Stellaria media* L. (blühend), außerdem *Lactuca muralis*, ein niedriger Strauch von *Berberis vulgaris* und *Cystopteris fragilis*. In 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{64}$ erreichen die Phanerogamen mit *Lactuca muralis* ihre Grenze.

In 8 *m* Tiefe beschränkt sich die Vegetation auf einen grünen Anflug an der Lichtseite von Gesteinstrümmern (Algen), der auch in 13 *m* Tiefe noch auftritt, woselbst die Lichtintensität nicht über $\frac{1}{500}$ beträgt.

XVIII. Drachenhöhle bei Mixnitz (Steiermark).

Diese Höhle liegt $1^1/_2$ Stunden oberhalb Mixnitz in 950 *m* Seehöhe in der Westwand des Rötelstein. Von dem gewaltigen, zirka 8 *m* hohen und 15 *m* breiten Portal zieht die Höhle 117 *m* in gerader Richtung einwärts, worauf sie nach rechts umbiegt. Soweit reicht auch das Licht. Höhe und Breite bleiben ziemlich konstant, nur letztere erweitert sich in 36 *m* Tiefe auf etwa 18 *m*, um dann wieder abzunehmen. Der Boden steigt nur ganz allmählich an. Den Höhleneingang beschatten vier mächtige Fichten nebst niedrigeren Buchen, Bergahornen und Haselsträuchern, sowie eine reiche Staudenvegetation. Außenvegetation, $L = \frac{1}{5}$, diffuses Licht (13. X. 1909): *Urtica dioica* L., *Rubus Idaeus* L., *Chenopodium bonus Henricus* L., *Chelidonium maius* L., *Aegopodium Podagraria* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Geranium Robertianum* L., *Senecio nemorensis* L., *Arctium Lappa* L., *Taraxacum officinale* Wigg., davon *Rubus* und *Urtica* in nahezu mannshohen Exemplaren. Vereinzelt treten auch *Berberis vulgaris* L. und *Acer Pseudoplatanus* auf. Bis zu 2·7 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{8}$ gehen alle angeführten Pflanzen, *Acer Pseudoplatanus* ausgenommen. Zwischen 2·7 *m* und 7·2 *m* $\left(\text{woselbst } L = \frac{1}{14}\right)$ wachsen am Boden: *Aegopodium Podagraria*, *Chaerophyllum aureum*, *Bupleurum falcatum* L., *Peltaria alliacea* L., *Campanula Trachelium* L., *Geranium Robertianum* L., *Berberis vulgaris*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, *Arctium Lappa*, *Senecio nemorensis*, *Achillea Millefolium*, davon *Peltaria*, *Campanula*, *Urtica*, *Senecio* in noch 1 *m* hohen Exemplaren; an der rechtsseitigen Felswand wachsen: *Geranium Robertianum*, *Lactuca muralis*, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium Ruta muraria*, *Phegopteris Robertiana*, *Eurynchium striatulum* (Spruce) Br. eur., *Neckera complanata* (L.) Hüb., links vorzugsweise blühende *Moehringia muscosa*-Büsche. Bis zu 10·8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{24}$ dringen ein: *Urtica dioica*, *Chelidonium maius*, *Geranium Robertianum*, *Stellaria media*, *Campanula Trachelium*, *Senecio nemorensis*, *Cirsium Erisithales* (L.) Scop., *Aegopodium Podagraria*, *Berberis vulgaris* (2 *m* hoch), eine Trifoliumspezies, *Cystopteris fragilis*,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Asplenium trichomanes, rechts an den Felsen eine üppige Moosvegetation von: *Neckera Besseri* (Lob.) Jur., *Eurynchium praelongum* (L.) Hedw. Br. eur., *Anomodon viticulosus* (L.) Hook u. Tayl., *Madotheca platyphylla* (Lebermoos). Zwischen 10·8 *m* und 15·3 *m* $\left(\text{woselbst } L = \frac{1}{36}\right)$ wuchsen: *Rosa canina* L. (ein Stock mit 7 Blättern, ohne Früchte), *Stellaria media, Geranium Robertianum, Urtica dioica, Ranunculus Sardous* Cr., *Campanula Trachelium, Senecio nemorensis, Campanula rotundifolia* L. (mit beiderlei Blättern), *Cystopteris fragilis, Asplenium trichomanes,* sowie in 15·3 *m* Tiefe selbst an der linken Felswand: *Anomodon viticulosus* und *Madotheca platyphylla.*

Alle bisher angeführten Arten der Phanerogamen und Farne blühten oder fruchteten; die Moose dagegen waren sämtlich steril. Vereinzelte Stauden von *Senecio* waren auch hier noch 1 *m* hoch.

Zwischen 15·3 *m* und 19·8 *m* $\left(\text{wo } L = \frac{1}{47}\right)$ wuchsen: *Urtica dioica, Geranium Robertianum, Lactuca muralis, Senecio nemorensis* (letztere beide bei 19 *m* noch blühend); links, an feuchten Stellen des Bodens (Tropfwasser!) vegetierte massenhaft *Fegatella conica* Cord., an den Felsen dieser Seite *Asplenium trichomanes, Neckera Besseri, Gymnostomum rupestre, Anomodon viticulosus.* In 21·6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{54}$ waren noch immer blühende Exemplare von *Geranium Robertianum,* auch *Stellaria media* (fruchtend) anzutreffen, wogegen *Lactuca muralis, Senecio nemorensis, Urtica dioica* zwar noch gut vegetierten, aber keine Blüten mehr hervorbrachten. Zwischen 21·6 *m* und 27 *m* war der Boden fast vegetationslos, doch trugen die Seitenwände Farne und Moose: *Asplenium trichomanes, Cystopteris fragilis Fegatella conica.* In 27 *m* Tiefe $L = \frac{1}{90}$ stand ein nicht blühendes Exemplar von *Lactuca muralis* mit vier Blättern, an Steinen wuchsen *Cystopteris fragilis* und *Isopterygium depressum* (Bruch) Mitt. (Übergang zur Höhlenform). Zwischen 27 und 31 *m* stand eine junge Pflanze von *Geranium Robertianum* mit zwei Keim- und 3 Stengelblättern. Zwischen 31 und 35 *m* $\left(\text{woselbst } L = \frac{1}{180}\right)$ fand ich *Neckera Besseri* und *Plagiochila interrupta* (Nees.) Dum. In 36 *m* Tiefe wuchs *Cystopteris fragilis,* sehr zart und steril. Zwischen 36 und 40 *m* wuchsen: *Fegatella conica, Cystopteris fragilis, Asplenium trichomanes* (zum Teil fertil). In 41·5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{370}$ gedieh *Fegatella conica, Asplenium trichomanes* (steril) und *Isopterygium depressum* Bruch.) Mill. (Übergangsform). In 49 *m* Tiefe fand ich ein verkümmertes steriles Exemplar von *Asplenium trichomanes.* In 56 *m* Tiefe $L = \frac{1}{1380}$ (?) wuchsen mehrere zum Teil abgestorbene Stöcke dieses Farnes an der rechtsseitigen Felswand, daneben auch sterile Jugendformen desselben, sowie *Isopterygium depressum* (Bruch.) Mill. var. *cavernarum.* In 65 *m* Tiefe trugen Gesteinsblöcke an ihrer Vorderseite grüne Anflüge, die auch in 87 *m* Tiefe noch auftraten. In 65 *m* Tiefe war nach einer Expositionszeit, welcher eine Intensität von etwa $\frac{1}{1800}$ (?) entsprach, der Vergleichston noch immer nicht erreicht. Diese Oberflächenvegetation der Felsen bestand aus einzelligen Algen (Cyanophyceen: *Gloeocapsa?*). Das Licht reicht bis 117 *m.* Die Grenze der normalen Entwicklung der Phanerogamen liegt in 27 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{90}$ (*Geranium Robertianum* in 31 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{180}$ ist wohl nicht weiter entwicklungsfähig). Der Höhlenboden wird besonders in weiterer Entfernung vom Eingange, von rotbraunem Höhlenlehm gebildet, in dem sich stellenweise durch Tropfwasser verursachte seichte Gruben befinden. Die Seitenwände sind sehr feucht. Zukal fand, wie schon erwähnt, »etwa fünf Schritte links vom Eingange das Gestein stellenweise mit einer *Trentepohlia*-Art

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

überzogen, auf welcher nesterförmig die *Ascus*-Form von »*Opegrapha rupestris* var. *dolomitica*, bei $L = \frac{1}{96}$ aufsaß«, und schätzt darnach das Minimum des Lichtgenusses exogener Flechten auf etwa $\frac{1}{100}$. Die Vegetation der Drachenhöhle ist mit 34 Arten grüner Pflanzen (21 Phanerogamen, vier Farne, sieben Laubmoose, zwei Lebermoose, Algen und Flechten nicht gerechnet) als ungewöhnlich reichhaltig zu bezeichnen. Der euphotometrische Charakter der Assimilationsorgane war durchwegs deutlich ausgeprägt.

XIX. Höhle in der Traning nächst Friedauwerk bei Vordernberg.

In dem zwischen Klamm und Silbersberg gelegenen Graben der »Traning« befindet sich in zirka 900 *m* Höhe eine kleine Höhle im Kalkgestein. Der 4·5 *m* hohe, 6 *m* breite Eingang liegt gegen Süden. Die Tiefe beträgt 10 *m*. In 6 *m* Tiefe verringert sich Höhe und Breite auf je 2 *m*, in 8 *m* Tiefe liegt die Höhlendecke nur mehr 1 *m* über dem Boden. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2 \cdot 5}$ (4. V. 1910): *Berberis vulgaris* L., *Anemone Pulsatilla* L., *Urtica dioica* L., *Fragaria vesca* L., *Rosa canina* L., *Rumex Acetosa* L., *Saxifraga Aizoon* Jacq., *Saxifraga Burseriana* L., *Erica carnea* L., *Sempervivum montanum* L., *Arctium Lappa* L., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L., Gräsern, und in etwas größerer Entfernung auch *Helleborus niger* L. Bis 2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{4 \cdot 8}$ wuchsen am Boden: *Fragaria vesca, Rubus Idaeus, Rumex Acetosa, Urtica dioica, Arctium Lappa, Lactuca muralis*, sowie Gräser; an der linken Wand *Asplenium trichomanes*, rechts eine *Mnium*-Art und *Fegatella conica*. Bis 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{7 \cdot 2}$ dringen ein: *Urtica dioica, Campanula rapunculoides* L., *Arctium Lappa, Cystopteris fragilis* (am Boden), links an der Wand *Sedum album* (später blühend gefunden), *Lactuca muralis, Asplenium trichomanes*, rechts *Asplenium Ruta muraria* und *Mnium*. Die Höhlendecke zeigte in dieser Tiefe einen grünen Anflug (Algen?). Bis 6 *m*, $L = \frac{1}{12 \cdot 8}$ fand ich am Boden: *Urtica dioica, Stellaria media* (blühend), *Cirsium arvense* Scop., *Lactuca muralis*, links an der Wand *Asplenium trichomanes, Asplenium viride, Solorina saccata*. Bis 8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{20}$ gedeiht *Lactuca muralis, Urtica dioica, Asplenium trichomanes, Solorina saccata*; ebenso sind diese Pflanzen nebst *Cystopteris fragilis* und *Fegatella conica* am Höhlenende bei $L = \frac{1}{35}$ zu finden. Der Boden ist trocken, eben, humös. An einer Stelle der Decke wächst *Asplenium trichomanes*, auf Unterlicht $\left(L = \frac{1}{144}\right)$ eingestellt, fertil. Einer meiner Schüler und Begleiter auf meinen Höhlenexkursionen, der die Höhle im September 1910 wieder aufsuchte, fand vor dem Eingange auch *Asperula cynanchica* L., *Cynanchum Vincetoxicum* (L.) R. Br. nebst hohem Graswuchse. In 3 *m* Tiefe fand er in einer geraden Linie quer durch die Höhle zahlreiche 1 *m* hohe Disteln, *Cirsium arvense*, gegen den Eingang unter 45 bis 50° (von der Vertikalen aus gerechnet) geneigt. In 4 *m* Tiefe betrug dieser Winkel 50°, in 6 *m* 60 bis 75°; noch tiefer rückwärts stehende Disteln lagen direkt dem Boden an. *Arctium Lappa* in 4 *m* Tiefe trug damals reichlich Früchte. Zwischen 4 und 5 *m* wuchs *Rubus Idaeus* ($^1/_2$ *m* hoch), zwischen 6 und 7 *m Sambucus nigra* und *Lactuca muralis*, blühend. *Cirsium arvense* zeigt hier sehr schön den mit abnehmender Beleuchtungsstärke bei einseitiger Lichtzufuhr immer

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stärker werdenden positiven Heliotropismus der Stengel. Für *Sedum album* hat Wiesner in Friesach als normalen Lichtgenuß $L = 1 - \frac{1}{11}$ ermittelt; bis $\frac{1}{38}$ vegetiert die Pflanze, ohne zu blühen: anomales Minimum).

XX. Höhle südöstlich voriger.

Unfern voriger liegt eine 2 *m* breite, 1 *m* hohe, 8·5 *m* tiefe Spalte, gleichfalls gegen Süden offen. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2 \cdot 6}$ (4. V. 1910): *Juniperus communis* L., *Anemone Pulsatilla, Rosa canina* L., *Rubus Idaeus* L., *Fragaria vesca* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Globularia cordifolia* L., *Erica carnea* L., *Saxifraga Aizoon* Jacq., *Primula Auricula* L., *Euphorbia Cyparissias* L., *Chamaebuxus alpestris* Spach., *Lactuca muralis* (L.) Fres., *Achillea Millefolium* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Sesleria coerulea* (L.) Host., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L. Bis 1 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{3 \cdot 2}$ wachsen: *Campanula rapunculoides* L., *Lactuca muralis, Asplenium trichomanes*; bis 2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{8}$: *Lactuca muralis, Urtica dioica, Geranium Robertianum, Euphorbia Cyparissias, Asplenium trichomanes, Cystopteris fragilis*; in 3 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{16}$ wachsen: *Geranium Robertianum, Cystopteris fragilis, Fegatella conica*; in 4 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{28}$ nur *Asplenium trichomanes* und *Isopterygium depressum* (Bruch) Mitt. Bei 4·5 *m* war die linke Seitenwand durch Tropfwasser sehr feucht, in welchem eine spangrüne Gallerte von Algen $\left(1 \cdot 5\ m \text{ über dem Boden } L = \frac{1}{400}\right)$ herabhing. In 5 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{64}$ wuchs am Boden *Isopterygium depressum*; in 7 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{250}$ bedeckte das Erdreich ein spangrüner, pulveriger Überzug von vorläufig unbestimmter Natur. Mein früher erwähnter Begleiter fand im September 1910 vor dem Eingange *Bupleurum falcatum* L. und *Alectorolophus minor* (Ehr.) Wimm. et Grab., 1·5 *m* einwärts am Höhlenboden *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop., *Asperula cynanchica* L., sowie zwei Exemplare einer *Orobanche*-Art.

XXI. Odelsteinhöhle bei Johnsbach (Steiermark).

Der Höhleneingang liegt in zirka 1100 *m* Seehöhe gegen Südosten, ist 1·8 *m* hoch und 2 *m* breit; nach 3·3 *m* Tiefe ist eine Tür (Lattengerüst) eingebaut; knapp vor dem Eingange führt ein Lawinengang zu Tal. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2 \cdot 3}$ (15. V. 1910), an den Felsen: *Asplenium trichomanes* L., *Leucodon sciuroides* (L.) Schwägr., *Eucalypta vulgaris* Hoffm. (fertil) und Gräser; im Lawinengange: *Petasites niveus* (Vill.) Baumg., *Cardamine trifolia* L., *Mercurialis perennis* L. Knapp vor dem Eingange wachsen am Boden *Lamium maculatum* L. und *Urtica dioica*. 1 *m* einwärts der Wölbung, $L = \frac{1}{7}$ wuchsen *Urtica dioica, Arabis sp.*; an der Decke $\left(L = \frac{1}{180}\right)$ ein Moos; 2 *m* einwärts, $L = \frac{1}{16}$ *Arabis*; 3 *m* vom Eingange entfernt, wuchs an der Decke das eben erwähnte Moos, welches auch in einem hier etwa 4 *m* aufwärts ziehenden Kamin bis zu 2·5 *m* Höhe angesiedelt war $\left(\text{Unterlicht, } L = \frac{1}{220}\right)$; am Boden in 3·2 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{60}$, *Urtica dioica*. Zwischen 4 bis 5 *m* Tiefe, also bereits hinter der erwähnten Tür, bei $L = \frac{1}{80}$

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und $\frac{1}{190}$ zeigte sich derselbe spangrüne Überzug am Boden wie in XX, und trat auch in 6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{500}$ auf; gleichzeitig, in Ritzen der rechtsseitigen Felswand, ein Laubmoos. In 10 *m* Tiefe waren nur mehr graugrüne Flecken an der Vorderseite von Steinen zu erkennen, bei einer unbestimmten Lichtintensität. Der Boden ist bis 6 *m* erdig, feucht, eben, fällt nach 20 *m* merklich. Das Licht reicht bis etwa 30 *m*.

XXII. Höhle auf der Klamm bei Vordernberg.

Im Zuge der Klamm liegt in zirka 1100 *m* Seehöhe das 6·5 *m* breite, 4 *m* hohe Portal einer 20 *m* tiefen Höhle, gegen Südwesten gerichtet. Außenvegetation, $L = \frac{1}{1 \cdot 5}$ (18. V. 1910): *Carex praecox* Schreb., *Pinus montana* Mill., *Helleborus niger* L., *Juniperus communis* L., *Chelidonium maius* L., *Fragaria vesca* L., *Rosa canina* L., *Potentilla Clusiana* Jacq., *Astragalus glycyphyllos* L., *Campanula rapunculoides* L., *Primula Auricula* L., *Gentiana vulgaris* Neilr., *Erica carnea* L., *Mercurialis perennis* L., *Myosotis silvatica* Hoffm., *Rhodothamnus Chamaecistus* (L.) Rchb., *Bupleurum falcatum* L., *Urtica dioica* L., *Arctium Lappa* L., *Cirsium arvense* Scop., *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium Ruta muraria* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., *Eucalypta vulgaris* Hoffm. (fertil; steigt selten zu subalpinen oder alpinen Höhen an). Bis 2 *m*, $L = \frac{1}{6 \cdot 6}$ wachsen: *Urtica dioica, Urtica urens, Geranium Robertianum, Chelidonium maius, Arabis arenosa* Scop., *Dentaria enneaphylla* L., *Carex praecox* Schreb. (blühend), *Campanula rapunculoides, Adenostyles glabra, Lilium Martagon* L., mit *Dentaria* gemischt, im Schatten eines noch weiter einwärts wurzelnden stattlichen Stockes von *Sambucus nigra,* ferner *Cystopteris fragilis, Phegopteris Robertiana, Fegatella conica, Hygroamblystegium filicinum* (L.) Loe. In 4 *m* Tiefe $L = \frac{1}{13}$ (die Breite sinkt auf 2 *m*), wachsen: *Chelidonium maius, Stellaria media, Dentaria enneaphylla, Geranium Robertianum, Galium silvaticum,* der erwähnte Hollunder (3 *m* hoch, mit drei stark positiv heliotropischen, etwa 2·5 *m* weit gegen den Eingang sich streckenden Hauptästen, aber auch zahlreichen Vertikalsprossen), *Fegatella conica, Hygroamblystegium filicinum*; am Felsen rechts *Asplenium Ruta muraria.* Bis 6 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{24}$ finden sich: *Dentaria enneaphylla, Geranium Robertianum, Sambucus nigra* (2 *m* hoch), gleichfalls stark positiv heliotropisch, *Cystopteris fragilis, Asplenium trichomanes, Fegatella conica* und eine Erdalge. In 8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{40}$ wuchsen noch *Dentaria enneaphylla* (blühend) und *Geranium Robertianum* (Phanerogamengrenze), außerdem *Cystopteris fragilis* und *Fegatella conica.* Bis 10 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{80}$ trafich: *Asplenium trichomanes, Cystopteris fragilis, Fegatella conica, Mnium stellare* Reich., *Gymnostomum rupestre* Schleich., letztere beide auch in 12 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{105}$, an Steinen. In 14 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{120}$ wuchs *Isopterygium depressum* (Bruch) Mitt. an Steinen. In 16 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{150}$ fand sich ein junges Exemplar von *Cystopteris fragilis* und am Felsen *Asplenium trichomanes* (fertil). Bis 18 *m*, $L = \frac{1}{170}$ war an feuchten Stellen zahlreich *Fegatella conica,* an Steinen *Asplenium trichomanes* (fertil) und *Pedinophyllum interruptum* Lindb. Am Höhlenende, $L = \frac{1}{300}$ (1·8 *m* über dem Boden), wuchsen noch junge, sterile Exemplare von *Asplenium trichomanes,* ferner

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Pedinophyllum interruptum und *Lejeunia cavifolia* Lindb. Im Vordergrunde der Höhle läßt sich, an der rechten Seite, eine deutliche Anordnung der Vegetation in drei Stockwerken erkennen. Das unterste wird gebildet von *Fegatella* und *Hygroamblystegium*, das mittlere von *Dentaria, Urtica, Chelidonium, Lilium, Phegopteris, Cystopteris*, das oberste von *Sambucus*, in dessen Schatien die angeführten Pflanzen wachsen. Die Blätter sämtlicher Pflanzen sind euphotometrisch, die Blattstiele, besonders von *Dentaria* und *Sambucus*, stark positiv heliotropisch. Aus dem Vorkommen von *Dentaria enneaphylla* und *Lilium Martagon* in der Höhle läßt sich mit Sicherheit schließen, daß der jetzt abgeholzte Hang unterhalb derselben früher mit Buchen (und Fichten) bestanden war (Waldzeugen und Buchendeuter). Kissling fand *Dentaria enneaphylla* im Buchenwalde bis zu $L = \frac{1}{20}$ (Minimum?) blühend.

Bei Höhlenpflanzen sind solche Abweichungen von dem in der Natur beobachteten Minimum ihres Lichtgenusses nicht selten und werden später zu erklären sein. Schon zu Beginn meiner Höhlenforschungen beabsichtigte ich auch dem Zustande der grünen Höhlenvegetation während der Winterruhe Aufmerksamkeit zu schenken, konnte dies aber bis jetzt nur zum Teile verwirklichen. Am 19. XI. 1910 suchte ich zu diesem Zwecke die Klammhöhle wieder auf. Die Umgebung des Portales war tief verschneit, in die Hälfte der Höhle geringe Mengen Schnees eingeweht. Die Außenvegetation war, soweit sie

Fig. 2.

Sambucus nigra L. $\left(L = \frac{1}{6 \cdot 6}\right.$, Klammhöhle, XXII, mit drei stark positiv heliotropischen Hauptästen *A*, *B*, *C*, und zahlreichen Vertikalsprossen *(s)*.$\left.\right)$ Schemabild.

aus sommergrünen Arten bestand und unter der Schneedecke sich dies feststellen ließ, zum größten Teil in ihren oberirdischen Organen abgestorben oder in ihrer Entwicklung sistiert. Am Höhlenboden dagegen fand ich, frei oder höchstens von einer unter den Strahlen der Mittagssonne zerfließenden dünnen Schneekruste bedeckt, frische, grüne Blätter von *Campanula rapunculoides, Adenostyles glabra, Chelidonium maius, Urtica dioica, Geranium Robertianum, Bupleurum falcatum.* Letztere beide blühten sogar! Der erste, in 4 *m* Tiefe stehende Hollunder trug noch zahlreiche grüne, aber schlaff herabhängende, erfrorene

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blätter; der zweite, in 6*m* Tiefe, hatte noch wenige, aber frische Blätter. *Asplenium trichomanes, Fegatella conica,* sowie die Moose vegetierten normal wie sonst. Während die Temperatur am Höhlenportale, je nach der Bedeckung der Sonne beträchtlich (innerhalb einer Viertelstunde zwischen 0° C und + 2° C) schwankte, war sie am Höhlenende fast konstant (+ 1° C bis 1·5° C), da bis dorthin weder die direkte Sonnenstrahlung, noch auch kalte Winde vordringen können. Ob der Vorteil, in dem sich die angeführten grünen Pflanzen gegenüber den anderen durch Verlängerung ihrer Vegetationsperiode befinden, nicht etwa durch Nachteile in anderer Hinsicht wieder aufgewogen werde, wird später zu erörtern sein. Jedenfalls wäre es auch wünschenswert, die Zeit und Art des Erwachens der Höhlenvegetation im Frühjahre kennen zu lernen, worauf ich in Zukunft besonders zu achten gedenke.

XXIII. Katerloch bei Dürnthal nächst Weiz (Oststeiermark).

Diese Höhle liegt im Übergangskalk des Sattelberges zwischen der Raabklamm und Weizklamm in zirka 900*m* Höhe. Nach Janisch, Lexikon von Steiermark, I. Bd., Graz 1878, «ziert eine üppige Vegetation, besonders von Moosen, das Portal derselben, während tiefer in die Wölbung hinein jede Spur von Gewächsen verschwindet und nur ein grünlicher Anflug an den grauen Kalkwänden sich noch wahrnehmen läßt.« Die Dimensionen des Portals, 30 *m* Breite und 24 bis 30 *m* Höhe, sind gigantische zu nennen. Der Boden zieht unter zirka 30° abwärts bis zirka 190 *m*, wo sich dann, ein — nach obiger Quelle — zirka 180 *m* tiefer Schacht auftut. Das Portal ist von Fichten umstanden und nach Südwesten gerichtet.

Außenvegetation, $L = \frac{1}{12}$ (2. VII. 1910, mittags, Schatten): *Ranunculus Sardous* Cr. (blühend), *Stellaria Holostea* L. (blühend), *Urtica dioica* L., *Fragaria vesca* L., *Trifolium alpestre* L.?, *Lamium luteum* (Huds) Krock (blühend), *Veronica montana* L. (blühend), *Geranium Robertianum* (blühend), *Galium silvaticum* L., *Gentiana asclepiadea* L., *Cyclamen europaeum* L., *Senecio nemorensis, Lactuca muralis* L., *Polypodium vulgare* L., *Asplenium viride* Huds, *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., sämtlich unter Fichten. Die Höhle wird im Sommer von zahlreichen Kühen aufgesucht, welche in der Mittagshitze sich dort auf dem feuchtkühlen Boden lagern. Infolge dessen ist dieser so sehr mit Exkrementen gedüngt, daß es stellenweise nicht geringe Mühe kostet, sich durch diesen Morast durchzuarbeiten. Bis 8 *m*, $L = \frac{1}{26}$, wachsen: *Ranunculus Sardous* Cr. (blüh.), *Chelidonium maius, Stellaria Holostea, Geranium Robertianum* (sämtlich blühend), *Urtica dioica, Glechoma hederacea, Senecio nemorensis,* sehr zahlreich *Chrysosplenium alternifolium* L., selten *Myosotis silvatica* Hoffm. (blühend), endlich *Cystopteris fragilis, Fegatella conica, Eurynchium striatulum* Schmpr., *Cirrhiphyllum crassinervium* L. u. Fl., *Thuidium tamariscinum* Br. eur. Diese Pflanzen, wie auch die folgenden, waren zum größten Teile auf die für das Vieh unwegsamen und daher von ihrem Dünger ziemlich verschonten Stellen zwischen herumliegenden Felsblöcken beschränkt. In 16 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{42}$ traf ich: *Glechoma hederacea, Fegatella conica, Mnium rostratum* Schrad., eine *Bryum*-Art, *Cirrhiphyllum crassinervium, Oxyrrhynchium praelongum* Warnst., ganz besonders üppig aber und eminent positiv heliotropisch, wie gekämmt vom Felsen gegen den Eingang abstehend und vor Nässe triefend: *Hygroamblystegium filicinum* (L.) Loe. In 24 *m* Tiefe $L = \frac{1}{55} - \frac{1}{60}$ wächst *Glechoma hederacea* (Phanerogamengrenze), außerdem *Fegatella conica, Cirrhiphyllum crassinervium, Mnium marginatum* P. B., *Oxyrrhynchium praelongum, Hygroamblystegium filicinum.* In 32 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{80}$ wachsen *Fegatella conica, Oxyrrhynchium praelongum,* ebenso in 40

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und 48 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{105}$, beziehungsweise $\frac{1}{125}$. In 56 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{150}$ siedelt auf einem hereingebrachten, abgestorbenen Fichtenstamme *Brachythecium velutinum* Br. eur., desgleichen am Fuße von Felsen in 64, 72, 80 und 100 *m* Tiefe bei $L = \frac{1}{175}, \frac{1}{240}, \frac{1}{400}$. In 100 *m* Tiefe, wo eine Intensitätsbestimmung nicht mehr vorgenommen werden konnte, waren noch vielfach grüne Flecken hoch oben an der Wölbung zu bemerken.

In 40 *m* Tiefe erhebt sich in der Mitte der Höhlenbreite ein Felsenpfeiler. Rechts davon setzt eine seichte Nische weiterem Vordringen bald eine Grenze, während links der Boden sehr steil noch weit zur Tiefe zieht, um mit dem erwähnten Schacht zu enden. An den Wänden hängen vielfach graue, moosbewachsene Stalaktiten. Die rechte Hälfte der Höhle ist sehr reich an Tropfwasser, die linke zahlreicher Risse und Klüfte wegen fast unzugänglich und mehr minder vegetationslos. Im Sommer 1836 bestimmten Professor Schrötter und Gintl, bei einer Lufttemberatur von 16·1° R im freien, diese gleich unter dem Portal mit 6·75° R, während die kaum 100 Schritte tiefer liegende Quelle nur +0·3° R aufwies und die untersten zugänglichen Wände stellenweise sogar mit einer Eisrinde belegt waren. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft wurde mit 42%, das heißt 0·8 Gran Wasser in einem Kubikfuß Luft, bestimmt. Professor P. L. Angerer (Kremsmünster) gibt für *Thuidium tamariscinum* $L = \frac{1}{4} - \frac{1}{14}$ an (Wiesner, Lichtgenuß, p. 162).

XXIV. Pivka jama nächst Nußdorf bei Adelsberg.

Der nach Norden gerichtete Eingang dieser Höhle liegt am Grunde eines 11 *m* tiefen Trichters, der sich auf einer Blöße in lichtem Buchenbestande in zirka 550 *m* Seehöhe öffnet. Außenvegetation, $L = \frac{1}{2 \cdot 5}$ (12. VII. 1910): *Actaea nigra* (L.), *Majanthemum bifolium* (L.) DC., *Platanthera bifolia* (L.) Rchb., *Daphne Mezereum* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Geranium nodosum* L., *Cyclamen europaeum* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Hedera Helix* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres, davon *Geranium* und Cyclamen blühend. In 5·5 *m* Tiefe wuchsen auf einer quer durch den Trichter ziehenden Felsbrücke, bei $L = \frac{1}{8}$: *Asarum Europaeum* L., *Hedera Helix, Lathyrus vernus, Oxalis Acetosella* L., *Lactuca muralis, Polypodium vulgare, Asplenium trichomanes, Ctenidium molluscum* Mitten. In 8 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{30}$ wuchsen: *Oxalis Acetosella, Lactuca muralis, Asplenium trichomanes* (fertil), *Mnium undulatum* (L.) Weis, *Thamnium alopecurum* (L.) Br. eur. In 9·5 *m* Tiefe lag ein hineingeworfener Buchenstamm, schräg an die Wand gelehnt, auf dessen Rinde bei $L = \frac{1}{68}$ *Thamnium alopecurum, Leucodon sciuroides* (L.) Schwägr. und *Plagiochila interrupta* (Nees) Dum. angesiedelt waren. In 11 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{220}$ bedeckten die Felswand am Eingange zur Höhle: *Oxyrrhynchium praelongum* Warnst. und *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw., deren Vegetationsorgane horizontal, wie ein Besatz grüner Spitzen, von der Felswand abstanden. Auch die übrigen Pflanzen waren deutlich nach dem Oberlichte orientiert. Die hier beginnende, horizontal verlaufende Höhle war gleich anfangs dunkel und pflanzenleer, die Temperatur bedeutend erniedrigt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

XXV. Rackbachschlucht bei Adelsberg.

Zwischen Adelsberg und dem Zirknitzersee liegt diese durch ihre herrlichen Naturbrücken bekannte Schlucht, auch Tal von St. Kanzian genannt, welche sich als eine Reihe gewaltiger Einstürze darstellt Im Abstiege von der »kleinen Naturbrücke« in den nordseitig sich öffnenden, zirka 50 *m* tiefen und 20 *m* breiten Einsturzkessel (Höhe des Kesselrandes zirka 550 *m*) beobachtete ich (13. VII. 1910) bei $L = \frac{1}{13}$: *Picea excelsa, Sambucus nigra, Filipendula Ulmara* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L., *Asarum Europaeum* L., *Geranium Robertianum* L., *Acer Pseudoplatanus* L., *Arum maculatum* (?), *Oxalis Acetosella* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres., *Scolopendrium vulgare* Sm., *Asplenium trichomanes* L., *Athyrium Filix femina* (L.) Roth, *Satureja grandiflora* (L.) Scheele. Am Grunde wölbt sich eine Felswand auf, an derem Fuße sich der Bach vorüberwindet und zur Rechten dann in einem finsteren Loche verschwindet, während man links durch ein natürliches Tor in die Fortsetzung der Schlucht gelangt. An den Wänden klettert *Hedera Helix* L. bis zum Rande der Schlucht hinauf, im letzten Drittel blühend. Häufig ist hier auch *Neckera crispa* (L.) Hedw. 8 *m* einwärts der Wölbung, $L = \frac{1}{22}$ wachsen: *Oxalis Acetosella, Stellaria nemorum* L., *Fegatella conica* Cord., *Asplenium viride* Huds., *Asplenium trichomanes* L., *Scolopendrium vulgare* (Länge der Wedel nur $^1/_3$ von den früher erwähnten), *Neckera crispa, Hypnum falcatum* Brid., *Hypnum gravilescens* Bland. 18 *m* einwärts, $L = \frac{1}{40}$ wachsen: *Fegatella conica, Anomodon viticulosus* (L.) Hook u. Tayl.; 26 *m* einwärts $L = \frac{1}{70}$ *Asplenium trichomanes, Neckera crispa* und *Neckera complanata* (L.) Hüb. An der rechten Seite am Bachufer waren zahlreiche Steine von einem prächtigen grünen Reflexlichte so übergossen, daß sie wie mit Algen bedeckt aussahen. 34 *m* einwärts auf dem Geländer des über den Bach führenden Steges zeigte sich grüner Anflug *(Pleurococcus ?)*. In 45 *m* Tiefe, an der Felswand des linken Bachufers fand ich noch verkümmerte *Neckera complanata* bei $L = \frac{1}{240}$.

XXVI. Crna jama bei Adelsberg.

Der nach Nord-Nordost gerichtete 33 *m* breite und 2 *m* hohe Eingang dieser Höhle liegt in der Tiefe eines in zirka 600 *m* Seehöhe gelegenen Kessels. Vegetation im Abstiege (14. VII. 1910): *Picea excelsa, Acer Pseudoplatanus* L., *Lonicera Xylosteum* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus Idaeus* L., *Rosa canina* L., *Urtica dioica* L., *Glechoma hederacea* L., *Paris quadrifolia* L., *Oxalis Acetosella* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Arabis arenosa* Scop., *Lunaria rediviva* L., *Geranium Robertianum* L., *Geranium nodosum* L., *Ranunculus Sardous* Cr., *Stellaria nemorum* L., *Lactuca muralis* (L.) Fres., *Solidago Virga aurea* L., *Gentiana asclepiadea* L., *Lamium luteum* (Huds.) Krook, *Scolopendrium vulgare* Sm., *Athyrium Filix femina* (L.) Roth, *Phegopteris Robertiana* (Hoffm.) A. Br., *Phegopteris Dryopteris* (L.) Fee, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Aspidium lobatum* (Huds.) Sw., *Fegatella conica* Cord.; auf umgestürzten vermodernden Ahornen: *Mnium undulatum* (L.) Weis, *Hylocomium triquetrum* (L.) Br. eur. Nordseitig war an Ahornen auch *Sticta pulmonaria* Ach. häufig. Die Wedel von *Scolopendrium* und *Athyrium* zeichneten sich durch ungewöhnliche Dimensionen aus. (Erstere 60 *cm* lang und 10 *cm* breit, letztere 1·4 *m* lang!) Der Lichtgenuß variierte, nach der Tiefe, von $L = \frac{1}{5} - \frac{1}{8}$. Die Höhle zieht rechts weit hinab, während links ein steil abfallender Schuttkegel schon nach 41 *m* den Hintergrund erreicht.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In Ritzen des Portales hängen Wedel von *Scolopendrium vulgare*, kaum 15 *cm* lang. 9 *m* einwärts, $L = \frac{1}{24}$ wachsen: *Ranunculus Sardous, Impatiens noli tangere* L., *Glechoma hederacea*, *Fegatella conica*, *Thamnium alopecurum* (L.) Br. eur. Im (rechten) Hauptzuge, in 11 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{32}$ wuchs dasselbe Moos. In 16 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{55}$ traf ich Jugendstadien von *Aspidium lobatum* nebst *Timmia bavarica* Hessl.; in 18 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{68}$ *Glechoma hederacea* und *Fegatella conica*, dessen Lappen, vom Erdreich abgehoben, fast vertikal standen, so daß die Rhizoidenbüschel nach rückwärts abstanden. In 20 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{400}$ (die Höhlendecke senkt sich auf fast 1·5 *m* herab), wachsen *Fegatella conica* und *Mnium rostratum* Schrad. In 25 *m* Tiefe traf ich noch Jugendstadien von Farnen, sowie *Thamnium alopecurum* (in der Ausläufer erzeugenden Form, spärlich auch die Bäumchenform). Eine zuverlässige Intensitätsbestimmung konnte hier nicht mehr durchgeführt werden. Links, am Ende des Schuttkegels, in 41 *m* Tiefe, $L = \frac{1}{1000}$(?) wuchsen: *Oxyrrhynchium pumilum* und *Thamnium alopecurum* (nur mehr die Ausläufer bildende Form).

Die natürlichen Bedingungen der Höhlenflora.

1. Wärme.

Nur in Höhlen mit großer Tiefenerstreckung wird man annehmen dürfen, daß daselbst eine konstante Temperatur herrsche, welche, Eishöhlen ausgenommen, der Mitteltemperatur des betreffenden Ortes entspricht; aber auch kleinere Höhlen, Nischen und Spalten erfreuen sich eines milderen, lokalen Klimas, in welchem sie, von dem allgemeinen Zustande der Atmosphäre nicht beeinflußt, sich vor Winterkälte und Sommerhitze und den tödlichen Folgen der Austrocknung schützen, worauf Christ hinweist (Farnkräuter der Schweiz, 1900, p. 15). Nach Schroeter war die tägliche Amplitude der Temperatur an einer offenen Stelle beim Albulahospiz im August 1907 21°, an einer geschützten nur 11·5° (Pflanzenleben der Alpen, p. 671). Als lokale Merkwürdigkeit sei verzeichnet, daß in der Rheinpfalz Höhlen liegen, denen Wasserdampf entströmt, wodurch die Vegetation derselben auch im Winter nicht abstirbt. (Kosmos 1909, Heft 7). Beobachtungen, die Temperatur betreffend, wurden im Vorigen bei X, XI, XXII, XXIII, XXIV, XXVI angeführt.

2. Luftbewegung.

Das erwähnte milde, lokale Klima kommt nicht zum geringsten Teile durch den Windschutz zu stande, dessen sich solche Lokalitäten, zumal bei Südlage, erfreuen. Boden und Luft werden dadurch länger feucht erhalten, die Transpiration vermindert. Pflanzen aus den hintersten, windstillen Räumen solcher Höhlen sind, wie zum Beispiel *Asplenium trichomanes*, gegen Luftströmungen sehr empfindlich und welken beim Transport ungemein rasch. Durchgangshöhlen, wie Frauenmauerhöhle, haben natürlich Luftströmungen.

3. Wasser.

Infolge Sickerwassers und des beschränkten Verdunstungsraumes ist der Wassergehalt des Bodens und der Höhlenluft meist ein beträchtlicher, wenn auch, in derselben Höhle, örtlich und zeitlich schwankend. Am größten ist er zur Zeit der Schneeschmelze, am geringsten im Herbst, vielleicht auch Winter. Übrigens sind viele Höhlenpflanzen, zumal Algen, Moose, Farne an derartige Extreme, speziell an weitgehende Austrocknung, angepaßt (vergleiche II). Für einen, ein gewisses Minimum nicht

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

unterschreitenden konstanten Feuchtigkeitsgehalt der Luft spricht besonders die Algenvegetation an Felsblöcken in den hintersten, halbdunklen Höhlenteilen. Die — meist feuchten — Seitenwände ermöglichen eine oft üppige Moosvegetation. Die an Höhlenpflanzen nicht selten zu beobachtende Verlängerung der Vegetationszeit und speziell der Dauer der Blätter ist sicherlich teilweise durch den Feuchtigkeitsgehalt solcher Standorte bedingt.

4. Boden (Substrat).

Die aus der Verwitterung des Gesteins (meist Kalk) und den Resten ungezählter Pflanzengenerationen hervorgegangene Humusschichte des Höhlenbodens ist weniger für den Artenreichtum, als für die Individuenzahl und Üppigkeit des Pflanzenwuchses ausschlaggebend, wie die vorderen, feuchtschattigen Teile der Drachenhöhle zeigen. Dort tritt als Substrat der Vegetation auch vielfach rotbrauner, in seiner Zusammensetzung und Entstehung der *terra rossa* nahestehender Höhlenlehm auf. Exkremente des Weideviehes bringen, da dann Ruderalpflanzen nie fehlen, eine gewisse Gleichförmigkeit in die Flora von Höhlen, zumal leicht zugänglicher. Während der Höhlenboden Vertreter der verschiedensten Abteilungen grüner Pflanzen beherbergt, dominieren an den Seitenwänden Moose und Farne. Die Höhlendecke ist, wenige später genauer zu besprechende Ausnahmen — Unterlichtpflanzen — abgerechnet, pflanzenleer. Häufig sind an der dem Eingange zugekehrten Seite von Felsblöcken oder Steinen, welche den Boden bedecken oder durchbrechen, Pflanzen angesiedelt. Auf Baumästen, Stämmen oder anderem eingebrachten beziehungsweise in die Tiefe gestürzten Holzwerk findet sich eine teils autochthone, teils vom Höhlenboden auf dieselben übergreifende Vegetation. Für Algen kommt als Substrat endlich noch in Gruben oder Felslöchern sich ansammelndes oder an den Wänden herabsickerndes Wasser in Betracht.

5. Schneedecke.

Mit Ausnahme der vordersten Teile, in welche Schnee eingeweht werden kann, entbehrt die Höhlenvegetation dieser warmhaltenden, vor Verdunstung schützenden und die Vegetationszeit verkürzenden Decke völlig und nimmt dadurch in unseren Breiten eine ganz einzige Stellung ein. Es ist aber anzunehmen, daß der Wegfall derselben durch das milde, lokale Klima einigermaßen ausgeglichen werde; sicherlich wird eine Verlängerung der Vegetationsperiode und damit der Assimilationstätigkeit mit dadurch herbeigeführt. Ob sich — ein Teil der Höhlenpflanzen wenigstens — wie dies Grisch für Pflanzen schneefreier Stellen nachgewiesen hat, durch einen tiefen Winterschlaf, der sie vor zu frühem Austreiben bewahrt, auszeichnet, wird erst zu untersuchen sein.

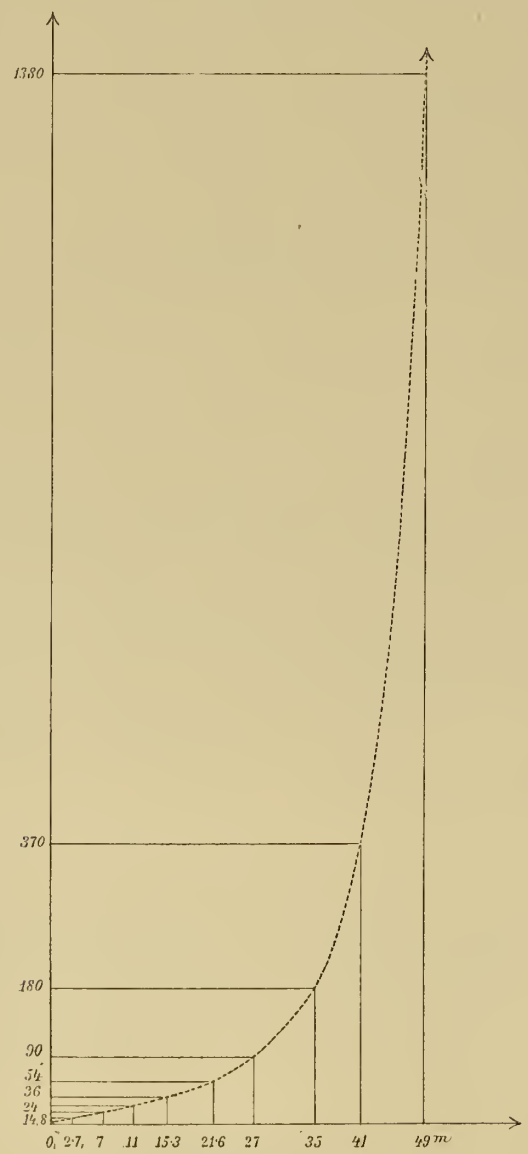
6. Licht.

Wiesner fand in den Tropen im Schatten des tiefsten Palmendickichts bei einer Lichtabschwächung auf $\frac{1}{120}$ keinerlei Vegetation mehr vor; Grasanflüge nur noch bei $L = \frac{1}{100}$. In unseren Breiten beginnt der tote (höchstens sorediale Flechtenanflüge beherbergende) Waldschatten schon bei $L = \frac{1}{90}$. Spärlicher Graswuchs gedeiht daselbst noch zwischen $L = \frac{1}{70} - \frac{1}{90}$. Darüber hinausgehende Lichtreduktionen können auch in unseren schattigsten Wäldern nicht, sondern nur in Klammen und Höhlen zustandekommen. Zukal fand an solchen Standorten noch Flechten (*Collema*, mit endogenem Thallus Steinwandklamm, Niederösterreich, $L = \frac{1}{156}$, und *Opegrapha rupestris* var. *dolomitica*, mit exogenem

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

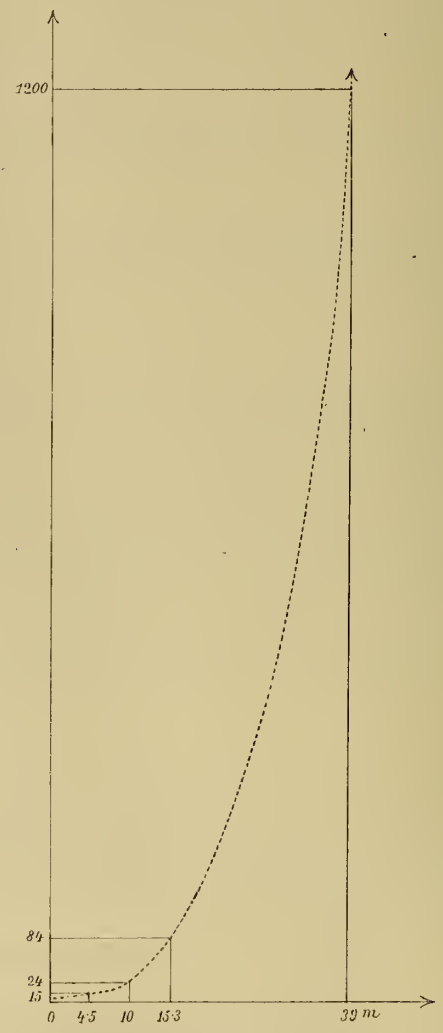
Thallus, Drachenhöhle, Steiermark, $L = \frac{1}{96}$). Es ist von vornherein wahrscheinlich, daß der grüne Pflanzenwuchs in Höhlen, ähnlich wie im Meere, nicht erst in einer gänzlich lichtlosen Region, sondern schon in wesentlich geringerer Tiefe seine Grenze erreiche; immerhin sind die Intensitäten, bei denen grüne Pflanzen in Höhlen vegetierend angetroffen werden, so niedrige, wie man sie sonst nur im Wege des Experimentes auf sie einwirken lassen kann. Wie rasch die Intensität in einseitig beleuchteten Räumen mit der Zunahme der Tiefe sinkt, hat Wiesner gezeigt, der fand, daß die Lichtintensität in einem einfenstrigen Zimmer im vierten Stock eines Hauses, dessen Vis à vis 17 *m* weit entfernt war, unmittelbar am Fenster $\frac{1}{5}$, in 3 *m* Tiefe $\frac{1}{25}$, in 6 *m* Tiefe aber nur mehr $\frac{1}{210}$ des Gesamtlichtes betrug. Das rasche Absinken erklärt sich vor allem daraus, daß in letzterem Falle nur mehr Reflexlicht zur Geltung gelangte.

Fig. 3.



Drachenhöhle.

Fig. 4.



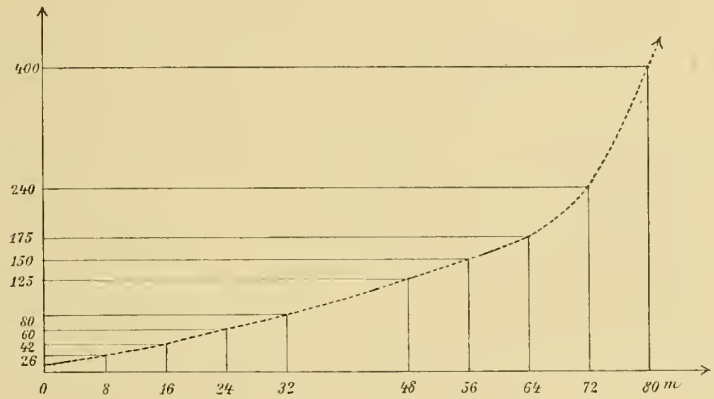
Frauenmauerhöhle (Ost).

An eine auch nur angenähert regelmäßige Abnahme der Lichtintensität in Höhlen ist natürlich nicht zu denken. Form und Farbe der Seitenwände, Neigung des Bodens, Krümmungen im Verlaufe der Höhle, welche nur reflektiertes Licht in die rückwärtigen Teile gelangen lassen, müssen eine starke Zerstreuung und eine oft rapide Veränderung der Lichtintensität zur Folge haben (Fig. 3, 4, 5).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Mit Rücksicht auf die wahrscheinliche Abweichung der lichtempfindlichen Papiere vom Gesetze $Jt = J't'$ bei sehr niedrigen Intensitäten werden solche (weit unter $\frac{1}{100}$ liegende) Werte des Lichtgenusses vorläufig mit Vorbehalt aufzunehmen sein, sich aber nach Feststellung der Größe dieser Abweichung unschwer auf ihren exakten Wert zurückführen lassen. Aber nicht nur, was die Quantität des einstrahlenden Lichtes betrifft, ist zwischen der Höhlenvegetation und zum Beispiel jener des Waldbodens

Fig. 5.



Katerloch.

Graphische Darstellung der Lichtabschwächung in den größten drei untersuchten Höhlen.

Auf der Abszisse sind die Entfernungen (in Metern) vom Eingange, auf der Ordinate die zur Erreichung des Vergleichstones benötigten Zeiten aufgetragen.

Die grüne Vegetation erreicht in der Frauenmauerhöhle (Ost) (wahrscheinlich) bei 39 *m* Tiefe ihre Grenze, während sie in der Drachenhöhle noch bis 87 *m*, im Katerloch bis 100 *m* Tiefe, woselbst aber in beiden Fällen die Lichtgenußbestimmung nicht zu Ende geführt werden konnte, vordringt.

ein bedeutender Unterschied, sondern wohl auch in qualitativer Hinsicht. An der Beleuchtung des Waldbodens sind beteiligt in erster Linie die diffuse Einstrahlung, ferner direktes Sonnenlicht und Sonnenbilder. Das durch die Blattflächen der Krone dringende Licht aber ist nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ, und zwar so verändert, daß es keinerlei oder eine nur höchst minimale physiologische Wirkung hervorzurufen imstande ist. Solches Licht kann keine Kohlensäure-Assimilation, wohl aber noch, wie Wiesner gezeigt hat, zum Beispiel Ergrünen etiolierter Keimlinge bewirken. Ein besonders inniger Zusammenschluß des Blattdaches müßte unter solchen Umständen, da dann fast keine Einlaßstellen für das diffuse Oberlicht übrig blieben, geradezu verhängnisvolle Folgen für die Bodenvegetation haben. Er unterbleibt daher, und mit ihm auch die Erniedrigung der Intensität im allgemeinen auf einen etwa $\frac{1}{90}$ unterschreitenden Wert. Anders in Höhlen, wo sich, unbehinderten Lichtzutritt vorausgesetzt auch in noch so großer Tiefe die Qualität des Lichtes kaum wesentlich ändern dürfte und daher trotz weitestgehender Abschwächung noch Pflanzenwuchs möglich ist. Im Einklange damit scheint es mir zu stehen, daß auch in Zimmern — wo die Verhältnisse ähnlich liegen — Pflanzen bei außerordentlich niedrigen Intensitäten gezogen werden können. (*Aspidistra elatior, Selaginella* behielten nach Wiesner bei $\frac{1}{210}$ einigermaßen ihren normalen Charakter; gut entwickelte Stöcke ersterer blieben sogar bei $\frac{1}{800}$ lange unverändert, obwohl die neu gebildeten Blätter nicht mehr die normale grüne Farbe annahmen).

Die Höhlenpflanzen stehen endlich, gleich den Zimmerpflanzen, für welche Wiesner dies nachgewiesen hat, insoferne unter ganz eigenartigen Beleuchtungsverhältnissen, als bei ihnen das Verhältnis des ihnen zeitweilig zufließenden direkten Lichtes zur diffusen Gesamtbeleuchtung ein

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ganz anderes ist, als bei im Freien vegetierenden Pflanzen. Im Freien ist das Verhältnis des direkten zum diffusen Lichte bei hohen Sonnenständen etwa 2 : 1 (ausnahmsweise 3 : 1), bei einer Zimmerpflanze aber vielleicht 10 : 1, ja 100 : 1. Das direkte Sonnenlicht ist aber dann als geradezu schädlich zu bezeichnen. Denn im Freien strahlt ein Blatt desto mehr Wärme aus, einem je größeren Himmelsstücke es sich gegenüber befindet. Das viel weniger Wärme ausstrahlende Laub einer Zimmerpflanze erwärmt sich daher relativ stark, oft bis zur Verbrennung. In Höhlen habe ich derartige Schädigungen der in den vorderen Teilen angesiedelten Vegetation nicht beobachten können, so daß ich annehmen muß, es bewege sich dieses Mißverhältnis daselbst innerhalb engerer Grenzen oder aber es liege eine im Laufe der Generationen erworbene Anpassung an dasselbe vor. Die in größeren Tiefen angesiedelten Pflanzen stehen, wie übrigens nicht selten die ganze Höhlenvegetation, im ausschließlichen Genusse eines diffusen Lichtes. In der Mehrzahl war die Höhlenvegetation auf Vorderlicht angewiesen; aber auch Lokalitäten mit Oberlichtzufuhr wurden angeführt. In Höhlen mit Vorderlichtzufuhr fällt natürlich die größte Lichtmenge auf eine senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen gedachte Ebene. Diese kann, in seichten Nischen, von der Hinterwand, sonst von stark ansteigendem Boden, der Vorderseite von Steinen, Felsblöcken u. dgl. gebildet werden, die dann meist mit reichlichem Pflanzenwuchse bedeckt sind. Die Bodenvegetation muß trachten, die Blätter beziehungsweise Assimilationsorgane durch positiv heliotropische Krümmungen der Zweige, Blattstiele oder des Thallus in diese Ebene günstigsten Lichtempfanges einzustellen. Gerade darin zeigt sich eine überaus bemerkenswerte Übereinstimmung aller grünen Höhlenpflanzen, unabhängig von ihrer Organisationshöhe, daß ihre Assimilationsorgane, mögen sie nun Zelle (Algen), Thallus (Lebermoose), Wedel (Farne) oder Blätter heißen, ausnahmslos an solchen Orten euphotometrisch im Sinne Wiesner's ausgebildet sind. Seitenwände und Decke von Vorderlichthöhlen sind, der ungünstigeren Beleuchtungsverhältnisse wegen, schwach von Pflanzen besiedelt. Die wenigen, dafür aber umso interessanteren Fälle, in denen speziell an der Höhlendecke, nach Unterlicht orientiert, Pflanzen beobachtet wurden, wurden schon früher hervorgehoben. Während in der Natur, wie Wiesner gefunden hat, im allgemeinen Pflanzen nur innerhalb der Grenzen des normalen Lichtgenusses angetroffen werden und unterbeleuchtete Pflanzen (mit einem zweiten, anomalen Minimum, bei welchem die Blüte unterbleibt und bloßes Vegetieren stattfindet), nur selten zu finden sind (nach Wiesner: *Hedera Helix*, *Geranium pratense*, *Sedum album* und vielleicht manche Gräser), da sie in der Regel durch die Konkurrenz rasch unterdrückt werden, scheinen in Höhlen solche Pflanzen häufiger aufzutreten, wie aus dem Verhalten von *Geranium Robertianum* und *Lactuca muralis* (Drachenhöhle), vor allem aber von *Asplenium trichomanes*, der vielfach nur steril beobachtet wurde, hervorgeht. (Zur Anwendung des Begriffes anomales Minimum auf die Farne halte ich mich berechtigt, da nach Wiesner auch ein Farn, *Acrostichum spicatum*, zwischen $L = \frac{1}{12} - \frac{1}{22}$ nur steril vorkommt.) Der Grund hiefür dürfte darin liegen, daß in den rückwärtigen Höhlenteilen, woselbst solche Individuen am ehesten anzutreffen sind, die Konkurrenz zum größeren Teile fortfällt, da hier vermöge der geringen Beleuchtungsstärke überhaupt nur eine beschränkte Anzahl angepaßter Pflanzen gedeihen kann. Solche unterbeleuchtete Pflanzen, oft inmitten großer, vegetationsloser Flächen stehend, erhalten sich dort und kommen häufig über die ersten Stadien der Wedel- beziehungsweise Blattbildung nicht hinaus. (Stationäre Jugendformen). Ausgesprochenes Etiolement dagegen habe ich, einen einzigen Fall (in IV) ausgenommen, auch in Höhlen nicht beobachtet.

7. Fremde Organismen.

Den Exkrementen des Weideviehes verdanken manche Pflanzen in Höhlen günstige Existenzbedingungen (Ruderalpflanzen) oder direkt die Ansiedelung. Das häufige Auftreten von Pflanzen mit genießbaren Früchten (Nüssen, Beeren), wie *Berberis vulgaris*, *Viburnum Lantana*, *Sambucus nigra*,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lonicera Xylosteum, Corylus Avellana, Quercus Robur in Höhlen ist kein zufälliges, sondern darauf zurückzuführen, daß viele Säugetiere und Vögel in solchem Versteck ihre aus obigen Früchten bestehende Nahrung ungestört zu sich nehmen können, bisweilen selbst Vorräte davon anlegen, auf welche sie später vergessen und die Pflanzen durch ihre Exkremente aussäen. Der Rolle der Insekten bei der Bestäubung der Höhlenpflanzen wird noch später zu gedenken sein.

Systematik der grünen Höhlenvegetation.

Die Innenvegetation der beschriebenen 26 Standorte weist Vertreter der Algen, Flechten, Laub- und Lebermoose, Farne, der ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen auf.

Von den Algen sind es meist Cyanophyceen (*Gloeocapsa*-Arten), welche, gegen Austrocknung sehr resistent, als grüne Krusten an der Lichtseite von Felsen in die größten, von kaum noch meßbaren Teilen des Gesamtlichtes ($L = \frac{1}{1800}$? in XVIII) erhellten Tiefen von Höhlen vordringen. Zukal meint, daß die zusammengeflossenen Hüllmembranen der Cyanphyceen für das Dämmerlicht durch die Fluorescenz des Phycocyans geeignet seien.

Mit wie wenig Licht diese Algen noch auskommen, geht daraus hervor, daß zum Beispiel *Nostoc*-Kolonien unter dem Thallus einer *Solorina* noch am Leben bleiben. Auch Chlorophyceen, als Erdalgen u. dgl. kommen in Höhlen vor.

Auf die Flechtenvegetation habe ich anfangs wenig geachtet. Aber auch später konnte ich trotz eifrigen Suchens nur wenig Flechten in Höhlen finden. (Auch F. Arnold gibt bei der zitierten Beschreibung kleiner Kalkhöhlen in Tirol an, daß die Flechtenvegetation erst außerhalb der Höhle auftrat.) Bis jetzt fand ich in Höhlen nur *Solorina saccata* bei $L = \frac{1}{24}$ (II) und $L = \frac{1}{35}$ (XIX). Von den am Höhlenportal, besonders im Gebirge, oft recht üppig entwickelten Flechten scheinen die meisten ins Höhleninnere entweder gar nicht oder doch nur bis zu sehr geringen Tiefen einzudringen, wohl deswegen, weil durch die Rinde der Flechten mit exogenem Thallus (und diese bilden ja die Mehrzahl) außerordentlich viel Licht absorbiert wird (durch das Rindengewebe von *Sticta pulmonaria* zum Beispiel wird nach Wiesner das äußere Licht auf $\frac{1}{80}$—$\frac{1}{125}$ reduziert). Wenn nun wie in Höhlen schon das auffallende Licht sehr schwach ist, so muß dem weiteren Vordringen exogener Flechten daselbst sehr bald eine unüberwindliche Schranke gesetzt werden, trotzdem der Algenanteil sowohl hinsichtlich der Kohlensäure-Assimilation als auch des Ergrünens mit sehr geringen Bruchteilen des Gesamtlichtes auskommt. Endogene Flechten können, wie schon Zukal gezeigt hat, bedeutend weitergehende Lichtreduktionen ertragen.

Von Laubmoosen habe ich bis jetzt 28 Arten in Höhlen beobachtet. Die in Klammer beigefügte Zahl bedeutet, wie oftmal: *Isopterygium depressum* (7), bis $L = \frac{1}{1380}$? in XVIII, und $L = \frac{1}{1200}$? in II, *Oxyrrhynchium praelongum* (4), *Mnium rostratum* (4), Kosmopolit!, *Hygroamblystegium filicinum* (3), *Neckera complanata* (3), *Timmia bavarica* (3), *Anomodon viticulosus* (2), *Gymnostomum rupestre* (2), *Thamnium alopecurum* (2), *bis* $L = \frac{1}{1000}$?, XXVI, und je einmal *Mnium riparium, Mnium marginatum, Mnium stellare, Mnium undulatum, Bryum capillare, Bryum* sp., *Myurella apiculata, Neckera crispa, Neckera Besseri, Eurynchium striatulum, Eurynchium striatum, Thuidium tamariscinum, Cirrhiphyllum crassinervium, Brachythecium velutinum, Leucodon sciuroides, Fissidens taxifolius, Hypnum falcatum, Hypnum gravilescens, Oxyrrhynchium pumilum* (bis $L = \frac{1}{1000}$?, in XXVI. Letztgenanntes Moos drang

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

demnach (mit *Thamnium alopecurum*) nächst *Isopterygium depressum* am weitesten in Höhlen ein; bei bedeutender Lichtabschwächung $\left(L = \frac{1}{400}\right)$ fanden sich auch noch *Mnium rostratum* und *Brachythecium velutinum*. Der Übergang der Normalform von *Isopterygium depressum* in die Höhlenform vollzieht sich erst bei sehr bedeutender Lichtreduktion. Die Exemplare aus XI $\left(L = \frac{1}{100}\right)$, aus XXII $\left(L = \frac{1}{120}\right)$ und XVIII $\left(L = \frac{1}{370}\right)$, repräsentieren Übergänge zur var. *cavernarum*, die bei $L = \frac{1}{1200}$ (?), II, sowie $L = \frac{1}{1380}$ (?) XVIII, voll ausgeprägt ist.

Von Lebermoosen beobachtete ich vier Arten: *Fegatella conica* (8), bis $L = \frac{1}{400}$ (XXVI) und $L = \frac{1}{370}$ (XVIII), *Plagiochila interrupta* (2), bis $L = \frac{1}{180}$ (XVIII), *Lejeunia cavifolia* (1), bis $L = \frac{1}{300}$ (XXII), *Madotheca platyphylla* (1), bis $L = \frac{1}{36}$ (XVIII).

Farne habe ich in 8 Arten vorgefunden: *Asplenium trichomanes* (17), bis $L = \frac{1}{1380}$? in XVIII, *Cystopteris fragilis* (7) bis $L = \frac{1}{300}$ (XVIII), *Asplenium Ruta muraria* (5), bis $L = \frac{1}{18}$ (I), *Asplenium viride* (4), bis $L = \frac{1}{86}$ (XIII), *Phegopteris Robertiana* (3) bis $L = \frac{1}{52}$ (V), und je einmal *Scolopendrium vulgare*, bis $L = \frac{1}{22}$ (XXV), *Athyrium Filix femina*, bis $L = \frac{1}{40}$ (VI), *Aspidium lobatum*, bis $L = \frac{1}{55}$ (XXVI). Während zum Beispiel *Asplenium Ruta muraria* in Höhlen durchwegs nur bis zu geringen Abschwächungen des Lichtes vordringt, welches Verhalten ganz im Einklange mit seinem von mir schon durch frühere Untersuchungen in der freien Natur festgestellten hohen Lichtbedürfnisse steht, geht *Asplenium trichomanes*, den man im Hinblick auf seine Häufigkeit geradezu als Höhlenfarn κατ' ἐξοχήν bezeichnen kann, in Tiefen, in welche ihm kein anderer seines Geschlechtes, geschweige denn eine höher organisierte Pflanze zu folgen vermag. Selbst Moose unterbieten seine Ansprüche auf Beleuchtung nicht erheblich.

Mir war die große Anpassungsfähigkeit von *Asplenium trichomanes* schon früher in der freien Natur gelegentlich meiner Studien über den Lichtgenuß der Farne aufgefallen und gab eigentlich den unmittelbaren Anstoß zu vorliegenden Untersuchungen. Im Freien fand ich ihn zwischen $L = \frac{1}{1 \cdot 8}$ und $L = \frac{1}{72}$. Das Maximum des Lichtgenusses liegt durchschnittlich bei $L = \frac{1}{2}$. Höhere Werte bis $L = \frac{1}{1 \cdot 5}$ wurden nur in Lagen über 1000 *m* beobachtet. (Zunahme des Lichtgenusses mit der Seehöhe). Das Optimum nehme ich auf Grund der Höhlenfunde etwa zwischen $L = \frac{1}{30} - \frac{1}{80}$ an, und zwar eher letzterem Werte genähert. Da der Farn in Höhlen bis zu $L = \frac{1}{280}$ fast durchwegs fertil angetroffen wurde und erst von Intensitäten unter $L = \frac{1}{300}$ an bis etwa $L = \frac{1}{1380}$ steril bleibt, liegt das normale Minimum seines Lichtgenusses bei zirka $L = \frac{1}{300}$. Das anomale Minimum (des bloß vegetativen Zustandes) liegt weit tiefer, während endlich bei Intensitäten wie $L = \frac{1}{960}$ oder $L = \frac{1}{1380}$ die Pflanze auf jener frühen Entwicklungsstufe stehen bleibt, welche der normalen Weiterentwicklung

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

auch an gut beleuchteten Standorten vorangeht (Fixierung von Jugendformen durch schwache Beleuchtung). Ich bemerke hiezu, daß Klebs bei äußerst schwacher Beleuchtung grünes Protonema von Laubmoosen kultivierte, welches steril blieb und gleichsam in eine Dauerform überging. Man vergleiche damit auch das Verhalten von *Thamnium alopecurum* in der Crna jama! Es dürfte kaum eine zweite Pflanze geben, die innerhalb so kolossaler Extreme des Lichtgenusses existenzfähig ist und eine solche Breite der normalen Entwicklung aufweist, wie *Asplenium trichomanes!*

Nadelhölzer habe ich in Höhlen niemals, auch nicht Keimlinge derselben, gefunden. Über die Ursache dieser Erscheinung bin ich noch nicht im Klaren. Wohl haben viele Nadelhölzer ein sehr hoch gelegenes Minimum des Lichtgenusses $\left(\text{Lärche } \frac{1}{5}, \text{ Schwarzföhre } \frac{1}{11}\right)$, doch schon die Fichte gedeiht noch bei $L = \frac{1}{28}$, ja sogar $L = \frac{1}{40}$; noch genügsamer ist die Tanne. Verbreitung der Samen durch Wind oder Tiere wäre leicht möglich und die Keimlinge ergrünen bekanntlich auch im Dunkeln. Bezüglich der einkeimblättrigen Pflanzen sind meine Beobachtungen, speziell hinsichtlich der Gräser unvollständig, da eine Bestimmung der oft nur sterilen Anflüge nicht möglich war. Doch dringen Gräser auch in Höhlen nicht weiter als bis zu Lichtabschwächungen von $L = \frac{1}{70}$ vor $\left(\text{in Wäldern nach Wiesner zwischen } L = \frac{1}{60} - \frac{1}{70} \text{ nur steriler Grasanflug}\right)$ und bilden niemals eine auffälligere Massenvegetation. Blühend traf ich *Carex praecox* bei $L = \frac{1}{6 \cdot 6}$. Sonst habe ich von Monokotyledonen nur *Lilium Martagon*, bei $L = \frac{1}{6 \cdot 6}$ vorgefunden. Das Kontingent, das die einkeimblättrigen Pflanzen zur Höhlenflora stellen, scheint demnach ein sehr geringes zu sein, was wohl damit zusammenhängt, daß sie in ihrer Gesamtheit entschieden höhere Ansprüche an die Beleuchtung stellen, als die Dikotyledonen.

Von letzteren habe ich bis jetzt 61 Arten, welche sich auf 54 Gattungen und 33 Familien verteilen, in Höhlen gefunden. Zweifellos werden weitere Untersuchungen diese Zahlen bedeutend vermehren; das eine kann aber schon jetzt gesagt werden, daß bei aller Verschiedenheit doch ein gewisser gleichförmiger Zug in der Zusammensetzung der Höhlenflora unverkennbar ist, der sich unter anderem im Auftreten von charakteristischen Dikotylen-Schattenpflanzen, Beerengewächsen, bisweilen auch Ruderalpflanzen äußert. (Aus dem früheren wären als mehr minder typische Höhlenelemente *Isopterygium depressum*, *Fegatella conica* und *Asplenium trichomanes* hervorzuheben.)

Es wurden beobachtet: *Lactuca muralis* (13), *Urtica dioica* (10), *Glechoma hederacea* (5), *Geranium Robertianum* (5), *Oxalis Acetosella* (4), *Sambucus nigra* (4), *Stellaria media* (4), *Adenostyles glabra* (4), *Urtica urens* (3), *Berberis vulgaris* (3), *Campanula rotundifolia* (3), *Chelidonium maius* (3), *Ranunculus Sardous* (3), *Rubus Idaeus* (3), *Tasaxacum officinale* (3), *Corylus Avellana* (2), *Myosotis silvatica* (2), *Moehringia muscosa* (2), *Adoxa Moschatellina* (2), *Senecio nemorensis* (2), *Campanula Trachelium* (2), *Campanula rapunculoides* (2), und je einmal *Quercus Robur*, *Rumex Acetosa*, *Salix Caprea*, *Aquilegia vulgaris*, *Aconitum Vulparia*, *Arabis arenosa*, *Arabis alpina*, *Dentaria enneaphylla*, *Peltaria alliacea*, *Asarum europaeum*, *Chenopodium bonus Henricus*, *Stellaria nemorum*, *Stellaria Holostea*, *Sedum album*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Fragaria vesca*, *Rosa canina*, *Orobus vernus*, *Trifolium* sp., *Euphorbia Cyparissias*, *Impatiens noli tangere*, *Viola biflora*, *Chamaenerium angustifolium*, *Hedera Helix*, *Aegopodium Podagraria*, *Chaerophyllum aureum*, *Bupleurum falcatum*, *Veronica montana*, *Verbascum nigrum*, *Orobanche* sp., *Asperula cynanchica*, *Galium silvaticum*, *Viburnum Lantana*, *Lonicera Xylosteum*, *Tussilago Farfara*, *Cirsium Erisithales*, *Cirsium arvense*, *Achillea Millefolium*, *Arctium Lappa*.

Diese verteilen sich auf die Familien der Kompositen (8 Gattungen, 9 Arten), Campanulaceen (1 Gattung, 3 Arten), Adoxaceen (1 Gattung, 1 Art), Caprifoliaceen (3 Gattungen, 3 Arten), Rubiaceen (2 Gattungen, 2 Arten), Orobanchaceen (1 Gattung, 1 Art), Scrophulariaceen (2 Gattungen, 2 Arten),

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Labiaten (1 Gattung, 1 Art), Borragineen (1 Gattung, 1 Art), Umbelliferen (3 Gattungen, 3 Arten), Araliaceen (1 Gattung, 1 Art), Oenotheraceen (1 Gattung, 1 Art), Violaceen (1 Gattung, 1 Art), Balsamineen (1 Gattung, 1 Art), Euphorbiaceen (1 Gattung, 1 Art), Oxalideen (1 Gattung, 1 Art), Geraniaceen (1 Gattung, 1 Art), Leguminosen (2 Gattungen, 2 Arten), Rosaceen (3 Gattungen, 3 Arten), Saxifragaceen (1 Gattung, 1 Art), Crassulaceen (1 Gattung, 1 Art), Cruciferen (3 Gattungen, 4 Arten), Papaveraceen (1 Gattung, 1 Art), Ranunculaceen (3 Gattungen, 3 Arten), Berberideen (1 Gattung, 1 Art), Caryophyllaceen (2 Gattungen, 4 Arten), Chenopodiaceen (1 Gattung, 1 Art), Polygoneen (1 Gattung, 1 Art), Aristolochiaceen (1 Gattung, 1 Art), Urticaceen (1 Gattung, 2 Arten), Fagaceen (1 Gattung, 1 Art), Betulaceen (1 Gattung, 1 Art), Salicineen (1 Gattung, 1 Art).

Daß die großen Familien der Kompositen, Umbelliferen, Cruciferen, Ranunculaceen stärker vertreten sind, ist selbstverständlich und speziell bei den erstgenannten auch in der als Pappus bekannten Verbreitungsausrüstung begründet. Bemerkenswert ist zum Beispiel, daß die kleine Familie der Caprifoliaceen mit nahezu sämtlichen Gattungen (drei von vieren) in Höhlen vertreten ist. (Verbreitung der Früchte durch Tiere!) Auffallend ist der geringe Prozentsatz der Labiaten, Leguminosen, Crassulaceen, das gänzliche Fehlen zum Beispiel der Ericaceen, Gentianaceen, Primulaceen. Es ist aber zu bedenken, daß gerade diesen Familien zahreiche Elemente der alpinen Flora angehören, welche als ausgesprochene Lichtflora in Höhlen — auch der Hochlage — so gut wie nicht vertreten ist, wenn sie auch sonst in unmittelbarer Nähe des Portales sich findet. Wo alpine oder subalpine Pflanzen in Höhlen überhaupt angetroffen wurden, handelte es sich stets um eine geringe Abschwächung der Lichtintensität oder wuchsen die genannten Pflanzen auch sonst an schattigen Orten *(Viola biflora, Adenostyles glabra).*

Wiesner hat als letzte Phanerogame im Schatten des Fichtenwaldes *Oxalis Acetosella* bei $L = \frac{1}{70}$ beobachtet. Ich lasse vergleichsweise die von mir in jedem einzelnen Falle in Höhlen ermittelte Phanerogamengrenze, beziehungsweise an derselben beobachtete Art folgen:

I. Bei $L = \frac{1}{40}$, *Urtica dioica.*

II. $L = \frac{1}{24}$, *Urtica dioica, Adoxa Moschatellina, Campanula rotundifolia.*

III. $L = \frac{1}{21}$, *Corylus Avellana.*

IV. $L = \frac{1}{20}$, *Lactuca muralis,* bei $L = \frac{1}{126}$ eine etiolierte Dikotyledonen-Keimpflanze.

V. Phanerogamen bis zum Ende: *Lactuca muralis, Sambucus nigra,* $L = \frac{1}{52}$.

VI. $L = \frac{1}{40}$, *Glechoma hederacea, Oxalis Acetosella, Urtica dioica.*

VII. $L = \frac{1}{48}$ *(Quercus Robur).*

VIII. $L = \frac{1}{70}$, *Lactuca muralis.*

X. $L = \frac{1}{12}$, *Verbascum nigrum, Campanula Trachelium*

XI. $L = \frac{1}{11}$, *Adoxa Moschatellina.*

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

XII. $L = \frac{1}{12}$, *Adenostyles glabra.*

XIII. $L = \frac{1}{6 \cdot 2}$, *Aquilegia vulgaris, Adenostyles glabra, Campanula rotundifolia.*

XV. $L = \frac{1}{30}$, *Lactuca muralis, Geranium Robertianum, Urtica dioica.*

XVI. $L = \frac{1}{65}$, *Lactuca muralis.*

XVII. $L = \frac{1}{64}$, *Lactuca muralis.*

XVIII. $L = \frac{1}{90}$, *Lactuca muralis,* nicht blühend; bei $L = \frac{1}{130}$ noch *Geranium Robertianum* in frühem Entwicklungsstadium.

XIX. Phanerogamen bis zum Ende: *Lactuca muralis, Urtica dioica,* $L = \frac{1}{35}$.

XX. $L = \frac{1}{16}$, *Geranium Robertianum.*

XXI. $L = \frac{1}{60}$, *Urtica dioica.*

XXII. $L = \frac{1}{40}$, *Dentaria enneaphylla,* blühend, *Geranium Robertianum.*

XXIII. $L = \frac{1}{60}$, *Glechoma hederacea.*

XXIV. $L = \frac{1}{30}$, *Oxalis Acetosella, Lactuca muralis.*

XXV. $L = \frac{1}{22}$, *Oxalis Acetosella, Stellaria nemorum.*

XXVI. $L = \frac{1}{68}$, *Glechoma hederacea.*

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich, daß auch in Höhlen das für die Phanerogamenvegetation des Waldbodens von Wiesner ermittelte Minimum von $L = \frac{1}{70}$ im allgemeinen nicht unterschritten wird. Denn das bei $\frac{1}{130}$ beobachtete *Geranium Robertianum* kann nicht als vollwertig gelten, noch weniger natürlich die etiolierte Keimpflanze. Nur *Lactuca muralis* wurde einmal bei $L = \frac{1}{90}$, nicht blühend, sonst aber durchwegs bei $\frac{1}{70}$ nicht unterschreitenden Werten, beobachtet. Diese Pflanze wurde auch am häufigsten — allein — oder im Vereine mit wenigen anderen, auf dem äußersten vorgeschobenen Posten der Phanerogamen im Höhleninnern beobachtet. Nicht uninteressant ist ein Vergleich der in verschiedenen Höhlentiefen angesiedelten Phanerogamenarten hinsichtlich ihrer Zahl mit der phanerogamen Außenvegetation, wobei sich durchwegs eine der Lichtabschwächung proportionale Abnahme ergibt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

So sinkt in II. die Zahl der Phanerogamenarten von 13 (außen) auf 4 bei $L = \frac{1}{15}$ und 3 bei $L = \frac{1}{25}$; in XVI. von 14 (außen), auf 4 bei $L = \frac{1}{5}$, 3 bei $L = \frac{1}{30}$, 1 bei $L = \frac{1}{65}$; in XVIII. von 12 (außen) auf 10 bei $L = \frac{1}{24}$, 8 bei $L = \frac{1}{36}$, 4 bei $L = \frac{1}{47}$, 1 bei $L = \frac{1}{90}$ usw. Der rasche Wechsel der Bodenbeschaffenheit, noch mehr aber jener der Beleuchtung bringt es mit sich, daß in Höhlen es weniger als anderswo zur Bildung einer geschlossenen Pflanzendecke kommt. Höchstens in den vorderen Teilen ist die verfügbare Fläche, erdigen nicht zu trockenen Boden vorausgesetzt, von Pflanzen dicht besiedelt. Mit zunehmender Tiefe kommt es zur Bildung von Vegetationsinseln, Pflanzengruppen und endlich sind es nur mehr Individuen, welche als äußerste vorgeschobene Posten der Pflanzenwelt den Kampf mit immer ungünstiger werdenden Lebensbedingungen aufnehmen. Das Vordringen gegen die Tiefe muß häufig als ein sprungweises bezeichnet werden, indem nicht selten die Vegetation, oder auch nur eine bestimmte Art, in einer gewissen Tiefe plötzlich abbricht, während man nach Passierung eines völlig vegetationslosen oder doch von dieser Art nicht besiedelten Streifens wieder auf Pflanzen, beziehungsweise dieselbe Art, stößt.

Von den beobachteten Phanerogamen gelten als Schattenpflanzen allgemein: *Aquilegia vulgaris, Stellaria nemorum, Dentaria enneaphylla, Asarum europaeum, Hedera Helix, Campanula Trachelium, Campanula rapunculoides, Oxalis Acetosella, Chrysosplenium alternifolium, Impatiens noli tangere, Viola biflora, Myosotis silvatica, Glechoma hederacea, Galium silvaticum, Adenostyles glabra, Adoxa Moschatellina, Lactuca muralis. Lilium Martagon* und *Aegopodium Podagraria* werden nach Stebler und Volkart durch direktes Licht geschädigt. Diese angeführten Pflanzen machen zirka 33% der gesamten Phanerogamenvegetation in Höhlen aus und geben gerade der in den rückwärtigen Teilen derselben angesiedelten Vegetation, in der sie dominieren, das charakteristische Gepräge einer Schattenflora. Das Vordringen der grünen Vegetation in Höhlen liefert einen vorzüglichen Maßstab für die Beurteilung ihres verschiedenen Lichtbedarfes und steht in umgekehrtem Verhältnisse zu ihrer Organisationshöhe. Während am Höhleneingange noch lichtliebende Vertreter der ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen auftreten, räumen sie in größerer Tiefe ihren Platz ausgesprochenen Schattenpflanzen dieser Klassen. Der Großteil der Farne bleibt schon hinter der Phanerogamengrenze zurück, welche nur von *Cystopteris fragilis*, vor allem aber *Asplenium trichomanes* weit überschritten wird. Weiter als die meisten Farne (exklusive *Asplenium trichomanes*) dringen einige Lebermoose ein, und Laubmoose begnügen sich mit noch geringeren Anteilen des Lichtes. Den Schluß bilden in den dunkelsten, rückwärtigen Höhlenteilen die Algen.

Ökologie der Höhlenflora (Bau und Leben derselben in ihren Beziehungen zu den exogenen Faktoren.)

A. Ökologie der Vegetationsorgane.

Beeinflußt, wie ich im früheren gezeigt habe, die fortschreitende Lichtverminderung in Höhlen jedenfalls in hervorragender Weise die Auslese der Arten, so muß dieselbe naturgemäß auch in bestimmender Weise auf die Formbildung der Pflanzen daselbst und den anatomischen Bau ihrer Vegetationsorgane einwirken. Tatsächlich finden wir im Äußeren der in größerer Tiefe siedelnden Höhlenpflanzen alle Charaktere der Schattenflora, bisweilen in extremer Ausprägung, wieder. Größe, Zartheit und lebhaftes Grün der Assimilationsorgane kennzeichnen sie vor allem. Im allgemeinen ging die Größe der Blätter von in Höhlen beobachteten Pflanzen nicht über jene Dimensionen hinaus, welche die betreffende Art etwa in tiefschattigen Wäldern zeigt. In der Rackbachschlucht fielen mir

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

allerdings ungewöhnlich große Blätter von *Asarum europaeum* (11 *cm* breit, 8 *cm* hoch), desgleichen vor der Crna jama kolossale *Scolopendrium* Wedel (siehe XXVI.) auf; in beiden Fällen ist aber sicherlich diese üppige Entwicklung zum Teil wenigstens auch auf Rechnung großer Feuchtigkeit zu setzen. Daß aber tatsächlich direkt mit der Abnahme der Beleuchtungsintensität bis zu einem gewissen Grade derselben Assimilationsorgane zunächst an Größe zunehmen können, habe ich schon für *Asplenium trichomanes* (III.) hervorgehoben. Bis zu einer Lichtabschwächung auf zirka $L = \frac{1}{72}$ ist bei diesem Farne eine stetige Tendenz zur Vergrößerung der assimilierenden Fiederflächen zu konstatieren. Bei bedeutend geringerer Beleuchtungsstärke findet wieder eine rasche Abnahme der Fiedergröße statt. Die Fiedern der beobachteten stationären Jugendformen weichen in Form und Größe von denen der voll entwickelten Pflanze ganz erheblich ab. Die Reduktion der Dicke der assimilierenden Fläche mit der Abnahme der Beleuchtung ist durchwegs bei Höhlenpflanzen, besonders deutlich aber wieder bei *Asplenium trichomanes* zu beobachten. Auch für das lebhafte Grün der Höhlenpflanzen, auf welches schon Kerner hinwies, ist *Asplenium trichomanes* ein wahres Musterbeispiel. Jedenfalls liefert uns die Ökologie der Vegetationsorgane der Höhlenflora ein schönes Beispiel direkter Anpassung und speziell *Asplenium trichomane* einen Beweis für die oft innerhalb unglaublich weiter Grenzen sich bewegende individuelle Anpassungsfähigkeit des pflanzlichen Organismus. Eine sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Höhlenflora ist die, daß sie fast ausnahmslos aus Stauden besteht. Unter den beobachteten 63 Phanerogamen sind kaum ein halbes Dutzend (das sind zirka 9%) ein- oder zweijährig (z. Beispiel *Urtica urens, Impatiens noli tangere, Geranium Robertianum, Stellaria media*) und auch diese gedeihen, *Geranium Robertianum* ausgenommen, nur bei stärkerer Beleuchtung in den vorderen Höhlenteilen. Auch in der typischen Schattenvegetation des Waldbodens, mit der die Höhlenvegetation so viele Punkte gemein hat, fehlen solche annuelle Pflanzen fast vollständig, obwohl sie in Mitteleuropa einen nicht unansehnlichen Bruchteil der gesamten Phanerogamenflora $\left(\text{etwa } \frac{1}{10}\right)$ bilden. Cieslar hat zum Beispiel in der Schattenflora des Föhrenwaldes nur 4% ein- oder zweijährige Pflanzen beobachtet. Nur einzelne derartige Pflanzen vermögen sich auf dem Wege der Anpassung zu Schattenpflanzen umzuwandeln (so zum Beispiel *Cerastium vulgatum, glandulosum,* das Wiesner im Fichtenwalde bei $L = \frac{1}{54}$ fand, während die Mehrzahl eine solche Einschränkung des Lichtgenusses nicht verträgt, bei Unterbeleuchtung relativ stark ombrophob wird und der Verpilzung der Wurzeln verfällt. Des euphotometrischen Charakters der Höhlenvegetation — ein Hauptkennzeichen echter Schattenpflanzen — sowie der zur Einstellung in die fixe Lichtlage notwendigen, oft besonders stark ausgeprägten positiv heliotropischen Krümmungen der Blattstiele, Stengel, Zweige, wurde wiederholt gedacht. (*Adenostyles glabra* XII, *Cirsium arvense* XIX, *Dentaria enneaphylla* und *Sambucus nigra* XXII, *Oxyrrhynchium praelongum* XXIII.)

B. Ökologie der Blüten.

Wohl die Mehrzahl der in Höhlen vorkommenden Pflanzen gelangt auch zur Blüte, so daß die Standortsintensitäten daselbst sich innerhalb der Grenzen des normalen Lichtgenusses bewegen. Immerhin kommen in Höhlen, wahrscheinlich nicht so selten, auch Pflanzen unterhalb ihres normalen Lichtgenußminimums — bloß vegetierend — vor (so *Senecio nemorensis* in XVIII bei $L = \frac{1}{54}$, blühend bis $L = \frac{1}{47}$; *Lactuca muralis* ebenda bei $L = \frac{1}{90}$, blühend bis $\frac{1}{47}$; *Moehringia muscosa* in VIII, bei $L = \frac{1}{40}$, blühend bis $L = \frac{1}{6 \cdot 8}$). Nach Wiesner wird sowohl die Anlage der Blütenknospen als die Ausbildung der vollkommenen Blüten bei chlorophyllreichen Phanerogamen in der Regel durch das Licht bedingt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Daß Pflanzen, welche, wie *Sedum acre*, ohne direktes Sonnenlicht überhaupt nicht zur Blüte gelangen, oder, wie die meisten Alpenpflanzen, eines starken Lichtes zum Vegetieren und Blühen benötigen, in Höhlen fehlen, ist erklärlich. Die Mehrzahl der in Höhlen, wenigstens in größerer Tiefe, lebenden Phanerogamen steht zeitlebens unter außerordentlich konstanten Beleuchtungsverhältnissen, denen sich die vielleicht auch nicht von vornherein darauf abgestimmten Arten anpassen mußten. In dieser Hinsicht st zwischen der Höhlenvegetation und zum Beispiel der des Waldbodens (zumal Laubwald), ein bedeutsamer Unterschied, als diese einem oft recht erheblichen Wechsel des Lichtgenusses unterworfen und vor der Belaubung der Bäume einer relativ hohen Lichtintensität ausgesetzt ist. Eine von der normalen abweichende Ausbildung oder ein schwächerer Farbenton war an den Blüten der Höhlenpflanzen nirgends zu beobachten. Auffallend ist das Überwiegen heller Farbentöne an den Blüten. Weiß und gelb dominieren weitaus (*Stellaria media, nemorum* und *Holostea, Aegopodium Podagraria, Chaerophyllum, Peltaria, Moehringia, Oxalis, Adoxa, Lonicera, Chelidonium, Ranunculus Sardous, Viola biflora, Senecio, Lactuca, Dentaria* u. a.). Rot, Violett, Blau treten völlig zurück. Sollte man da nicht an einen wirksamen Farbenkontrast — zur Farbe des Erdbodens und zum Dunkel des Höhlenhintergrundes denken? Auch darf man annehmen, daß der Besuch des dunklen, kühlen Höhleninnern durch die Sonnenschein und Wärme liebenden Hauptbestäuber, wie Bienen und Hummeln, kein allzureichlicher ist. Das zur Schautragen heller, auffallender Farben wäre daher ein gutes Mittel zur Anlockung dieser wenigen Gäste. Die Zahl der windblütigen Arten in Höhlen ist sehr unbedeutend (*Urtica, Corylus, Chenopodium, Rumex,* Gräser); davon sind die meisten in den vordersten Regionen, wo der Wind noch halbwegs eine Rolle spielt, angesiedelt. Wahrscheinlich kommt es in Höhlen auch nicht selten zur Ausbildung kleistogamer Blüten (Autogamie), da von Zederbauer und Anderen nachgewiesen wurde, daß lichtarme und feuchte Standorte bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien Kleistogamie bewirken (*Viola, Oxalis, Lamium, Campanula* etc.). Für *Chrysosplenium* können auch — in feuchten Höhlen nicht fehlende — Schnecken als Bestäuber in Betracht kommen.

Endlich bleibt der phanerogamen Pflanzenwelt der Höhlen, falls die Bestäubung durch keinen der genannten Faktoren zustande kommen oder die Blütenbildung überhaupt unterbleiben sollte, die Möglichkeit der vegetativen Vermehrung. Allerdings ist diese Fähigkeit den Phanerogamen nur in beschränktem Maße möglich. Immerhin wäre an eine solche etwa bei *Glechoma, Fragaria, Rubus,* Gräsern (durch Ausläufer, *Cirsium arvense* (Wurzelknospen) zu denken. Analog der Unterdrückung der Blüte bei Phanerogamen ist auch ein Ausbleiben der Sporenbildung bei Farnen in Höhlen bisweilen zu beobachten. Eine Abhängigkeit der Sporenbildung derselben vom Lichte ist allerdings für einige Fälle erwiesen oder doch wahrscheinlich, scheint mir aber im allgemeinen noch der Aufklärung zu bedürfen. Sporangienbildung im Dunkel wurde bis jetzt nur bei *Osmunda regalis* (in der Kultur von Bittner) beobachtet; eine Keimung dieser Sporen im Dunkel fand nicht statt. Man kann sich auch nur schwer vorstellen, welchen Nutzen zum Beispiel die auf der Unterseite der Fiedern von *Asplenium trichomanes* befindlichen, dem Boden dicht angeschmiegten Sporangien aus dem sie treffenden Lichte noch ziehen könnten, wenn zum Beispiel schon das die Fiederoberseite treffende Licht nur mehr eine Stärke von $\frac{1}{280}$ hat! Möglich, daß die Anlage derselben zu einer Zeit, wo die Wedel noch eingerollt und die (morphologischen) Unterseiten dann besser beleuchtet sind, daraus Nutzen zieht. Auch bei Farnen kann übrigens der Ausfall der Sporenbildung auf vegetativem Wege (Ausläufer, Aposporie) gedeckt werden.

Die in Höhlen beobachteten Laubmoose waren durchwegs steril. Auch Arnold fand von 20 Moosen aus Höhlen am Fuße des Langkofels 17 steril. (Darunter *Gymnostomum rupestre* und *Timmia bavarica.*) Die vegetative Vermehrung (durch Ausläufer, Brutsprosse) spielt ja bei Moosen überhaupt eine sehr große Rolle; viele fruchten überhaupt gar nicht oder höchst selten. Die Beziehungen zwischen Sporenbildung und Beleuchtung bei den Moosen sind allerdings noch nicht völlig aufgeklärt, aber die Tatsache zum Beispiel, daß in den vorderen Teilen der *Crna jama Thamnium alopecurum* noch in der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bäumchenform, weiter einwärts, bei sehr schwacher Beleuchtung, aber nur mehr in der Ausläuferform auftritt, deutet immerhin auf eine Abhängigkeit der Entwicklung dieser Pflanze vom Lichte hin. (Man vergleiche damit die Jugendformen von *Asplenium trichomanes!*)

Die Lichtstellung der Blüten betreffend, habe ich bis jetzt nur in einem Falle (*Moehringia muscosa*, VIII), eine deutliche Einstellung derselben in die Lichtrichtung beobachtet. Infolge des abgeschwächten Lichtes und wohl auch durch die Feuchtigkeit, welche die Entwicklung und Dauer der vegetativen Organe fördert, wird in Höhlen häufig die Blütenbildung und Fruchtreife verzögert. Diese Verspätung gegenüber der Außenflora fiel mir besonders bei Begehung der Drachenhöhle auf, in welcher trotz der vorgerückten Jahreszeit (13. Oktober) fast sämtliche Pflanzen noch reichlich blühten, während die meisten derselben außerhalb der Höhle schon voll entwickelte Früchte trugen. Über die Faktoren, welche für die Einwanderung der Pflanzen in Höhlen in Betracht kommen, wurde schon unter »Fremde Organismen« berichtet. Aber auch unabhängig von diesem fortdauernden Zufluß von Außen wird wohl der Bestand der Höhlenvegetation durch eine von ihr selbst ausgehende Vermehrung, beziehungsweise Aussaat aufrecht erhalten. Die bei der Einschleppung beteiligten Tiere (Säugetiere, Vögel, vielleicht auch Ameisen) werden natürlich auch dabei wieder die Hauptrolle spielen. Wenig oder gar nicht ist im Höhleninnern der Wind als Verbreitungsmittel in Betracht zu ziehen und es ist kaum ein Zufall, daß sich hier mancherlei Pflanzen mit Vorrichtungen zum Ausschleudern der Früchte finden, wie *Oxalis, Viola, Dentaria, Impatiens, Geranium*-Arten, dieselben, die auch in der Flora schattiger Wälder, wo der Wind gleichfalls die Rolle eines Samenverbreiters in nur sehr unvollkommenem Grade übernehmen kann, auftreten.

Obwohl meine Untersuchungen über den anatomischen Bau der Vegetationsorgane grüner Höhlenpflanzen, einige Beobachtungen an *Asplenium trichomanes* abgerechnet, noch nicht über das Anfangsstadium gediehen sind und einer späteren Publikation vorbehalten bleiben, möchte ich doch schon jetzt meiner Meinung Ausdruck geben, daß bedeutungsvolle Anpassungserscheinungen, speziell der Oberhaut — Lichtsinnesorgane im Sinne Haberlandt's — an Höhlenpflanzen zahlreich und in typischer Ausbildung anzutreffen sein werden. Denn wenn irgendwo, so werden diese Organe, welche die Einstellung der Blattfläche in die günstigste Lichtlage ermöglichen, hier bei der beschränkten, einseitigen Lichtzufuhr zu einer gebieterischen Notwendigkeit. Lange schon kennt man zum Beispiel eine eigentümliche Vorrichtung an dem in Höhlen lebenden Vorkeime des Leuchtmooses (*Schistostega osmundacea*) in Form halbkugelförmiger Oberhautzellen, welche das Licht auf die Chlorophyllkörner konzentrieren, wo es sodann von der Unterseite der Zellen wieder zurückgeworfen wird und den von der Pflanze bekleideten Stellen der Höhle einen goldgrünen Schimmer verleiht. Kerner erwähnt, daß das in ausgehöhlten Baumstrünken lebende Laubmoos *Hoockeria splendens* in ähnlicher Weise das Licht reflektiere, beziehungsweise durch beiderseits vorgewölbte Zellen, »Butzenscheiben«, konzentriere; daher der grüne Glanz desselben. Durch ihren goldgrünen Glanz sind mir wiederholt Moose in Höhlen aufgefallen, am meisten *Isopterygium depressum* bei $L = \frac{1}{100}$ (XI.) An Schattenformen von *Asplenium trichomanes* habe ich schon früher eine Ausbildung der Oberhautzellen, welche nach dem Augenscheine und dem positiven Ausfalle des Linsenversuches sich als Lichtsinnesorgane qualifizieren, festgestellt. Bei *Viola biflora, Aquilegia vulgaris, Oxalis Acetosella, Campanula rapunculoides, Impatiens noli tangere, Aegopodium Podagraria, Campanula Trachelium, Stellaria nemorum* und anderen Schattenpflanzen, die ich auch in Höhlen antraf, haben Haberlandt und seine Schule (Seefried) Lichtsinnesorgane ermittelt. Es fiel mir auch auf, daß in Höhlen nirgends panaschierte Blätter zu finden waren, obwohl die Bedingungen für die Bildung derselben — wie man annimmt, Schatten und Luftfeuchtigkeit — gerade hier günstige wären. Haberlandt hat aber gezeigt, daß an panaschierten Blättern (zum Beispiel von *Begonia*) die Oberhaut der Silberflecke zu einer Lichtperzeption nicht geeignet ist. Da nun dergestalt die Panaschiere der vollkommenen Lichtperzeption geradezu entgegenarbeitet, ist es nicht verwunderlich, wenn sie an

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Höhlenpflanzen, denen auch die geringste derartige Schmälerung geradezu verhängnisvoll werden müßte, unterbleibt.

Der Charakter der grünen Höhlenvegetation ist im allgemeinen der einer extremen Schattenflora, welche die meisten Berührungspunkte mit der Vegetation des Waldbodens aufweist, zum Teile aber unter ganz eigenartigen, sonst nur im Experimente zu erreichenden Bedingungen (weitgehende Abschwächung des Lichtes, Mangel der Schneedecke) steht. Weit entfernt davon, ein bloßer Abklatsch der jeweiligen Außenvegetation zu sein, entbehrt ihr systematischer Aufbau unbeschadet gewisser Lokaltöne nicht eines gewissen, durch die auslesende Wirkung des Lichtes sowie den Aufenthalt von Tieren bedingten einheitlichen Zuges. Unter vielfach durch geringere Extreme (zum Beispiel der Temperatur), ja bisweilen durch eine völlige Konstanz (Gleichbleiben des Lichtgenusses) sich auszeichnenden und im ganzen nicht ungünstigen Lebensbedingungen stehend, entwickelt sich in den meisten Höhlen eine, wenn auch nicht gerade artenreiche, so doch nennenswerte Vegetation von bisweilen geradezu üppiger Ausbildung. Dem allgemeinen Zustande der Außenwelt gewissermaßen entrückt, von gewaltsamen Veränderungen derselben und ihrer Vegetation durch Menschenhand oder Elementarereignisse vielfach unberührt, vermögen sich hier Reste, Zeugen derselben längere oder kürzere Zeit zu erhalten. Unter dem Einflusse der außerordentlich weit gehenden Lichtreduktion kommt es zur Bildung von Höhlenformen und -rassen von Pflanzen, wie solche anderorts bisher für die betreffende Art entweder gar nicht oder doch nicht in solcher Ausprägung beobachtet wurden. Als ein ganz eklatanter Fall von direkter Anpassung verdienen manche Vertreter der Höhlenflora die besondere Aufmerksamkeit des Biologen.

Es obliegt mir schließlich noch die angenehme Pflicht, allen denen, welche vorliegende Arbeit fördern halfen, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Er gilt in erster Linie der hohen kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, welche meine Forschungen durch eine Subvention unterstützte. Nicht minder meinem ehemaligen hochverehrten Lehrer, dem Altmeister der Physiologie, Herrn Hofrat Dr. J. R. v. Wiesner, der von Anfang an der Arbeit das größte Interesse entgegenbrachte und in derselben einen bescheidenen Beitrag zu seinen großzügigen Studien über den Lichtgenuß der Pflanzen erblicken möge.

Ferner danke ich Herrn k. k. Gymnasialdirektor Dr. J. Glowacki in Marburg für die von ihm in liebenswürdigster Weise vorgenommene Bestimmung der Höhlenmoose, desgleichen Herrn Professor J. Nevole in Knittelfeld für die Bestimmung einiger Phanerogamen. Weiters bin ich Herrn G. A. Perko, Grottensekretär und Höhlenforscher in Adelsberg, für seine Führung und Ratschläge zu Dank verpflichtet. Endlich war mir auf zahlreichen Höhlenbegehungen in Obersteiermark der Septimaner unserer Anstalt, A. Sutter, ein willkommener Begleiter, der mich bei der Abmessung der Höhlendimensionen und beim Einsammeln der Pflanzen nach Kräften unterstützte und von dem auch einige selbständige Beobachtungen herrühren.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Literaturzusammenstellung.

Wiesner. Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Beck v. Managetta G. Die Umkehr der Pflanzenregionen in den Dolinen des Karstes. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturw. Kl., Band CXV, Abt. I, 1906.

Hugo de Vries. Die Pflanzen und Tiere in den dunklen Räumen der Rotterdamer Wasserleitung. Jena 1890.

Kerner. Pflanzenleben I.

Perko G. Die Höhle Demnice in Istrien. Mitteilungen der k. k. geographischen Gesellschaft in Wien, 1909, Bd. 52, Nr. 6.

Solla R. Phytobiologische Beobachtungen auf einer Exkursion nach Lampedusa und Linosa. Österr. botanische Zeitschrift, 1884.

Arnold. Lichenologische Ausflüge in Tirol. Verh. der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 1875 und 1896.

Schroeter. Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.

Zukal. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. III. Abteilung. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. CXV, 1906.

Kissling P. B. Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der chemischen Lichtintensität auf die Vegetation. Halle a. S. 1895.

Linsbauer L. Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturw. Kl., Bd. CXIV, 1905.

Zederbauer E. Kleistogamie von Viola arvensis und ihre Ursachen. Österr. botanische Zeitschrift, 1904.

Haeckel E. Planktonstudien. Jena 1890.

Seefried F. Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. CXVI, Abt. I, 1907.

Pospichal E. Flora des österreichischen Küstenlandes. Wien 1897 bis 1899.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bittner K. Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. botan. Zeitschrift, 1905.

Hoffer M. Unterirdisch entwässerte Gebiete in den nördlichen Kalkalpen II. Teil. Mitteilungen der k. k. geographischen Gesellschaft in Wien, 1909. Bd. 52, Nr. 6.

Jack J. B. Beitrag zur Kenntnis der Lebermoosflora Tirols. Verhandlungen der k. k. zoolog.-botanischen Gesellschaft in Wien, 1895.

Lämmermayr L. Studien über die Anpassung der Farne an verschiedene Lichtstärke. Jahresbericht des k. k. Staatsgymnasiums in Leoben, 1906/7 und 1907/8.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 87

Autor(en)/Author(s): Lämmermayr Ludwig

Artikel/Article: Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen (mit 5 Textfiguren). 325-364