

auf andere gestoßen. Dabei erwies sich auch eine weitere morphogene-  
tische und biospeläologische Gliederung bzw. eine „biomorphologische  
Gliederung“ im Sinne von R. RIEDL (siehe den folgenden Aufsatz)  
dieser Küstenhöhlen erforderlich. Um die neugeprägten Termini mit in  
der Speläologie schon gebräuchlichen abzustimmen, fand kürzlich ein  
kleines Symposium statt, an dem unter Vorsitz von W. KÜHNELT  
R. RIEDL, H. TRIMMEL, K. MAIS und der Verfasser teilnahmen.  
Das Ergebnis wird im folgenden Beitrag seinen Niederschlag finden  
und mit der Bedeutung dieser meeresbiologischen Forschungen für die  
Speläologie auch die Fruchtbarkeit und Notwendigkeit wechselseitiger  
Kontakte unterstreichen. Sie mögen und werden, wie ich hoffe, das  
speläologische wie das meeresbiologische Wissen mehren helfen.

*Schriftennachweis:*

1. *Trimmel, H.:* Das Problem der Untersuchung von Höhlensedimenten. Höhlenkundl. Mitteilgn. 14, 1, Wien 1958.
2. *Ehrenberg, K.:* Die Bedeutung Österreichs für die Entwicklung der Speläologie. Österr. Hochschulztg. 13, 13 (Sondernummer z. 3. Internat. Kongreß f. Speläologie), Wien 1961.
3. *Müllner, M.:* Die Einödhöhlen bei Pfaffstätten. Natur- und höhlenkundl. Führer durch Österreich VIII, Wien 1925.
4. *Ehrenberg, K.:* Gedanken zur Entstehung des Dikili Tasch. Wissenschaftl. Jahrbuch 1938 der D. D. S. G., Wien 1938.
5. *Kyrle, G.:* Grundriß der theoretischen Speläologie. Speläolog. Monogr. I, Wien 1923.
6. *Trimmel, H.:* Schichtengebundene Höhlen. Atti VIII. Congr. Nazion. Speläol. Como 1956, IV, II, Como 1958.
7. *Bögli, A.:* Die Höhlenforschung und ihre Stellung in der Wissenschaft. Naturwiss. Rundschau 1954, H. 6, Stuttgart.
8. *Sterba, O.:* Phreatisches Wasser, dessen Klassifizierung und Fauna. Internat. Confer. Speleology Brno Juni—Juli 1964, Brno (Brünn) 1964.

## **Speläologie und Meeresbiologie, eine neue Brücke zwischen Forschungsgebieten**

*Von Rupert Riedl (Wien)*

### Inhaltsübersicht

- I *Über den Mangel des Kontaktes*
  1. Die Biospeläologie, 2. Die Meeresbiologie, 3. Die zu erwartenden Kontakte.
- II *Die Lage der marinen Höhlenkunde*
  1. Der Umfang der Untersuchungen, 2. Die Arbeitsrichtung, 3. Die Problematik.

### III Die Berührungspunkte der beiden Disziplinen

1. Speläogenese, 2. Das Problem der Randhöhlen, 3. Der Wechsel der Lebensräume, 4. Die Auswanderpforte, 5. Die inaktiven Meereshöhlen.

### IV Die neuen Termini

1. Die Ursache, 2. Die Abschnitte (a Größen, b Raumbildung, c Litoralstufen, d Höhlentypen, e Glieder der Höhlensysteme, f Höhlenzustände), 3. Die Abgrenzung der Termini.

### V Verzeichnis der zitierten Literatur

Brücken zwischen Forschungsgebieten können sich sowohl durch die bloße Vermehrung der Kenntnisse, als auch durch Fragestellungen, welche an sich schon die alten Grenzen einer Disziplin überschreiten, ergeben.

Bei der Vielseitigkeit der Speläologie (von der Geomorphologie bis zur Anthropologie) und der Meeresbiologie (von der maritimen Meteorologie bis zur Biocoenoseforschung) nimmt es wunder, daß die Brücke zwischen ihnen nicht längst schon geschlagen wurde. Hätte man doch voraussehen können, daß sich allein im Gebiete der Küsten-Geomorphologie, der Karsthydrologie, der Paläontologie und Geologie, der Ökologie, der Genetik und der Evolutionsforschung Berührungspunkte ergeben müssen. Daß sich aber eine solche Verbindung so lange nicht ergab, ist ein wissenschaftsgeschichtlich interessanter Umstand.

#### I Über den Mangel des Kontaktes

Einige Hinweise auf die Ursachen dieses Mangels glaube ich geben zu können. Sie lassen sich aus den sehr unterschiedlichen Methoden und den im Kerne auseinanderliegenden Zentralproblemen der beiden Disziplinen verstehen.

1. Die Biospeläologie hat, wie das die großen Zusammenfassungen zeigen (Kyrle 1923, Spandl 1926, Chappuis 1927, Thiennemann 1950, Vandel 1964), eine Zentralisierungstendenz entwickelt: Bei der Weite und der schlechten Abgrenzbarkeit allein ihres Artenumfanges eine kompensatorisch notwendige Erscheinung. Eine Beschränkung etwa auf die echten Speläobionten hatte man sich ebenso aufzuerlegen, wie eine Konzentration auf die höhlenabhängigen Anpassungs- und Verbreitungsbedingungen. Nur so ist es verständlich, daß Vandel (1964), zweifellos einer der hervorragendsten Biospeläologen, in seiner großen Zusammenfassung die Bedeutung der Meereshöhlen für die biologische Höhlenkunde überhaupt in Abrede stellt. Nur eine einzige Meereshöhle (so führt er auf Seite 16 aus) sei aufschlußreich; es ist das die in vieler Hinsicht schlecht bekannte „Jameo de Agua“ auf Lanzarote. Sie birgt nämlich fast unverdünntes Meereswasser gleichermaßen wie eine blinde Galatheide, die wiederholt beachtet wurde (Kölbel 1892, Fuchs 1894, Calman 1904, Harms 1921, Fage u. Monod 1936, zit. in Spandl 1926, Jeannel 1943, Vandel 1964). Im übrigen aber, so

führt *Vandel* aus, dürften die Meereshöhlen das Interesse der Biospeläologen nicht mehr in Anspruch nehmen. Zur gleichen Zeit aber haben sich Meereshöhlen bereits zu hunderten als biologisch aufschlußreich erwiesen. Allein in Frankreich haben sich *Drach*, *Laborel*, *Picard*, *Pérès*, *Vacelet*, um nur die wichtigsten Autoren zu nennen, auf diesem Gebiete verdient gemacht.

Tatsächlich ist aber die gesamte marine Höhlenliteratur (worauf noch zurückzukommen ist), jedenfalls vom Standpunkte einer „klassischen Biospeläologie“, anscheinend gänzlich unergiebig geblieben. Sie hat zunächst für die zentralen Fragestellungen dieses Gebietes kein Material und noch weniger ein Problem geliefert. Reine Meeresfaunen wurden beschrieben, kein Endemismus, keine spezielle Höhlenanpassung wurde beobachtet. Das mochte nun um so befremdlicher erscheinen, als man schon seit *Fuchs* (1894) mit der Einwanderung von Meeresformen in die Landhöhlengewässer rechnete.

2. Die Meeresbiologie verwendet erst seit zwanzig Jahren die Taucherei als wissenschaftliche Methode. Zwar hatten schon die Klassiker der marinen Zoologie (*Cavolini* 1785, *Milne Edwards* 1845, *Dohrn* 1880, *Berthold* 1882 und *Weismann* 1883) Meereshöhlen tauchend besucht. Aber damals war die Fragestellung der Ökologie, die das Fach der Biologie heute so stark mit dem Milieu verbindet, kaum entwickelt und der Einsatz wurde so gut wie vergessen. In den beiden letzten Jahrzehnten hingegen ist eine große Zahl von gezielten, marinökologischen Arbeiten den Meereshöhlen gewidmet worden. Ihr Problem bestand in der Wirkung der Schattenstandorte auf die Auswahl, die Anordnung und das Verhalten einer aus dem durchsonnten Felslitorale allgemein bekannten Fauna.

Diese Literaturgruppe fand ebensowenig Kontakt zur Speläologie. Diejenigen Abschnitte der unterseeischen Höhlen, die sich für den Meeresbiologen als aufschlußreich erwiesen, überschreiten Eingangsabstände von 5 bis 50 m kaum. Sie würden vom Landhöhlenkundler sämtlich zu den Eingangsbereichen gezählt werden. Auch was die Größe der Höhlen betrifft, so erwiesen sich (wieder in einem Gegensatze) die größten als am wenigsten ergiebig. In den submarinen Groß- und Riesenhöhlen nämlich erreicht ein Gebiet seine maximale Ausdehnung, welches ich das „leere Viertel“ genannt habe, (*Riedl* 1955, 1959 a und b), und das in fast allen Meereshöhlen die tieferen Hintergründe einnimmt. Es ist das eine Zone, die der ansonsten so außerordentlich stark entwickelten Bestände sedentärer Organismen — und damit auch der enormen Fülle deren Bewohnerschaft — gänzlich entbehrt. An seiner Grenze endet naturgemäß das Interesse und der Arbeitsaufwand der Meeresbiologen. Nur mit geomorphologischen und hydrologischen Interessen ist man tiefer in das „leere Viertel“ der unterseeischen Großhöhlen vorgedrungen (*Corroy et al.* 1958).

3. Wie aber zu zeigen sein wird, liegen die B e r ü h r u n g s -

punkte von Meeresbiologie und Biospeläologie sowohl thematisch als auch topographisch in einem Zwischengebiet, für welches sich keine der beiden Disziplinen als kompetent empfand. Nun, wo Problem und Ort der Berührung allmählich erhellen, darf man hoffen, daß sich beide Gebiete dafür kompetent erklären werden.

Der Ort der Berührung ist an den Grenzen des „leeren Viertels“ der Seehöhlen (der echten Meereshöhlen) und solcher Küstenhöhlen gegeben, die eben von der See abgeschnürt werden (die ich „Randhöhlen“ nenne, wenn sie marine Endemismen aufweisen) oder noch wichtige Zeugen dieser Abschnürung erkennen lassen, abgedrängte, nicht aktive Randhöhlen in einem weiteren Sinne und vergangene Meereshöhlen (aus der Gruppe der inaktiven Küstenhöhlen) schlechthin. Das Problem der Berührung besteht im Wandel der Lebensverhältnisse (und zwar nicht nur der klimatischen, sondern auch der trophischen und edaphischen) von der marinen Hartbodengesellschaft zum limnischen Höhlengewässer, in der Prädisposition bestimmter mariner Lebensformen zur Auswanderung, in den Vorgängen der Panmixie-Unterbrechung der Höhlen- und Litoralpopulationen, der Artbildung also, sowie in den nächstfolgenden Adaptations- und Verbreitungsschritten.

## II Die Lage der marinen Höhlenkunde

1. Der Umfang der Untersuchungen: In erster Linie ist es die biologische Litoralforschung, die in der marinen Höhlenkunde rasch vorangekommen ist. Im Laufe von zwei Jahrzehnten sind etwa 30 Autoren mit etwas über 100 Arbeiten hervorgetreten, in welchen über rund 1000 Höhlen und ihre Bewohnerschaft berichtet wird. Dieser Literaturzuwachs ist selbst im Rahmen der Litoralforschung unerwartet gewesen. Er erklärt sich aus der Faszination der Taucherei, der Anschaulichkeit und aus dem Artenreichtum dieses marinen Lebensraumes. Annähernd 1000 Arten kennen wir bisher allein aus den Höhlen des Mediterran, ein Reichtum, der selbst von den Meereskundlern nicht erwartet wurde. War man doch mit der Anschauung der Artenarmut der Landhöhlen an diesen bisher so gut wie völlig unbekanntem Lebensraum herangetreten.

Viel Anregung zu dieser raschen Entwicklung hat die „Österreichische Tyrrhenia-Expedition 1952“ gegeben, mit welcher ich das Ziel verfolgte, eine gesamtfaunistische Erfassung zu versuchen. Die Ergebnisse sind in den geplanten 18 Teilen (von E. Abel, Banse, Czihak, Ernst, Pešta, Riedl, Ruffo, Rützler, Russ, Starmühlner und Wieser) veröffentlicht worden. Zahlreiche Nachuntersuchungen haben sich angeschlossen. Von den nicht österreichischen Forschungsgruppen ist in erster Linie die Schule P é r è s (Marseille) und S a r à (Bari) mit zahlreichen Arbeiten hervorgetreten. Im Zentrum des Interesses haben

die Höhlen des Mediterran gestanden, welches bis dato von der Costa Brava bis nach Israel, namentlich an der stark gegliederten Nordküste mit über 100 Untersuchungsorten bedeckt ist.

2. Die Arbeitsrichtung: Der Aspekt der unterseeischen Höhlenkunde hat, gegenüber aller Voraussicht, eine unerwartete Wendung genommen. Die Meereshöhlen zeigen ein Lebensgedränge, das in der Natur kaum seinesgleichen hat. Das starke erste Glied der Nahrungskette bilden sedentäre Filtrierer, die beim völligen Wegfall der Raumkonkurrenz durch die Vegetationsbestände und durch den äußerst hohen Wasseraustausch zur Massenentwicklung kommen. Die Schichten der Organismenbestände, welche die Höhlenflächen bedecken, erreichen dabei vielfach die Mächtigkeit von einem halben Meter. In diese Sedentärierbestände mit über 200 Arten sind die erranten Kleinorganismen mit Hunderten von Arten biologisch eingebaut. Dieser wesentliche Unterschied gegenüber den Landhöhlen ist auf das tragende Medium des Seewassers und seine Planktonführung zurückzuführen. Es steht nämlich, soweit der Seegang und die Strömung in die Höhlen hineinreichen, eine geradezu unerschöpfliche Nahrungsreserve zur Verfügung.

Der zweite grundlegende Unterschied gegenüber den Landhöhlen wurde deutlich, als sich herausstellte, daß keine der 1000 Arten Höhlenanpassungen im Sinne der „klassischen Speläologie“ zeigte. In einigen Fällen wurde sogar eine verstärkte Auswahl augentragender Formen beobachtet. Auch Pigmentschwund hat sich in Standortabhängigkeit nur bei einigen Gruppen (Schwämmen und wenigen Seescheiden) nachweisen lassen. Die Höhlenbestände sind, entgegen allen Erwartungen, sogar von einer ganz außergewöhnlichen Buntheit. Dieser Mangel an Anpassungen an die Finsternis ist offenbar darauf zurückzuführen, daß die Höhlenpopulationen ausgiebig mit jenen des freien Litoralbezirkes in Verbindung stehen. Die weitaus größte Zahl der Arten besitzt nämlich pelagische Larven, die sedentären Formen alle. Sie sind nun nicht nur auf dieses Verbreitungsmittel eingestellt und angewiesen, sondern sie vermögen auch aus Ernährungsgründen nur dort zu siedeln, wo die Wasserbewegung stark genug ist, gleichzeitig aller Nachkommenschaft die sichere Chance zu geben, wieder verlässlich aus der Höhle zu entweichen. Die Verteilungsaussichten lassen zudem errechnen, daß von 5 Generationen 4 im freien Litorale zugebracht werden dürften. Eine Anpassung an den Höhlenstandort kann also so lange nicht zustande kommen, als keine einschneidende Barriere die Verbreitung hindert.

3. Schon aus diesen beiden Beispielen ist zu entnehmen, daß die Problematik der biologischen Seehöhlenkunde überwiegend zur Litoralforschung gehört. Vielfach hat es auch biologisch keinen Sinn, von Höhlen zu sprechen, da auf tiefen Felswänden (etwa zwischen der 30- und der 100-m-Isobathe) dieselben Faunen und Lebensbedin-

gungen bestehen können, wie in den Höhlen geringer Tiefe. Manche französische Forscher sind auch dazu übergegangen, lediglich von einer Schattenfauna zu sprechen. Diese Auffassung ist insofern berechtigt, als die Meereshöhle in einer Tiefe, die nur mehr von 0,8 bis 0,5% des vollen Unterwasserlichtes erreicht wird (sobald sie in ein Gebiet unzureichenden Wasseraustausches gerät), biologisch ihre Bedeutung völlig verliert. Die Mehrzahl der Autoren ist aber beim Begriff der Höhlen geblieben, was mir, wenn man das Gesamtgebiet der Speläologie im Auge behalten will, vorteilhafter erscheint.

Die nähere Kenntnis der Meereshöhlen hat aus diesem Grunde in erster Linie die Meeresforschung bereichert. Die wichtigsten Disziplinen, die sich entwickelt haben, sind die folgenden: Zunächst war die Frage zu beantworten, welche Lebensbedingungen gegeben sein müssen, um die Tiergesellschaften der Höhlenbestände, die eine große Konstanz der Umweltsabhängigkeit zeigen, zusammenzuführen. Darauf war zu untersuchen, welche Abhängigkeiten zwischen den Teilen dieser Bestände bestehen und auf welche Zusammenhänge trotz des hohen Austausches die Stabilität der Bestände zurückgeht. Besonders die Geschlossenheit der Höhlen als Lebensraum hat Anlaß gegeben, nach dem Grade der Selbständigkeit und der Wechselwirkung mit Nachbarlebensräumen zu fragen. Wie man sieht, sind es ökologische Gesichtspunkte. Aber auch die Untersuchung des Standortverhaltens der höheren Organismen, der Fische (*E. Abel* 1959), Krabben und Tintenfische, also eine ethologische Fragestellung, hat begonnen, eine Rolle zu spielen. Endlich ist man durch den intimen Milieukontakt tiefer in das Wesen der Klimafaktoren eingedrungen und beginnt die Vielheit der Wirkungen von Licht und Wasserbewegung zu analysieren.

Heute sind die unterseeischen Höhlen besser bekannt, als mancher andere submarine Lebensraum. Und man hat — so paradox das klingt — über den Umweg des am schlechtesten erreichbaren Lebensraumes Dinge aufgeschlossen, die mit der Speläologie nichts zu tun haben, längst aber in den übrigen seichten Regionen des Litorals hätten erledigt werden können. Die Erforschung der unterseeischen Höhlen ist zu einem Modellfall der modernen Litoralforschung geworden und gibt Hoffnung, die ganz beträchtlichen Fortschritte, die in den Höhlen durch die Notwendigkeit unmittelbarer Anschauung erzwungen wurden, nun auch im freien Litorale anzustreben.

### III *Die Berührungspunkte der beiden Disziplinen*

Wie untergeordnet die echten speläologischen Probleme und Materialien, verglichen mit jenen der Litoralforschung auch sein mögen, in einer ganzen Reihe von Fragen hat sich die marine Höhlenkunde für die Speläologie als einschlägig erwiesen. Die wichtigsten von ihnen seien hier kurz umrissen.

1. Die *Speleogenese*: Die Organisation der Tierbestände nimmt auf die Raumbildung der Meereshöhlen großen Einfluß. Raumerweiternde und raumverengende Wachstumsprozesse wirken in regelmäßigen Abfolgen und in ganz bestimmter Anordnung gegeneinander. An der Erweiterung sind die bohrenden Formen des „Endolithion“ beteiligt, die sich aus Muscheln, Polychaeten und Poriferen zusammensetzen. Da es sich um Filtrierer handelt, die auf ständige Kommunikation mit dem Medium angewiesen sind, werden sie von Krustenalgen stark konkurrenziert. Wo diese fortfallen, ist ihre Wirkung am stärksten. Da das die Dunkelstellen sind, nehmen sie systematischen Anteil an der Höhlenbildung. Außerhalb der inneren Brandungszone, namentlich der Geschiebeböden, kann ihre Leistung die der Erosion, im besonderen die der Abrasion, weit übertreffen. Das spielt eine Rolle für die Beurteilung der nicht aktiven Küstenhöhlen, der aus der See gehobenen Höhlenformen.

2. Das *Problem der Randhöhlen*. Unter den rund 1000 Meereshöhlen, die untersucht worden sind, haben vielleicht 100 jene Veränderungen erkennen lassen, die mit dem Wechsel vom marinen zum terrestrischen Bereiche einhergehen. Derlei geht meist mit dem Verstürzen von Eingängen, mit Hebungen oder mit beiden Erscheinungen Hand in Hand. Das Ergebnis sind Faunenverschiebungen, Änderungen der hydrodynamischen, in der Folge der trophischen und edaphischen Bedingungen, reihenweiser Ausschluß von Arten und allmähliche Aussüßung. Der Charakter der Seehöhle geht verloren. Zu einem bestimmten Zeitpunkt dieser Entwicklung treten biologisch gänzlich neue Erscheinungen auf. Es entstehen endemische Arten. Pigmentverlust und Augenreduktion sind die unmittelbare Folge. Diese Höhlen mit rein marinen *Endemismen direkter Abkunft*, die Brackwasser aufweisen und von der Hydrodynamik des Meeres nur mehr die hydrostatischen Seespiegelschwankungen, geschwächt, und in der Phase verzögert, erkennen lassen, habe ich als (die aktiven) „Randhöhlen“ zusammengefaßt. Wir kennen ihrer bereits eine ganze Anzahl: „l'Abisso“, „Buco dei Diavoli“ und „la Zinsulusa“ in Apulien, die „Cavtat-Grotte“ in Süddalmatien, die „Lete-Grotte“ bei Bengasi, die „Jameo de Agua“ auf Lanzarote, ferner die „Devil's-Hole“ auf den Kleinen Antillen, die „Moro-Castle-Grotte“ auf Kuba, die „Nachumwindogo“ auf Sansibar und die „Numbu-Höhle“ in Polynesien.

Nimmt man nur den *morphologisch-hydrologischen* Teil meiner Definition, so steigt die Zahl der Randhöhlen beträchtlich an. Viele von diesen sind zudem biologisch noch völlig unerforscht, ja selbst erst in den letzten Jahren entdeckt worden, so daß es wahrscheinlich ist, daß die Zahl der Höhlen im Überhang zwischen Meer und Land auch in biologischer Hinsicht noch viel größer sein wird.

Erweitert man die Definition dahingehend, daß man von einer *nicht aktiven Randhöhle* nur mehr die morphologischen

und faunistischen Merkmale fordert, so häufen sich diese Typen noch viel beträchtlicher. Man findet sie zunächst in der Senke des Toten Meeres, sowie reihenweise entlang alter Küstenlinien, meist am Gebirgsfuß, weit vom Meere abgedrängt. Der Übergang läßt sich Schritt für Schritt verfolgen.

3. **Der Wechsel der Lebensräume.** Im reinen Seehöhlenbereich bilden die Planktonfiltrierer das erste und mächtige Glied in der Konsumentenketten der Höhlengesellschaften. Die erranten Formen sind fast durchwegs in deren Zonierung eingestuft. Sobald der Seegang von den Eingängen abgehalten wird, beginnen die großen Umstimmungen. Die Filtrierer werden abgedrängt, die Nahrungszufuhr vom Meere versiegt und die bislang völlig unbedeutenden Süßwassergerinnsel, die unter Umständen etwas Detritus und Guano mitführen, gewinnen an Bedeutung. Die Folge ist eine Auswahl von Arten, die auffallenderweise einem sehr geschlossenen Bewegungstypus angehören, in der Hauptsache Mysidaceen, Garnelen und Grundfische, in Bodennähe schnellend schwimmende Formen einer recht einheitlichen Größengruppe, vielfach mit Brutpflege. Sobald die Verbreitungsschranke im Eingangsgebiete dicht genug geworden, die Mischung mit den Freiwasser-Populationen unterbunden ist, treten auch sogleich die erwähnten Erscheinungen der Art-Umwandlungen auf. Das läßt sich, wie die morphologisch-klimatische Umstimmung, ebenso Schritt für Schritt beobachten. Ich kenne sogar Fälle, wo bereits getrennte mit noch nicht getrennten Arten durcheinanderstehen. Die Grotte „la Zinsulusa“ beispielsweise hat endemische, pigmentlose Mysiden und Garnelen aufzuweisen, gleichzeitig aber einen Copepoden, der mit den Freiwasserpopulationen noch in Verbindung zu stehen scheint (jedenfalls unterscheidet er sich nicht von diesen).

4. **Die Auswandererpforte.** Damit ist ein dritter Auswanderweg aus dem Meere ins unterirdische Süßwasser aufgedeckt. Am längsten kennt man die indirekten Auswanderer, die über den Umweg des oberirdischen Süßwassers, zumeist in extremen Klimaperioden in die unterirdischen Gewässer abgedrängt wurden. Mit *Remane* und *Schulz* (1935), sowie *Delamare-Deboutteville* (1960) ist der erste direkte Auswanderweg, nämlich über das Küstengrundwasser der Sandstrände, klargeworden. Der zweite direkte Weg führt über die Randhöhlen. Und nun ist es von Interesse festzustellen, daß es sich dabei jeweils um ganz bestimmte Typen handelt.

Sind es im Falle der Küstengrundwasser-Auswanderer winzige, langgestreckte Sandlückenbewohner, so sind es im Kreise der Randhöhlen-Auswanderer suprademerse Errantier, makroskopische Bewohner der tiefen und der extrem schattigen Felslitoral-Streifen. Die Auswahl der in Betracht kommenden Arten erfolgte längst vor dem Erreichen der Schwellen. Sie wurden zunächst in den benthischen Litoral-Regionen vorsortiert, ferner nach trophischen und edaphischen An-

passungen nachselektiert, bis dann für einige auch die Schwellenbedingungen sich als erträglich, ja als attraktiv erwiesen. Und noch zwei weitere Zusammenhänge haben sich angedeutet.

Einmal sind es die *Wanderrichtungen*. Wir besitzen keinen Hinweis darauf, daß die Randhöhlenschwelle für limnische Auswanderer in Betracht käme und ich muß ferner vermuten, daß die Randhöhlen während mariner Regression biologisch aktiver sind als im Laufe von Transgressionsvorgängen. Ein andermal haben sich *Relikttypen* unterscheiden lassen. Manche Randhöhlenbewohner sind Felslitoralrelikte, Litoral- oder sogar Meeresrelikte, je nachdem die Verwandten des Freiwassers aus dem Felslitoral, aus dem ganzen Litoral verdrängt wurden oder (wie etwa bei den *Thermosbaenaceen*) überhaupt im Meere verschwunden sind. Dabei lassen sich auch die Ursachen angeben, die in der offenen See zu den schrittweisen Katastrophen geführt haben, Katastrophen, die im steten Kommen und Gehen der Arten nicht auffielen, wären nicht die lebenden Dokumente in den Höhlen erhalten geblieben.

5. Die *inaktiven Meereshöhlen*. Die Zahl jener Landhöhlen, die einmal aktive Meereshöhlen waren, ist wahrscheinlich sehr groß. Man wird sie überall dort erwarten dürfen, wo anstehende Felsgebiete vom Meeresspiegel vergangener Meere berührt wurden. In erster Linie ist an den Bereich der interglazialen Wasserspiegelhochstände und an die Ufer der Tertiärmeere zu denken.

Drei Kriterien kann man für ihre Bestimmung heranziehen. Grundverläßlich sind zunächst die *Lebensspuren* im gewachsenen Fels. Sie werden in Kalkgesteinen von den Formen des *Endolithion* als Bohrgänge hinterlassen und können, sobald man ihre rezenten Formen genau kennt, kaum eine Täuschung zulassen. Die Erhaltungschancen der endolithischen Lebensspuren sind im Höhlengebiete bedeutend größer als im freien Litoral. Davon kann man sich an den Küsten Apuliens und des Tyrrhenischen Meeres leicht überzeugen. Diese Zeugen aus der Höhlenwelt der Zwischeneiszeiten lassen vergangene Wasserstände nachgerade auf Meter genau bestimmen (z. B. *Blanc* 1942), während sie im freiliegenden Felsgebiete längst überprägt sind (fraglich bleibt, ob diese Erhaltungsbedingungen auch auf unsere Breiten übertragen werden können). Ihre, dem Meeresbiologen nunmehr bekannte, gesetzmäßige Verteilung in der Höhle ist dabei von Wichtigkeit. Die Erhaltungsaussichten soll der Meereskundler wiederum von der Speläologie erfahren.

Aus dem Tertiär sind die Zeugen erhaltener Meereshöhlen (nach dem ersten Kriterium) bereits viel spärlicher. Das ist um so merkwürdiger, als Bohrmuschelspuren aus dem Kliff des Torton im Wiener Becken (*Kühnelt* 1931) ebensowenig eine Rarität darstellen, wie in der Molasse Mitteldeutschlands (*Trautwein* 1960). Dennoch ist ein verläßliches Dokument überliefert. Im „Schelmenloch“ bei Baden (südlich

Wien) ist eine in Triaskalken vertiefte Höhle bekannt (*Calliano* 1882), die untrügliche Bohrmuschellöcher aus der Zeit des Torton-Meeres aufzuweisen hatte (*Thenius* 1962, *O. Abel* 1935: Ich selbst habe dieselben nur mehr außerhalb, doch in unmittelbarer Nähe dieser Höhle gefunden). Der Ansatz für die Erforschung auch sehr alter Meereshöhlen wäre also ebenso gegeben; und die Praxis dürfte empfehlen, von den subfossilen Höhlen auszugehen, diejenigen der mediterranen Terrassen (vgl. *Valentin* 1952) mit zunehmendem Alter anzuschließen, um schließlich auf eine Bearbeitung der beiden Mediterranstufen der mitteleuropäischen Tertiärmeere überzugehen (vgl. z. B. *Buday et al.* 1965).

Ein zweites Kriterium kann sich auf deponierte Arten, seien es nun *Fossile* oder *Relikte*, stützen. Doch ist dieses bereits ungleich weniger verlässlich. Bei den Fossilien, sofern es sich nicht um Sedentarien handelt (z. B. Austern, Balaniden, Vermetiden, Serpuliden), deren Gehäuse mit dem gewachsenen Fels verkittet geblieben sind, was bekanntlich nicht häufig ist, bleibt ja stets zu prüfen, ob es sich nicht um sekundäre Einbettungen (*Thenius* 1963) handelt. Hier greifen in der Speläologie Paläontologie und Meeresbiologie ineinander. Man muß ja sowohl über die Einbettungsvorgänge, als auch über die in Betracht kommenden Arten Bescheid wissen. In den großen Fossil-Listen, welche beispielsweise *Furreddu* und *Maxia* (1964) für die Höhlen Sardiniens zusammenstellen, stehen im Kreise der marinen Arten, wie ich nun sehen kann, Formen der Meereshöhlen und der Feinsedimentböden durcheinander. Letztere können nur sekundär eingebettet sein, etwa während des Versinkens von Seehöhlen im Sediment im Laufe ausgreifender mariner Transgression. Erstere aber können primär und sekundär eingebettete Formen beinhalten.

Bei den Relikten wiederum ist zu überprüfen, ob der Aufenthaltsraum noch der primäre ist (der einer abgedrängten Randhöhle), oder ob es nicht innerhalb des Lebensraumes der unterirdischen Gewässer zu weiten Verschiebungen gekommen ist (z. B. *Thienemann* 1950). Erfahrungsgemäß kann es allein durch die Veränderung der Grundwasserspiegel zu sehr weiten und ganz irreführenden Faunenarrangements kommen. Das Vorkommen indirekt eingewanderter limnischer Höhlenformen im gezeitenbeeinflussten Brackwasser-Lakunensystem subfossiler Korallenriffe ist das wohl jüngste Beispiel (*Mees* 1962) auf diesem Gebiete.

Das dritte Kriterium stützt sich auf die *Höhlenmorphologie*. Wiewohl es, auch im Fachkreis der Geographen, umstritten ist und, wie das zweite Kriterium, nur sehr bedingt als verlässlich gelten kann, hat man sich doch in der Speläologie überwiegend, in Ermangelung der übrigen Merkmale sogar ausschließlich, auf es gestützt. Wir werden darum nicht selten mit sogenannten Brandungshöhlen inmitten des Festlandes bekanntgemacht (z. B. *Müllner* 1925), die durchaus der Überprüfung bedürfen. Zwar haben sich schon mehrere Studien um die

Klarlegung der mit der Entstehung von Brandungshöhlen korrelierten Merkmale bemüht (*Davies* 1950, *Lacquantini* 1952, *Kašin* 1953, *Kyrle* 1953 und *Reinhard* 1954, um einige jüngere Arbeiten zu nennen), aber die so einflußreichen, biologischen Raumbildungsgesetze sind ja noch gar nicht bekannt gewesen. Auch hier ergibt sich wieder eine Verzahnung der Fachgebiete (vgl. Abs. III/1).

#### IV Die neuen Termini

Den Anlaß zu diesen Überlegungen hat die rasche Entwicklung der marinen Höhlenbiologie gegeben, der Abschluß meines Bandes über die „Biologie der Meereshöhlen“ (*Riedl* 1966): Im einzelnen ein Vortrag über dieses Thema, zu welchem mich die „Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien“ eingeladen hat, sowie der Vorschlag von *K. Ehrenberg*, ein Gespräch im engeren Fachkreise durchzuführen. Dieses hat unter dem Vorsitz von *W. Kühnelt* und unter Teilnahme von *K. Ehrenberg*, *H. Trimmel*, *K. Mais* und des Verfassers stattgefunden. Dabei wurde je eine Darstellung des Kontaktes zwischen Meeresbiologie und Speläologie durch *Ehrenberg* (1966) und den Verfasser empfohlen. Mir fällt dabei noch die Aufgabe zu, über die Fragen der Nomenklatur und deren Koordination von meinem Standpunkte aus zu referieren.

In der marinen Höhlenbiologie waren eine ganze Reihe Termini, im Zusammenhange mit den neuen Ergebnissen, einzuführen. Der Zuwachs an Terminologie, so beunruhigend er oft zu wirken pflegt, ist ja nicht nur unvermeidlich, sondern in einer gut geführten Wissenschaft sogar Ausdruck für die Vermehrung unserer Kenntnisse, die sich vielfach in einer Vermehrung der erkannten Beziehungen äußert.

1. Die Ursache des Zuwachses gerade an biomorphologischen (Raumformen und Höhlenleben verbindenden) Begriffen bildet die, im marinen Bereiche offenbar viel engere, Beziehung zwischen Höhlengestalten und Organismenverhalten. Allein die hydrodynamischen Gesetzmäßigkeiten der die Höhlensysteme erfüllenden streichenden und schwingenden Wasserkörper, die allein von der Wasserbewegung abhängigen, zu den „passiven Filtrierern“ zu rechnenden sedentären Organismen, sind schon von entscheidender Bedeutung. Das schwere Medium als der einzige Träger der Nahrungszufuhr, die gestaltende Wirkung der Organismen und vieles andere haben dazu Anlaß gegeben (*Riedl* 1964 b). In einigen Bereichen kann man voraussehen, daß die neuen Termini auf die Meeresbiologie werden beschränkt bleiben können. Im limnischen Höhlenbereiche dürften manche (*Spandl* 1926, *Thienemann* 1950) unnötig sein. Andere wiederum greifen in den Bereich einer allgemeinen Biospeläologie herüber.

2. Die Abschnitte nun, in welchen sich die neuen Termini als notwendig erweisen, kann man in sechs Gruppen (a—f) gliedern.

a) Was die Größen betrifft, so erwies sich ein modifiziertes System als nötig. Die Untergrenze dessen, was sich noch „befahren“ (betreten) läßt, wurde mit *Kleinhöhlen* bezeichnet und mit einem Volumen von 1 Kubikmeter Inhalt begrenzt. Nach unten schließen sich aber

*Kleinsthöhlen* und Felslöcher an, die dem Höhlenbereiche faunistisch völlig entsprechen. Die Grenzen der *Großhöhlen* und der *Riesenhöhlen* liegen aber in geringeren Dimensionen als in der terrestrischen Speläologie. Die Werte sind im marinen Bereiche von den Austauschgrößen des Wasserinhaltes, letzten Endes von den „Konsumationszeiten“ bestimmt, welche sich aus dem Verhältnis von Wasseraustausch und Filterleistung der sedentären Organismen ergeben.

b) Die biologische *R a u m b i l d u n g* wird von den Sukzessionszuständen der Organismenbestände bestimmt. Man kann eine *biotische Raumentstehung* und Raumerweiterung durch die endolithische Perforation, die vom Niederbruch zernagter Raumflächen gefolgt wird, von einer Raumverengung durch die Krustenaufwüchse unterscheiden. Es können auf diese Weise Durchbrüche entstehen, die primär nur auf Organismen-tätigkeit zurückzuführen sind, Säulen, die letzten Endes ausschließlich aus Organismen bestehen, sobald der Felskern aufgearbeitet ist. Unterscheidungen, die die Speläologie im terrestrischen Bereich entbehren konnte (*Kyrle* 1923), und auch späterhin nicht übernommen hat (*Kyrle* 1953, *Vandel* 1964).

c) Die *L i t o r a l s t u f e n*, in welche Meereshöhlen gehören, sind nicht nur von der bathymetrischen Lage, sondern auch von den Expositionsverhältnissen gegenüber Licht und (mehr noch) örtlichen Seegangsverhältnissen abhängig. *Eulitorale Meereshöhlen* sind solche, deren Eingangsgebiet vom Ruhewasserspiegel geschnitten wird. Der Brandungsbereich selbst, in welchem besondere Kräfte, Beanspruchungen und Ernährungsbedingungen gegeben sind, läßt im marinen Bereich zwei grundverschiedene Abschnitte unterscheiden. In ihren Gebieten ergeben sich zwei faunistisch und bioklimatisch deutlich verschiedene Höhlentypen, nach der *äußeren* und der *inneren Brandungszone*. Im Sublitoralbereiche ist nach der Lage zur „2. kritischen Tiefe“ in *Höhlen der Schwingungs- und der Strömungszone*, mit sehr ungleichen Faunen und Formbildungen zu unterscheiden. Die Tiefenhöhlen der Strömungszone lassen noch einen weiteren Typ, nämlich jene am *Unterrand des Declivium* ausgliedern, in welchem die Einbettung und Verschüttung mit Sediment beginnt (*Riedl* 1964 a).

d) Die *H ö h l e n t y p e n*, welche sich aus der Abhängigkeit der so einschneidenden hydrodynamischen Verhältnisse von der Höhlen-gestalt ergeben, waren besonders unerwartet. Vier Haupttypen waren zu unterscheiden; 1. je nachdem sie über nur einen Eingang verfügen oder über deren mehrere, soferne diese (nicht parallel liegen, sondern) sich hydrodynamisch ergänzen; 2. je nachdem ihre Hauptteile von der Wasserlinie geschnitten werden, oder nicht. Die Bewohnerschaft und die Wirkung auf die Raumbildung sind dadurch sehr verschieden.

Im untergetauchten Bereich sprechen wir in der Meeresbiologie von *Sackhöhlen* (1) mit einem, von *Durchgängen* (2) mit zwei Eingängen. Ersteren entsprechen im Eulitoralbereiche die *Grotten* (3), letz-

teren die *Tunnel* (4). Die jeweils enge und weite Variante der vier Typen wurde als *Nische* und *Spalte* (1), *Arkade* und *Korridor* (2), *Brandungskehle* und *Stollen* (3), sowie *Torbogen* und *Kanal* (4) benannt. Eine besondere Bedingung schaffen die *Luftkuppeln* und *Luftseen* an den Decken. Erstere entstehen dort, wo Höhlen mit Eingängen im Sublitoralbereiche unter Tag über den Ruhewasserspiegel aufsteigen, letztere dort, wo dichte Decken in der inneren Brandungs- und der oberen Schwingungszone die von der Brandung niedergerissene Luft deponieren.

e) Die *Glieder der Höhlensysteme* setzen sich erfahrungsgemäß aus den vier (oder 12) genannten Typen zusammen. So kann eine Meereshöhle als Grotte oder als Tunnel beginnen, sich über verzweigte Kanäle, Arkaden und Korridore in Hallen mit Luftkuppeln fortsetzen, in Stollen, Spalten und Sackhöhlen enden. Die Teile verhalten sich wie der nach ihnen bezeichnete Typ. Eine Höhlenhalle kann somit eine Grotte, eine Sackhöhle, ein Durchgang sein, usf. Ferner sind *innere* und *äußere Brandungsterrassen* zu unterscheiden, von welchen letztere durch stete Benetzung des Supralitorales und die Einebnung durch die endolithischen Blau- und Grünalgen, erstere durch Geschiebe in der „ersten kritischen Tiefe“ entstehen (die etwa dem 2,5fachen der Höhe der Langzeit-Maxima des örtlichen Seeganges entspricht).

Auch die Abrasion in den Höhlen zeigt drei grundverschiedene Formen. Die *Staudruck-Abrasion* kommt praktisch ohne Mithilfe von Sediment zustande und führt zu allseitigen Erweiterungen. Die *Schliff-Abrasion* wirkt hingegen zweifach in die Tiefe, einmal mit organogenem, *autochthonem Geschiebematerial*, den Schelltrümmern der niederbrechenden Bestands-Teile, ein andermal mit Gesteinsmaterial, welches hauptsächlich *allochthon*, von vorgelagerten, inneren Brandungsterrassen stammt. Die drei Wirkungen sind grundverschieden, sowohl hinsichtlich der Sukzessionsfolgen und der Anordnung der lebensfeindlichen Bezirke der Höhlen, als auch hinsichtlich der Art der Höhlen-erweiterung. Einen besonderen Abschnitt bezeichnet das „*leere Viertel*“, welches in den bestandsleeren Höhlenhintergründen wiederum sehr spezielle Bedingungen schafft. Eine Differenzierung des Abrasionsbegriffes (Kyrle 1923) wird also, wenn man damit bestimmte Veränderungen verstehen will, nötig werden.

f) Die *Höhlenzustände* wiederum sind nach der Herkunft und dem Genesenzustand der Höhlen zu unterscheiden. Zunächst ist es von Wichtigkeit, ob es sich um aktive *Transgressions-* oder *Regressionshöhlen* handelt, je nach den bathymetrischen Verschiebungen, die den sublitoralen Küstenabschnitt beherrschen. In den eulitoralalen Regressionshöhlen schließen die subfossilen Lebensspuren der Wände direkt an den Rezentbereich und lassen sich meterweit in die Höhe der Grottendächer verfolgen. Die aktiven Transgressionshöhlen hingegen versinken mit ihren aus der Abrasions- und Schwingungszone stammen-

den Merkmalen in die Strömungszone und über die Decliviumgrenze hinaus ins Sediment. Dabei können aktive Regressionshöhlen Transgressionshöhlen gewesen sein und einen Fossiltschatz heraufheben, der aus dem Sedimentgebiete des Declivium stammt.

Vielfach ist mit dem Herausheben der Höhlen eine Abtrennung vom Meere verbunden, die dem Zurückweichen des Ruhewasserspiegels vorausseilt: zumeist durch das Verstürzen der Eingänge oder das Herantreten der Decliviumgrenze. Sobald die hydrodynamischen Kräfte des Seeganges nicht mehr durch die Eingänge dringen, ändern sich die trophischen und edaphischen Bedingungen für die Organismen und für die Raumformung grundsätzlich. Sofern sie noch euryhaline Zustände und den vollen Gezeitengang zeigen, keine Endemismen und spezifischen Höhlenanpassungen der Fauna, die Panmixie der Population also durch das Eingangsgebiet noch nicht unterbrochen ist, nenne ich sie (im Rahmen der *aktiven Meereshöhlen*) die *abgedrängten Seehöhlen*. Zum Unterschied von den *echten Seehöhlen* mit voller Pelagialkommunikation. Sobald der Gezeitendurchgang reduziert erscheint, Ausübungen auftreten, Endemismen und Höhlenanpassungen, spreche ich von *Randhöhlen*. Dabei lassen sich alle Stufen der Übergänge bestimmen, wovon schon die Rede war. Erst wenn der Verschluss gegenüber der Meereseinwirkung vollständig wird, der Wasserspiegel beträchtlich über jenen der See angehoben wird, treten die Bedingungen der Landhöhlen zutage. Und es ist naheliegend, diese *inaktiven Meereshöhlen* (seien es nun abgedrängte Randhöhlen oder vergangene Meereshöhlen schlechterdings) wiederum nach der Küstenferne und dem Alter der Abdrängung zu unterscheiden.

3. Die *Abgrenzung der Termini* gegen die bestehenden Begriffe ist, soweit nur irgend möglich, bereits berücksichtigt worden. Bis auf ganz wenige Namen ist die marine, biomorphologische oder biogenetische Namengebung den bisher gebräuchlichen Bezeichnungen ausgewichen (die bereits erwähnte Sitzung hat ihrerseits dazu beigetragen). Die gewohnten geomorphologischen Namen können ja auch im marinen Bereiche teilweise ihre Anwendung finden und unverändert bleiben; wiewohl sich auf den Gebieten der Raumerweiterung, Raumerfüllung, der Konkretionen, selbst der allgemeinen Speläogenese, wahrscheinlich auch vom morphologischen Standpunkte aus neue Termini als nötig erweisen werden. Für die maritime Höhlenbiologie ist es auch nicht gleichgültig, ob eine wasserführende Karsthöhle im Abrasionsbereiche, durch Zurückversetzung des Kliffs zur Seehöhle eröffnet wurde (wie das bei den meisten Riesen-Seehöhlen der Fall ist), oder ob eine große Seehöhle Karstwasserläufe auf sich gezogen hat usf.

Nur die Begriffe der Grotte und Randhöhle sind vorbelastet. So versteht man derzeit unter Grotte zumeist künstliche Höhlen (*Trimmel* 1965). Das läuft aber der Namengebung in den meisten Küstenländern

derart entgegen, daß er für Seehöhlen mit einem hydrodynamischen Haupteingange und gleichzeitiger Luft- und Wasserführung verwendet werden mußte. Unter Randhöhle hingegen hat *Kraus* (1894) teils verschüttete Schlinger am Rande von Karstwannen verstanden. Nach diesen Erfahrungen wird es geraten sein, Seegrotten von Kunstgrotten, Meeres-Randhöhlen von Karstwannen-Randhöhlen zu unterscheiden und auch bei weiteren Überschneidungen durch Vor- oder Nachsätze die nötige Eindeutigkeit herzustellen.

## V Die Literatur

Die Kürze des hier vorgelegten Abrisses ließe es nicht gerechtfertigt erscheinen, eine, auch nur annähernd repräsentative, Literaturübersicht anschließen zu wollen. Ich darf darum auf meine im folgenden Verzeichnis zitierte marine Höhlenmonographie verweisen. Sie befindet sich derzeit im Erscheinen und wird gleichzeitig den umfangreichen Literaturnachweis in möglichst vollständiger Form vorlegen.

Hier lasse ich nur jene, im vorliegenden Texte auch mit der Jahreszahl zitierten Autoren folgen.

- Abel, E.*, 1959 b: Zur Kenntnis der Beziehung der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil XIV. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 30 Suppl.; 517—528
- Abel, O.*, 1935: Vorzeitliche Lebensspuren. Fischer, Jena; 644 pp.
- Berthold, G.*, 1882: Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten. Mitth. Zool. Stat. Neapel, 3; 393—537.
- Blanc, A. C.*, 1942: Variazioni climatiche ed oscillazioni della linea di riva nel Mediterraneo centrale durante l'Era glaziale. Geol. d. Meere u. d. Binnengew. 5; 137—219.
- Buday, T., I. Cicha u. J. Seneš*, 1965: Miozän der Westkarpaten. Geol. ústav Dionýza Stura. Bratislava; 295 pp.
- Calliano, G.*, 1882: Die Schelmenhöhle. Mitt. d. Gesellsch. z. Verbreit. wiss. Kenntn. in Baden, 1 (2); 9—28.
- Calman, W. T.*, 1904: On *Munidopsis polymorpha* Koelbel, a cavedwelling Marine Crustacean from the Canary Islands. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, 14 (81); 213—218.
- Cavolini, F.*, 1785: Memorie per servire alla storia de'Polipi marini. Napoli; 279 pp.
- Chappuis, P. A.*, 1927: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. In: Die Binnengewässer 3; 175 pp.
- Corroy, G. et al.*, 1958: Des Rèsurgences sous-marines de la région de Cassis. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 1131; 1—36.
- Davies, R. E.*, 1950: Black Keld, Wharfedale. Cave Science (Settle), 13; 218—219.
- Delamare-Deboutteville, C. D.*, 1960: Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris; 740 pp.
- Dohrn, A.*: 1880: Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1879 und 1880. Mitt. Zool. Stat. Neapel, 2; 495—514.
- Ehrenberg, K.*, 1966: Marine Küstenhöhlen, Probleme ihrer Gliederung und ihrer Erforschung in speläologischer Sicht. Die Höhle (Wien), 17; 25—28.
- Fage, L. u. Monod, Th.*, 1936: La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île de Lanzarote. Archiv. Zool. expér. gén., 8; 97—113.

- Fuchs, Th.*, 1894: Über Tiefseetiere in Höhlen. Annalen des k. k. Naturh. Hofmus. Wien (Abt. Notizen), 9; 54—55.
- Furreddu, A. u. Maxia, C.*, 1964: Grotte della Sardegna. Guida al mondo carsico dell'Isola. Ed. Fossataro, Cagliari; 310 pp.
- Harms, W.*, 1921: Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden, *Munidopsis polymorpha Koelbel*, aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. Zool. Anz. 52; 101—115.
- Jeannel, R.*, 1943: Fossiles vivantes de cavernes. Gallimard, Paris; 321 pp.
- Kašin, I. C.*, 1953: Peščera zimljanskogo wodochraninišča. Priroda, 12 (Leningrad); 95—99.
- Koelbel, K.*, 1892: Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Canarischen Inseln. Ann. d. k. k. Naturhist. Hofmuseums, 7; 105—116.
- Kraus, F.*, 1894: Höhlenkunde, Wege und Zweck der Erforschung unterirdischer Räume. C. Gerold's S., Wien; VIII u. 308 pp.
- Kühnelt, W.*, 1931: Über ein Massenvorkommen von Bohrmuscheln im Leithakalk von Müllendorf im Burgenland. Paläobiologica, 4; 239—250.
- Kyrle, G.*, 1923: Grundriß der theoretischen Speläologie. Spel. Monographien, 1; Staatsdruckerei Wien; XVIII u. 353 pp.
- , 1953: Die Höhlen der Insel Capri. Eine höhlen- und karstkundliche Studie mit bes. Berücksichtigung der Strandverschiebungen. Landesverein NÖ. Höhlenforscher, Wiss. Beiheft Nr. 1 zur Zeitschr. Die Höhle; 48 pp.
- Lacquantini, L.*, 1952: Forme di erosione sulla costa tirrenica della Calabria meridionale. Riv. Geogr. Italiana, 59 (4); Firenze; 261—269.
- Mees, G. F.*, 1962: The Subterranean Freshwater Fauna of Yardie Creek Station, North West Cape, Western Australia. J. Roy. Soc. Western Australia, 45; 24—32.
- Milne-Edwards, H.*, 1845: Recherches zoologiques faite pendant un voyage sur les cotes de la Sicile, I. Rap. Ann. d. Sci. Nat. (3ème Sér.) Zool. 1 (3); 129—182.
- Müllner, M.*, 1925: Die Einödhöhlen bei Pfaffstätten. Natur- und höhlenkundlicher Führer durch Österreich. Verl. NÖ. Landesmus., Wien, 8; 15 pp.
- Reinhard, H.*, 1954: Kliffranddünen und Brandungshöhlen der Insel Hiddensee. Wiss. Zeitschr. der Univ. Greifswald. math.-naturw. Reihe, 3 (8); 595—605.
- Remane, A. u. Schulz, E.*, 1935: Das Küstengrundwasser als Lebensraum. Schriften d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein 20; 399—408.
- Riedl, R.*, 1955: Über Tierleben in Höhlen unter dem Meeresspiegel. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. in Erlangen 1955, Zool. Anz. Suppl. 19; 429—440.
- , 1959 a: Turbellarien aus submarinen Höhlen, 4. Faunistik und Ökologie. Ergebn. d. Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil X. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 30, Suppl.; 331—401.
- , 1959 b: Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen. Ergebn. d. Österreich. Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil XVI, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 30, Suppl.; 589—755.
- , 1964 a: 100 Jahre Litoralgliederung seit *Josef Lorenz*, neue und vergessene Gesichtspunkte. Int. Revue ges. Hydrobiol. 49; 281—305.
- , 1964 b: Die Erscheinung der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Seditarier im mediterranen Felslitoral. 4. Meeresbiol. Symposium; Helgoländer Wiss. Meeresunters., 10 (1—4); 155—186.
- , 1966: Biologie der Meereshöhlen (Deskriptive Beiträge zur Monographie eines Lebensraumes). Verl. Paul Parey, Hamburg und Berlin; (ca. 600 pp. im Druck).
- Spandl, H.*, 1926: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. In: *Kyrle*, Speläologische Monographien, 2; Wien, Staatsdruckerei, XI u. 235 pp.
- Thenius, E.*, 1962: Niederösterreich im Wandel der Zeiten. Grundzüge der Erd- und Lebensgeschichte von Niederösterreich. Verl. NÖ. Landesmus. Wien; 126 pp.
- , 1963: Versteinerte Urkunden. Die Paläontologie als Wissenschaft vom Leben der Vorzeit. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg; XII u. 174 pp.

- Thienemann, A.*, 1950: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Stuttgart, Schweizerbart; XVI u. 809 pp.
- Trautwein, S.*, 1960: Die Erd- und Landschaftsgeschichte des Brenz-Lone-Gebietes. Jahreshefte f. Karst- u. Höhlenk. 1 (196); 1—22.
- Trimmel, H.*, 1965: Speläologisches Fachwörterbuch (Fachwörterbuch der Karst- und Höhlenkunde). Akten d. 3. Internat. Congr. f. Speläologie (Wien-Obertraun-Salzburg 1961), Herausg. Landesverein f. Höhlenk. Wien; 109 pp.
- Valentin, H.*, 1952: Die Küsten der Erde; Beiträge zur allgemeinen und regionalen Küstenmorphologie. Petermanns Geogr. Mitt., Erg. Heft 246; 118 pp.
- Vandel, A.*, 1964: Biospeologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris; XVIII u. 619 pp.
- Weismann, A.*, 1883: Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen. Gustav-Fischer-Verlag, Jena; 295 pp.

L'auteur montre les relations entre les sciences de la spéléologie d'une part et de la biologie marine à l'autre part. Le développement des deux sciences à été réalisé en isolation presque totale. A cause de cela, il y a des difficultés en ce qui concerne le «vocabulaire technique» et les définitions différentes des termes. L'auteur discute donc la route et les possibilités d'une unification (commencée en Autriche par une conférence de spéléologues et de biologistes).

## **Die G. W. Geßmann-Doline auf der Tanneben bei Peggau (Steiermark), Kataster-Nr. 2836/6**

*Von Volker Weißensteiner (Graz)*

Erst jetzt, nach 75 Jahren, bekam der Landesverein für Höhlenkunde in der Steiermark als Nachfolgeverein aller steirischen Höhlenvereine die bedeutsamen Tagebücher von Adolf Mayer sen., um deren Inhalt einem großen Kreise interessierter Höhlenforscher zugänglich zu machen. Es sind dies drei Bücher mit zusammen 875 Seiten, in denen Mayer in seiner gewissenhaften Art alles aufzeichnete, was in der Höhlenforschung seit dem 9. August 1891 in der Steiermark geschah. Bescheiden schreibt er ganz am Anfang: „... stelle ich dieses Buch den geehrten Herren Professoren und Studierenden der heimatischen Höhlenkunde zur Verfügung, es soll ein kleiner Behelf sein für eventuelle wissenschaftliche Zwecke.“

Wer war dieser Adolf Mayer sen.? Darüber kann man im Speläologischen Jahrbuch 1926/27, Heft 1/2, S. 6 und 7, nachlesen. Geboren am 23. Juni 1863 und von Beruf Landschaftsmaler, befaßte er sich schon in frühen Jahren mit Höhlenforschung. Gerade er sollte dazu

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Die Höhle](#)

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: [017](#)

Autor(en)/Author(s): Riedl Rupert

Artikel/Article: [Speläologie und Meeresbiologie, eine neue Brücke zwischen Forschungsgebieten 28-44](#)