© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

2. Die Möglichkeit, daß die ältesten vorhandenen Höhlenräume zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Gerinnen in verschiedenen Richtungen benutzt wurden. Hier wäre die Möglichkeit gegeben, daß der heute höchste Einstieg vom Minotaurusgang her und das oberste Röhrensystem zum heutigen Siphon einmal in südwestlicher Richtung wasserführend gewesen sind.

Abschließend sei wieder darauf verwiesen, daß es grundsätzlich in der Stellung der Canyons zu den übrigen Höhlenräumen zwei Möglichkeiten gibt.

1. Die in der Dachstein-Mammuthöhle beobachtete Erscheinung, daß die Canyons jünger als die anderen Höhlenräume sind und daher beim Anschneiden der älteren Hohlräume sowohl horizontal, als auch vertikal umgelenkt werden.

2. Die z. B. für die Lechnerweidhöhle typische Anlage, bei welcher die Canyons das genetische Grundgerüst des gesamten Höhlensystems bilden und auch gleichzeitig damit die ältesten Höhlenräume darstellen. An diese gliedern sich bei der Kreuzung der Canyons mit bewegten tektonischen Flächen oft bedeutende Inkasionsräume.

Résumé

Des observations faites dans la Dachstein-Mammuthöhle ont montrées qu'il y a en principe deux types de „canyons" dans le karst souterrain alpin. Quelquesfois (type: Lechnerweidhöhle), les canyons sont les premiers éléments dans la génèse d'une grotte karstique et sans doute plus anciens que les salles et galeries. D'autre part, il y a des systèmes de canyons (type: Dachstein-Mammuthöhle) qui sont sans doute plus jeune qu'un réseau de salles et de galeries bien développé et qui sont un élément génétique tout à fait indépendant de celui-ci.

Rezente und fossile Höhlenfaunen – Eine vergleichende Betrachtung

Von Kurt Ehrenberg (Wien)

Wenn wir den Begriff „Höhlenfaunen" einerseits auf alles in Höhlen anzutreffende tierische Leben ausdehnen, d. h. den dauernden und regelmäßigen Höhlenbewohnern auch die nur fallweisen hinzuzählen, anderseits ihn hinsichtlich der fossilen dahin einschränken, daß wir darunter nur den Faunenbestand richtiger Höhlen, mithin fast ausnahmslos pleistozänen Alters, nicht aber den bis in das Alttertiär zurückreichenden von oft zugleich Höhlenruinen darstellenden Spalten verstehen, ergeben sich bei einem Vergleich kaum zu übersehende Unterschiede.

Einmal solche hinsichtlich Zeitlage und Zeitdauer. Rezente Höhlenfaunen gehören der geologischen Jetztzeit, dem Holozän, an, fossile der

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

geologischen Vorzeit. Jene sind aber nicht nur jünger als diese, sondern entstammen bloß den letzten 10 000 bis 12 000 Jahren, während diese sich über Jahrmillionen verteilen, auch wenn wir hier bloß, wie erwähnt, die den holozänen unmittelbar vorangegangenen pleistozänen ins Auge fassen, nach unseren gegenwärtigen Vorstellungen über einen Zeitraum von ein bis zwei Jahrmillionen. Kann man die rezenten Höhlenfaunen in erd- und lebensgeschichtlicher Sicht noch als zeitgleich oder synchron betrachten, so muß man, weil das Pleistozän (Eiszeitalter) zeitlich verschiedene und unterscheidbare Abschnitte umfaßt, bei seinen Höhlenfaunen mit einer zumindest teilweisen Heterochronie rechnen.

Ein weiterer Unterschied betrifft die systematische Stellung der Faunenelemente. In den rezenten Höhlenfaunen pflegen die Vertreter der verschiedenen Klassen, Ordnungen usw. von Wirbellosen bei weitem jene der Wirbeltiere zu überwiegen, wenn man von Sonderfällen wie den Fledermaushöhlen in wärmeren und warmen Klimazonen oder jenen südamerikanischen Höhlen absieht, die zu Tausenden von Fettvögeln *(Steatornis caripensis)* besiedelt werden. In den fossilen, fast stets pleistozänen Höhlenfaunen sind Reste von Wirbellosen in der Regel selten, hingegen Reste von Wirbeltieren dominierend, solche von Säugern oft massenhaft und mitunter vielerlei Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen belegend vertreten.

Nicht minder weitgehend scheinen auch die Unterschiede in ökologischer Beziehung. Die rezenten Höhlenfaunen umfassen einerseits auf die Eingangsregion, anderseits auf die Innenräume beschränkte Formen, ferner aquatische, amphibiotische wie terrestrische Elemente, wobei besonders im letzten Falle neben Ubiquisten auch Bewohner mannigfacher Klein- und Kleinstbiotope wie etwa auf und im Boden Lebende, Lapidi-, Humi-, Muscicole, Guanobionten, hyporrheische Formen, Klein- und Kleinstspaltenbewohner unterschieden werden können. In den fossilen Höhlenfaunen sind Bewohner der Eingangsregion und der Innenräume kaum auseinanderzuhalten, treten die aquatischen und amphibiotischen Elemente gegenüber den terrestrischen stark — im allgemeinen wohl viel stärker als in den rezenten — zurück, und eine analoge Aufgliederung der terrestrischen ist kaum möglich, man kann höchstens zwischen ganz auf und teilweise (in Bauen) im Boden lebenden unterscheiden.

Anders verhält es sich endlich bei den jetzt- und vorzeitlichen Speläofaunen bzw. deren Elementen mit dem Maß der Bindung an die Höhle als Lebensraum. Wenn wir die diesbezüglichen Differenzen zwischen Bewohnern der Eingangsregion und der Innenräume, d. h. den Chasmato- und Antroformen im Sinne H. STROUHALs (1, S. 60), wie jene zwischen aquatischen, amphibiotischen und terrestrischen Speläoformen ausklammernd, bloß die Gesamtheit der Faunenelemente in ausschließliche und dauernde, in zeitweilige und regelmäßige Höhlenbewohner sowie in gelegentliche Höhlengäste, also in Anlehnung an O. STERBA (2, S. 110) in Speläobionten, Speläophile und Speläoxene

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

gliedern, so lassen sich, entsprechend eingehende Beobachtungen und Untersuchungen vorausgesetzt, heute in den Höhlen wohl meist Vertreter aller dieser drei Gruppen nachweisen. Hingegen dürften, soweit ich sehen kann, aus den fossilen Höhlenfaunen Speläobionten im obigen Sinne bis nun überhaupt nicht, vielmehr bloß Speläophile und Speläoxene belegbar sein.

Die Unterschiede zwischen jetzt- und vorzeitlichen Höhlenfaunen scheinen — das muß nach dem Gesagten kaum noch begründet werden — immerhin recht weit- und tiefgehende zu sein. Ihre Feststellung erzwingt förmlich das Suchen nach Verständnis und Erklärung. Man kann sie, so dünkt mich, zu einem guten Teil in den folgenden Umständen finden.

Solche dürfen schon in den eingangs erwähnten zeitlichen Differenzen erblickt werden. Deren eine, das unterschiedliche geologische Alter, schließt die Identität jetzt- und vorzeitlicher Höhlenfaunen a priori aus; auch im Pleistozän, auf das wir uns bezüglich der fossilen beschränken, war ja der Tierbestand überhaupt, nicht nur in Höhlen, ein anderer als heute. Allerdings darf anderseits nicht übersehen werden, daß in erd- und lebensgeschichtlicher Sicht der faunistische Unterschied zwischen Holozän und Pleistozän doch als relativ gering erscheint. Wie geohistorisch das Holozän zwar graduell, aber nicht prinzipiell vom Pleistozän abweicht, so daß es auch als dessen bis nun letzte (warme) Phase aufgefaßt werden kann (3, S. 1), ist auch biohistorisch seine Fauna weniger durch das Auftreten neuer Typen, als durch das Verschwinden pleistozäner Formen gekennzeichnet, einen Prozeß, der sich übrigens durch das ganze Holozän bis in unsere Tage fortsetzt, wo er als fragwürdiges Ergebnis unserer Zivilisation zur fortschreitenden Verarmung vor allem der Landtierwelt hinführt. Dieser Formenschwund mag besonders für das Zurücktreten der Großtiere, speziell Säuger, in den rezenten gegenüber den fossilen Höhlenfaunen mitverantwortlich sein, weil es eben z. B. Bären in der gleichen Häufigkeit und gleich weiten, geschlossenen Verbreitung wie im Pleistozän heute nicht mehr gibt.

Wie die unterschiedliche Zeitlage kann aber auch die ungleiche Zeitdauer samt der Synchronie im einen und der wenigstens partiellen Heterochronie im anderen Falle für die faunistischen Differenzen nicht belanglos sein. Wenngleich die in den Höhlen als Fossillagerstätten überlieferten Sedimente nur selten das ganze Pleistozän, als Regel vielmehr bloß einzelne seiner Abschnitte, meist den letzten, das Jungpleistozän, repräsentieren, umfassen sie doch gewöhnlich einen weit längeren Zeitraum als das Holozän. Daher verteilt sich die oft so beträchtliche Menge der in diesen Ablagerungen enthaltenen Fossilfunde auf eine Folge von zahlreichen Generationen bzw. Populationen. Von den Tausenden Höhlenbären etwa, die uns aus der Drachenhöhle bei Mixnitz in der Steiermark durch Knochen und Zähne belegt sind, dürften nur wenige jeweils gleichzeitig in der Höhle gehaust haben.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Die fossilen Höhlensedimente lassen aber nicht nur durch die Zeitspanne, welche sie belegen, die pleistozäne Besiedlungsdichte in den Höhlen sicher als zu groß und damit als zu sehr von der rezenten verschieden erscheinen. Da sie fast ausnahmslos terrestrische sind, können sie kaum aquatische und amphibiotische Faunenelemente überliefern. Auch das meist weitgehende Zurücktreten von ± stark an das Wasser gebundenen Formen in den pleistozänen gegenüber den holozänen Höhlenfaunen mag daher zu einem guten Teile bloß vorgetäuscht sein.

Neben den zeitlichen und sedimentären Verhältnissen wird man zwecks Verständnis und Erklärung der Unterschiede zwischen rezenten und fossilen Höhlenfaunen vor allem auch zu erwägen haben, daß und inwieweit die Höhle als Lebensraum im Pleistozän von der Gegenwart abweichende Zustände geboten haben dürfte. Im Hinblick auf den mehrfachen Wechsel von kälteren und wärmeren bzw. feuchteren und trockeneren Phasen im Laufe des Eiszeitalters wird man mit Verschiebungen und Änderungen in den ökologischen Bedingungen auch der Höhlen sicher zu rechnen haben. Vor allem dort, wo während der Glaziale bzw. Stadiale Gletscher bis an Höhlen heranrückten, werden Auswirkungen auf deren ökologische Verhältnisse und damit auf deren Faunenbestand, besonders auf stenotherme und wärmebedürftige Wirbellose zu gewärtigen sein. Gleichwohl wird man anderseits nicht vergessen dürfen, daß eben Höhlen wie heute auch im Pleistozän gegenüber dem Freiland vielfach statischere, von den Außentemperaturen nur abgeschwächt beeinflußte Klimaverhältnisse aufgewiesen haben werden, wie auch Lichtmangel, hohe Luftfeuchtigkeit und relativ geringe Luftbewegung zu den generellen, wenngleich nach Morphologie und Lage graduell unterschiedlichen Kennzeichen des Höhlenbiotops gehört haben werden. Ob dieser Eigenschaften pflegt man ja Höhlen geradezu als Refugialräume anzusehen — und gewisse, schwer anders denn als Reliktvorkommen deutbare altertümliche Kleintierformen, wie sie etwa aus verschiedenen Arthropodengruppen heute in Höhlen anzutreffen sind, werden bekanntlich dahin interpretiert, daß solche Formen eben und nur in Höhlen das Eiszeitalter zu überdauern vermochten. So wird man alles in allem zwar gewiß mit Änderungen in den Lebensbedingungen innerhalb von Höhlen im Verlaufe des Pleistozäns und durch sie bedingten im Faunenbestande, aber doch nur mit solchen von begrenztem Ausmaße zu rechnen haben.

Alle bis nun erwähnten Umstände, die zeitlichen Differenzen, die fast ausschließlich terrestrische Natur der pleistozänen Höhlensedimente und die unterschiedlichen Biotopverhältnisse, lassen zwar die eingangs aufgezählten Verschiedenheiten zwischen rezenten und fossilen Höhlenfaunen in mancher Beziehung an Ausmaß reduzieren, aber für die so tiefgreifenden im Mengenverhältnis zwischen Evertebraten und Vertebraten wird man sie weder allein noch auch nur in erster Linie verantwortlich machen können. Hierfür dürfte, um es gleich vorwegzu-

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

nehmen, den beiden noch zu nennenden Umständen die Hauptrolle zukommen.

Den jetztzeitlichen Faunenbestand von Höhlen können wir durch Beobachtungen und Aufsammlungen an Ort und Stelle feststellen. Je eingehender und länger wir das tun, um so vollständiger werden wir jenen Bestand zu erfassen, wie auf Speläobionten, -phile und -xene aufzugliedern, umsomehr auch bestimmte Beziehungen und Bindungen zu Klein- und Kleinstbiotopen klarzulegen vermögen, wozu noch Experimente in Höhlen wie in Laboratorien manches beizutragen imstande sein werden.

An fossilen Faunenbeständen von Höhlen können wir weder Experimente vornehmen, noch durch Beobachtungen der lebenden Tiere Aufschlüsse über allfällige Beziehungen und Bindungen zu Klein- und Kleinstbiotopen gewinnen; wir können vielmehr zunächst bloß das aufsammeln bzw. ausgraben, was uns von toten Tieren überliefert ist, und das sind in der Regel, da die Weichteile auch in der Vorzeit nach dem Tode meist rasch der Zerstörung und Zersetzung anheimfielen, nur Hartteile, also Knochen, Zähne, Kalk- oder Kieselgehäuse usw., gelegentlich allerdings vermehrt durch als Biß- bzw. Nagespuren und Koprolithen, als Fährten und Schliffe am Boden und an Wänden, als Gänge und Baue in Lockersedimenten überlieferte sogenannte Lebensspuren, deren sorgfältige Analyse uns oft weitgehende Einsichten in Lebensweise und Lebensgewohnheiten ihrer Erzeuger zu geben vermag.

Es scheint mir, daß aus dieser Erhaltungsauslese das Dominieren skeletttragender Wirbeltiere und das Zurücktreten der zumeist erhaltungsfähiger Kalk- oder Kieselskelettbildungen entbehrenden Wirbellosen zu einem wesentlichen Teile resultieren wird. Man wird daher aus dem fossil überlieferten Faunenbestand keineswegs schließen dürfen, daß es im Pleistozän Wirbellose ohne erhaltbare Hartteile in den Höhlen nicht gegeben hätte und damit auch keineswegs, daß damals Speläobionten nicht existiert hätten. Vieles spricht vielmehr dafür — nicht nur die heutigen Reliktformen und gewisse zoogeographische Verhältnisse allein —, daß wir den durch die erwähnten guten Fossilanwärter oder Fossilanten dokumentierten Faunenbestand durch solche Kleintiere aus verschiedenen Evertebratengruppen ergänzen müssen, wenn wir uns ein möglichst vollständiges Bild vom Leben in Höhlen während des Pleistozäns zu machen versuchen wollen. Auch wenn man sich die gegenseitigen Beziehungen der pleistozänen Höhlenbewohner vergegenwärtigen will, wird man nicht vergessen dürfen, daß eben jene nicht überlieferten Elemente dabei — man denke doch nur an Parasitismus, Kommensalismus usw. — auch eine gewisse Rolle gespielt haben werden.

Mit diesem Hinweis auf die gegenseitigen Beziehungen komme ich zum letzten, m. E. gleich der Erhaltungsauslese hinsichtlich der unterschiedlichen Zusammensetzung rezenter und fossiler Höhlenfaunen wesentlichen Umstand. Alle Tiere, welche heute dauernd oder vor-

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

übergehend gleichzeitig in einer Höhle leben und zusammen deren rezenten Faunenbestand ausmachen, sind Glieder einer Lebensgemeinschaft oder Biocönose. Was uns an fossilem Faunengehalt überliefert ist, ist kein lebendes, sondern nur totes Material. Es repräsentiert zunächst nur eine Totengesellschaft oder besser Grabgemeinschaft, eine Thanato- oder Taphocönose wie der Paläontologe sagt; ja, wenn die Sedimentschichten verschiedene (voneinander getrennte, allenfalls auch in der faunistischen Zusammensetzung abweichende) Fossillagen umfassen, deren mehrere. In diesem Fossilgehalt können aber nicht nur Speläophile und Speläoxene vertreten sein — daß Speläobionten als Fossilien kaum in Frage kommen, wurde schon erwähnt —, sondern auch Formen, die sich nie lebend in Höhlen aufhielten, sondern die, bzw. von denen Teile etwa als Beute durch Höhlenbewohner eingebracht, vielleicht auch durch Wasser oder Wind in Höhlen verfrachtet wurden. Gewiß gibt es auch heute in Höhlen eingeschleppte Beute und Reste sonstiger höhlenfremder Tiere; doch sind solche, weil eben nur tot in Höhlen anzutreffen, meist ohne besondere Schwierigkeit und langwierige Untersuchungen auszusondern. Bei fossilen Höhlenfaunen bedarf es dagegen oft einer sehr eingehenden (auch für andere Aussagen, z. B. über ganzjährige oder saisonweise Besiedlung, über Altersaufbau der einzelnen Art-Populationen usw. unerläßlichen) Analyse des gesamten Vorkommens, um feststellen zu können, welche Reste von lebend in der Höhle gewesenen Tieren, von in ihrer unmittelbaren Umgebung beheimateten oder aus entfernteren, anderen Lebensräumen stammen, welche also als auto-, parauto- oder gar als allochthon (4, S. 793 ff.) einzustufen sind.

Wo immer nun derartige Analysen fossiler Höhlenfaunen durchgeführt worden sind, hatten sie bei aller Vielfalt im einzelnen doch im Grundsätzlichen das gleiche Ergebnis. Man kann es in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Unter den uns durch Reste überlieferten Faunenelementen pleistozäner Höhlenablagerungen, die teilweise auch durch hinterlassene Lebensspuren als Speläophile oder wenigstens Speläoxene bezeugt werden, stehen räuberische Carnivoren, wie Großkatzen, Hyänen, Wölfe, Füchse, Marder und Allesfresser, oder Omnivoren, die, wie Dachse, besonders aber Bären und der eiszeitliche Mensch, neben verschieden reichlicher Pflanzenkost auch Fleisch und Aas nicht verschmäht haben dürften, an erster Stelle.

2. Ebenfalls als regelmäßige bis gelegentliche pleistozäne Höhlenbewohner dürfen Raubvögel, besonders Eulen, betrachtet werden, da die Kleintierreste aus sogenannten Nagetierschichten ihrer artlichen Zusammensetzung nach aus deren Gewöllen herzuleiten sind. Auch insectivore Chiropteren (= Fledermäuse) wird man zu den pleistozänen Speläophilen rechnen können. Ihre überaus zarten und hinfälligen Skeletteile sind in vielen Höhlen, wenn auch nur spärlich, fossil überliefert. Mitunter mögen sie indessen recht zahlreich und an der Bildung der

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Höhlenphosphate — die Phosphaterde wurde bekanntlich auch Chiropterit genannt (5, S. 182 u. a.) — durch ihren Guano beteiligt gewesen sein.

3. Der Anteil reiner Pflanzenfresser oder Herbivoren, die, wie z. B. Murmeltiere durch Baue mit Kratz-, Nagespuren und Losung, d. h. durch Lebensspuren oder auf andere Weise als Höhlenbewohner ausweisbar sind, ist sehr gering. Die meisten der an Zahl recht unterschiedlichen, bald nur wenige, bald auch etliche Arten vor allem von Ungulaten belegenden Herbivorenreste müssen vielmehr auf eingebrachte Beute bezogen werden.

Während also die Erhaltungsauslese fossile Höhlenfaunen als formenärmer vortäuscht, hat die Beimengung höhlenfremder Elemente in den Grabgemeinschaften eine gerade gegenteilige Wirkung. Beide Umstände, der Wegfall der meisten kaum fossilisationsfähigen Wirbellosen samt allen Speläobionten, die Einschleppung von vorwiegend gute Fossilanten darstellenden Wirbeltieren als Beute, müssen sich dahin summiert haben, daß der gewiß vorhandene Unterschied der fossilen von rezenten Höhlenfaunen weit größer erscheint, als er tatsächlich war. Sowohl was die systematische Zusammensetzung der pleistozänen Höhlenfaunen und ihre Aufgliederung in Speläobionten, -phile und- xene angeht, wie was die ökologischen Verhältnisse in den Höhlen während des Pleistozäns betrifft, wird man weit weniger mit grundlegenden als mit bloß graduellen Abweichungen von der Jetztzeit zu rechnen haben.

Schriftennachweis:

1) *Strouhal, H.:* Die Höhlentiere Österreichs in ihrer Abhängigkeit von den Kältezeiten. — Protok. 3. Vollversammlg. Bundeshöhlenkomm. b. BM. f. Land- und Forstw., Wien 1949.
2) *Štěrba, O.:* Phreatisches Wasser, dessen Klassifizierung u. Fauna. — Internat. Confer. Speleol., Summaries of lectures, Brno 1964.
3) *Woldstedt, P.:* Quartär, Hdb. Stratigr. Geol., Bd. II, Stuttgart 1969.
4) *Ehrenberg, K.:* Erhaltungszustand und Vorkommen der Fossilreste und die Methoden ihrer Erforschung. Abderh. Hdb. biolog. Arbeitsmeth. X, Berlin — Wien 1929.
5) *Abel, O.* und *Schadler, J.* in: ABEL—KYRLE, Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläol. Monogr. VII—IX, Wien 1931.

Aus der Arbeit des Bundesdenkmalamtes:

Ein neuer Palpigradenfund in Österreich

Von Karl Mais (Wien)

In der Mönchsbergtropfsteinhöhle (Mönchsberg, Stadt Salzburg) konnte am 22. Dezember 1970 ein lebendes weibliches Exemplar von Koenenia austriaca HANSEN (Palpigrada) beobachtet und eingefangen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Die Höhle

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 022

Autor(en)/Author(s): Ehrenberg Kurt

Artikel/Article: Rezente und fossile Höhlenfaunen - Eine vergleichende Betrachtung 56-62