

Landesmuseum

II

90389/8

10.70
R NATURWISSENSCHAFTLICHEN FORSCHUNG.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. EMIL ABDERHALDEN-HALLE A. S.

Band XII, Heft 3.

(Aus der botanischen Station in Hallstatt, Nr. 8.)

Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen.

Von

Friedrich Morton, Hallstatt

Mit einem Beitrag über Höhlenpflanzen-
anatomie von **Elise Hofmann, Wien**

Mit 12 Abbildungen im Text und 3 Tafeln.

URBAN & SCHWARZENBERG

Berlin

N. Friedrichstraße 105b

Wien

I., Mahlerstraße 4

1927

Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung

Herausgegeben von

Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Emil Abderhalden

Direktor des physiologischen Institutes der Universität Halle a. d. Saale

Bisher erschienen:

Erster Band. (Mit 47 Textabbildungen und 6 Tafeln.) 1910.

M 8.25, geb. 10.65.

Inhalt: **Miethe**, Farbenphotographie; **Brunswig**, Schlagwettersichere Sprengstoffe; **Bach**, Die langsame Verbrennung und die Oxydationsfermente; **Niethammer**, Methoden und neuere Ergebnisse der Schweremessungen; **Korn**, Die Entwicklung der Bildtelegraphie; **Guthnick**, Über neuere Methoden der Sonnenforschung; **Palladin**, Die Eigentümlichkeiten der Fermentarbeit in lebenden und abgetöteten Pflanzen; **Engler**, Entstehung des Erdöls.

Zweiter Band. (Mit 72 Textabbildungen und 4 Tafeln.) 1911.

M 10.20, geb. 12.60.

Inhalt: **Semon**, Der Stand der Frage nach Vererbung erworbener Eigenschaften, **Stromer**, Neuere Forschungen über fossile, lungenatmende Meeresbewohner; **Sapper**, Der gegenwärtige Stand der Vulkanforschung; **Mie**, Ionen und Elektronen; **Frenzel**, Die Nutzbarmachung des Luftstickstoffes; **Bircher**, Die kretinische Degeneration (Kropf, endemischer Kretinismus und Taubstummheit); **Bing**, Über Muskelatrophien.

Dritter Band. (Mit 153 Textabbildungen.) 1911.

M 13.20, geb. 15.60.

Inhalt: **Wegener**, Neuere Forschungen auf dem Gebiete der atmosphärischen Physik; **Johannsen**, Erblichkeitsforschung; **Eichhorn**, Der heutige Stand der drahtlosen Telegraphie und Telephonie; **Rikkl**, Richtlinien der Pflanzengeographie; **Klaatsch**, Die Entstehung und Erwerbung der Menschenmerkmale, I.

Vierter Band. (Mit 110 Textabbildungen.) 1912.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **London**, Die Entwicklung der operativen Methodik zum Studium von Verdauungs- und Resorptionsprozessen; **Zickendraht**, Experimentelle Aerodynamik; **Zschokke**, Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit; **Heilbronner**, Der Stand der Aphasiefrage (unter Berücksichtigung der agnostischen und apraktischen Störungen); **Pauli**, Die kolloiden Zustandsänderungen der Eiweißkörper; **Eichhorn**, Automatische Telephonie.

Fünfter Band. (Mit 12 Textabbildungen.) 1912.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Kammerer**, Ursprung der Geschlechtsunterschiede; **Eichhorn**, Das Telegraphon; **Tigerstedt**, Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen in dessen Beziehung zur körperlichen Arbeit; **Axhausen**, Über Im- und Transplantation.

(Aus der botanischen Station in Hallstatt, Nr. 8.)

Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen.

Von

Friedrich Morton, Hallstatt

Mit einem Beitrag über Höhlenpflanzen-
anatomie von **Elise Hofmann, Wien**

Mit 12 Original-Abbildungen im Text und 3 Tafeln.

URBAN & SCHWARZENBERG

Berlin

N. Friedrichstraße 105b

Wien

I., Mahlerstraße 4

1927

II 90389

**Alle Rechte, einschließlich des Rechtes der Übersetzung in die russische Sprache
vorbehalten.**

**O. Ö. Landesmuseum
Linz a. D.
Naturhistorische Abteilung.**

V o r w o r t.

Herr Geheimer Medizinalrat Prof. Dr. *Emil Abderhalden* forderte mich auf, für die „Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung“ eine Abhandlung über das Leben der Höhlenpflanzen zu schreiben. Trotzdem, daß erst im Vorjahre die „Höhlenpflanzen“ (*F. Morton* und *H. Gams*) erschienen waren, ergriff ich mit Freuden die sich mir darbietende Gelegenheit. Die „Höhlenpflanzen“ liegen in ihrer Entstehung und Ausarbeitung bereits 4 Jahre zurück. Ihr Erscheinen verzögerte sich aus redaktionellen Gründen. Außerdem ist dieses Werk zu großem Teile speziellen Höhlenmonographien gewidmet. Seither hat die junge Speläobotanik rasche Fortschritte gemacht, neue Untersuchungen in Höhlen wurden vorgenommen und die umfangreiche pflanzenphysiologische Literatur der letzten Jahre hat uns neue Wege gewiesen. Frl. Dr. *Elise Hofmann* (Wien), die sich bei der Untersuchung prähistorischer Hölzer, sowie fossiler Blätter ausgezeichnet anatomisch einarbeitete, untersuchte mein gesamtes Material sowie einzelne Funde anderer Speläobotaniker in anatomischer Richtung, so daß wir nunmehr in der Lage sind, wenigstens in Umrissen eine Ökologie der Höhlenflora unter ausführlicher Berücksichtigung von deren Anatomie zu entwerfen.

Hallstatt, zur Sonnenwende 1926.

Dr. Friedrich Morton.

Und nicht mit Unrecht. Denn das Licht spielt im Höhlenklima eine ausschlaggebende Rolle, es sibt am Eingange in die Höhlen die anbrandenden Pflanzen und läßt nur jene in den Berg hinein, die mehr oder minder starke Lichtabschwächungen vertragen. Dadurch ergibt sich eine gewaltige, lediglich durch das Licht bedingte Auslese, die das Vorherrschen der blütenlosen Pflanzen in Höhlen erklärt.

Allerdings dürfen Lichtmessungen (und noch dazu nicht mit Registrierapparaten vorgenommene) nicht die einzige Arbeit des Speläobotanikers bilden. Ganz abgesehen davon, daß mit den Lichtmessungen mehr oder weniger große Fehlerquellen verbunden sind, worüber Näheres im folgenden Abschnitte nachzulesen ist, spielt ja eine Reihe anderer Faktoren im Leben der Höhlenpflanzen ebenfalls eine sehr wichtige Rolle. Wärme, Feuchtigkeit, Luftbewegungen, die Aziditätsverhältnisse des Bodens und kolloidchemische Bodenfragen sind zum Teile nur ganz flüchtig untersucht, zum Teile überhaupt noch gar nicht berührt worden.

Doch wurden bereits Hunderte von Höhlen von allgemeineren Gesichtspunkten her untersucht, so daß wir wenigstens einen orientierenden Überblick über die Pflanzenverteilung in den europäischen Höhlen geben und die Einflußnahme der wichtigsten Lebensfaktoren schildern können.

Lämmermayr untersuchte im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte 81 Höhlen der Alpen und des Elbsandgebirges und legte damit einen um so wertvolleren Grundstock, als er seine Beobachtungen durch physiologische, ökologische und geobotanische Ausführungen vertiefte. *Žmuda* untersuchte eine Reihe von Taträhöhlen, *Gams* eine größere Zahl von alpinen und norwegischen Höhlen und *Morton* mediterrane Höhlen und Höhlen der Ostalpen. Dazu kommt eine Zahl von Forschern, die zwar nicht den Speläobotanikern zuzuzählen sind, die aber Arbeiten veröffentlichten, die der Speläobotanik sehr nahe stehen bzw. diese sehr förderten. Dazu gehören beispielsweise die schönen Untersuchungen von *Diels* über die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe, *Schades* „Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz“, *Kleins* Untersuchungen über *Hymenophyllum tunbrigense* im Luxemburger Sandstein und viele andere. Hier sind auch die klassischen Arbeiten des *Dornoschen* Observatoriums zu nennen, durch die die Lichtmessungen in Höhlen auf eine wissenschaftliche Grundlage gestellt wurden.

In diesem Zusammenhange ist dann auch auf die große Zahl von pflanzenphysiologischen Arbeiten zu verweisen, die zwar nicht in Höhlen vorgenommen wurden, aber uns Erkenntnisse brachten, die die physiologische Speläobotanik sehr zu fördern vermochten. Ich nenne beispielsweise *Lundegårdhs* Veröffentlichungen sowie seine Bücher „Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur“ und „Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben“ die eine Fülle ein-

schlagiger Angaben und wertvoller Anregungen enthalten. *Stålfelts* Arbeit über die Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern, *Johanssons* Arbeit „Zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation einiger Farne“, *Boysen-Jensens* interessante Assimilationskurven, *Harders* hochwichtige Untersuchungen über den Kompensationspunkt und dessen Beeinflussung durch die Lichtintensitäten des jeweiligen Standortes, *Davy de Virvilles* Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Moose und viele andere.

Diese Arbeiten bilden wertvolle pflanzenphysiologische Grundlagen und mannigfache Anregungen für den Speläobotaniker, der dorthin gewiesen wird, wo es am meisten zu tun gibt.

Wir stehen, wenigstens so weit es sich um speläobotanische Experimentalphysiologie handelt, erst am Anfange. Viele hochbedeutende Fragen, so z. B. die nach der Lage des Kompensationspunktes bei Höhlenpflanzen, die sich mit Lichtintensitäten von $\frac{1}{2000}$ oder noch weniger begnügen oder die nach den Assimilationskurven sind bei Höhlenpflanzen noch gar nicht in Angriff genommen.

So bringen die folgenden Ausführungen, die sich ausschließlich mit assimilierenden Pflanzen befassen, neben vielem Tatsächlichen auch allerhand Programmatisches, das noch exakter Erforschung harrt.

II. Die Faktoren des Höhlenklimas und die Methoden ihrer Untersuchung.

A. Einleitendes.

Die Lebensbedingungen in Höhlen sind für die Pflanze, insbesondere für die assimilierende, sehr eigenartige. Die mitunter ganz außerordentlichen Abschwächungen des Lichtes, die im Freien niemals vorkommen, die eigentümlichen Temperaturverhältnisse, das oftmalige Fehlen der Schneedecke und vieles andere schaffen ein Höhlenklima, das in verschiedener Weise auf die Höhlenpflanzenwelt einwirkt. Im folgenden sollen die einzelnen Faktoren des Höhlenklimas besprochen werden. Zunächst werden bei jedem Faktor die Untersuchungsmethoden angegeben, dann die bereits gewonnenen Erkenntnisse und schließlich jene Fragen, deren Lösung besonders wünschenswert wäre.

Bevor an die Untersuchung der Faktoren geschritten wird, empfiehlt es sich, durch Anlage einer Kartenskizze in großem Maßstabe einen Überblick über die Pflanzenverteilung auf dem Höhlenboden zu gewinnen, da bei den verschiedenen Messungen und Beobachtungen, die oftmaliges Hin- und Hergehen erfordern, sehr leicht interessante Formen zerstört werden können. Die vorherrschenden Arten werden

durch Zeichen auf der Skizze zur Darstellung gebracht, ebenso auch wichtige Grenzpunkte oder Grenzlinien, so die Phanerogamengrenze, die letzte blühende Phanerogame usw.

Die Skizzen sind auch deshalb von Vorteil, weil sie das sofortige Eintragen wichtiger Temperaturen usw. an den entsprechenden Stellen ermöglichen und Irrtümer ausschließen.

Ich verwende dazu mit Vorteil ein leichtes M e ß b r e t t aus hartem Holze, 33×25 cm, das an seiner Unterseite ein Universalgewinde trägt und auf das das photographische Stativ geschraubt werden kann. Es ist mit Zentimetermaßeinteilung und einem eingelassenen Kompaß versehen, so daß die Skizze gleich in der richtigen Orientierung gezeichnet werden kann. Auf Seite 87 und 154 der „Höhlenpflanzen“ sind zwei derartige Grundrisse wiedergegeben.

Besondere Sorgfalt ist beim Einsammeln der Proben am Platze. Die oft außerordentlich zarten Blätter oder Wedel werden in weißes Fließpapier eingelegt, dessen Trocknung durch graue Fließpapierlagen erfolgt, die allein ausgewechselt werden, so daß die Pflanzen selbst in ihrer ursprünglichen Lage verbleiben können. Allenfalls wird von anatomisch wertvollem Materiale in Alkohol (30%) mitgenommen.

Über das Sammeln der Moose, die in Höhlen eine sehr große Rolle spielen, hat neulich *Loeske* (1925) eine Arbeit veröffentlicht. Gerade bei Höhlenmoosen, die oft schwer bestimmbare Formen darstellen, empfiehlt sich das Sammeln reichlicher Proben, womit natürlich nicht dem Raubbau das Wort gesprochen werden soll. Die Proben gelangen sofort in Säckchen, deren Nummern auf dem Grundrisse an den entsprechenden Fundstellen eingetragen werden. Mit derselben Sorgfalt sind Algen und Flechten, Prothallien usw. zu behandeln.

Schließlich sei an die Gebote des Naturschutzes erinnert. Es werde nur das Nötige gesammelt. Standorte seltener Arten werden nicht genau beschrieben, sondern nur allgemein erwähnt. Gewissenlose Sammler gibt es eben auch unter den Pflanzenkundigen. Und Höhlen sind oft Laboratorien der Natur, in denen diese unter ganz besonderen, sonst nirgends vorkommenden Bedingungen die seltsamsten Anpassungsformen ins Leben ruft!

B. Der Lichtfaktor.

1. Methoden.

Ein großer Teil der bisher durchgeführten und veröffentlichten Lichtmessungen in Höhlen hat nur beschränkten Wert, da die hierbei benützten Instrumente auch nicht annähernd wissenschaftlichen Forderungen genügen. Hierher gehören die auf dem Prinzip der Normalfarbenphotometer fußenden Instrumente, so *Wynnes* Infallible u. a. Die außerordentlichen Fehlerquellen entstehen dabei hauptsächlich aus folgenden Gründen:

1. In vielen Fällen besitzen der Vergleichston und die zur Belichtung gelangende photographische Papierschichte eine verschiedenartige Oberfläche. Es werden z. B. rauhfächige (matte) Vergleichsnormaltöne und glänzende Emulsionen oder umgekehrt verwendet. Es braucht nicht besonders ausgeführt zu werden, wie hohe Fehlerprozente daraus entstehen.

2. Das diffuse Tageslicht und das direkte Sonnenlicht wirken auf das photographische Papier verschieden ein. Daher ist das Vorschalten einer stets vollkommen sauber zu haltenden Milchglasscheibe ein unerlässliches Erfordernis. Bei Außerachtlassung dieser Maßregel entstehen ebenfalls sehr große Fehler.

3. Sehr oft ist die Beschaffenheit des fixen Vergleichstones und des zu belichtenden Papiers eine derartige, daß letzteres bei Belichtung einen anderen Farbenton annimmt als der Vergleichston. In einem solchen Falle ist es vom wissenschaftlichen Standpunkte gänzlich unmöglich, exakte Messungen durchzuführen.

4. Die Verwendung von Instrumenten vom Typ des *Wynne* macht die gleichzeitige Aufstellung zweier Instrumente durch einen Beobachter unmöglich, da er ja das Instrument genau betrachten muß, um den Zeitpunkt der Erreichung des Standardtones nicht zu versäumen. Auch darin liegen mehr oder minder schwere Fehlerquellen. Schon eine flüchtige Überlegung zeigt, daß die Intensität der Himmelsstrahlung, besonders an Tagen mit Wolken, Nebeln und Wind, außerordentlichen Schwankungen unterworfen ist. *Dorno* stellte fest, daß die Helligkeitsstrahlung durch weiße Wolken bei Sonnenschein eine starke Erhöhung erfahren kann. Umgekehrt können, besonders im Gebirge, daherziehende Nebel die Intensität rasch und stark herabdrücken.

Wir wissen ferner, daß die Intensität der einzelnen Spektralbezirke während des Tages und während des Jahres raschen und vielfachen Schwankungen unterworfen sein kann. Auch hier verdanken wir *Dorno* wertvolle Untersuchungen. Er und später *Lundegårdh* (1923, 1924), dem ich viele Angaben entnehme, betonen, daß während des Winters die kurzwelligen Strahlen relativ schwach sind und daß die Helligkeits- und Rotstrahlung in den Morgen- und Abendstunden die chemische Strahlung stark übertrifft. Alle damit im Zusammenhang stehenden Fragen können durch die Farbenphotometer nicht gelöst werden.

5. Ein weiterer Nachteil, der schon vor längerer Zeit von *v. Wettstein* betont wurde, liegt darin, daß nur relative Lichtwerte festgestellt werden können. Zweifellos sind sie ja auch brauchbar. Wenn wir beispielsweise wissen, daß eine Höhlenpflanze nur den tausendsten Teil des vor der Höhle vorhandenen Lichtes zur Verfügung hat, so ist dies zweifellos ein brauchbarer Anhaltspunkt. Doch ökologisch wertvoll

sind in erster Linie wohl nur absolute Lichtwerte, worauf auch *Lundegårdh* (1923) besonders hinweist.

Ganz richtig bemerkt er (1923, S. 418): „ der relative Lichtwert ist unabhängig von den absoluten Schwankungen des freien Lichtes und drückt nicht die wahren ökologischen Lichtbedingungen aus.“ Ob nun vor einer Höhle blendender Sonnenschein oder schwerer Nebel liegt, der relative Lichtwert gibt nur an, welcher Bruchteil des Außenlichtes infolge der besonderen örtlichen Verhältnisse zur Höhlenpflanze gelangen kann.

6. Sehr schwerwiegende Fehler ergeben sich bei Verwertung der Farbenphotometer durch verschiedene Beobachter. Ganz abgesehen von der verschiedenen Farbenempfindlichkeit der verschiedenen Augen glaubt der eine Beobachter den fixen Farbenton erreicht, während der zweite anderer Meinung ist. Dadurch ergibt sich die Unmöglichkeit, die Ergebnisse verschiedener Beobachter miteinander zu vergleichen.

Aus diesen und anderen Gründen erfolgte ein Übergang zu den Skalenphotometern, unter denen das *Eder-Hechtsche* Graukeilphotometer sehr brauchbare Ergebnisse liefert, vorausgesetzt, daß die Ratschläge *Dornos*, der mit zahlreichen Mitarbeitern jahrelang ausgedehnte Untersuchungen vornahm, befolgt werden. Das erwähnte Graukeilphotometer besteht aus einem mit Tusche gefärbten Graukeil, dessen Dichte von einem zum anderen Ende zunimmt. In Verbindung mit dem Keile ist ein Gelatineblatt, das von 2 zu 2 mm Striche trägt. Der Keil (samt dem Gelatineblatt, das mit diesem verbunden ist) wird in einen entsprechenden hölzernen Kopierrahmen gelegt, der durch einen Aluminiumschieber lichtdicht abgeschlossen werden kann. Rückwärts wird ein aufklappbarer Holzdeckel durch zwei federnde Spangen festgehalten. Unter den Keil kommt das lichtempfindliche Papier. Auf diesem ergeben sich bei Belichtung, den schwarzen Streifen des Gelatineblattes entsprechend, weiße Streifen. Es wird festgestellt, welcher Streifen gerade noch in seiner ganzen Ausdehnung kopiert erscheint. Aus dem Abstände dieses Streifens vom Keilbeginn und der Belichtungsdauer ergibt sich hierauf aus mitgelieferten Tabellen der relative Lichtwert. Die absoluten Lichtwerte der Tabellen kommen nicht in Betracht.

Es ist nun folgendes zu beachten:

a) Die niedrigsten und höchsten Skalengrade sind möglichst zu meiden, denn die niedrigsten sind schwer abzulesen und bei den höchsten entspricht ein Skalengrad (der Gelatineblattskala) einer sehr großen Lichtmenge. Ferner konnte *Dorno* feststellen, daß von ungefähr 120 Skalengraden an die Keildurchlässigkeit nicht gleichmäßig anzusteigen scheint.

b) Vor- und Nachbelichtung müssen unbedingt vermieden werden. *Dorno* stellte fest, daß beispielsweise ein Lichtzutritt der mittäglichen Sonnenintensität (im Hochgebirge) während einer halben Sekunde nach Belichtung den Wert um 75% erhöht und daß bei einer Vorbelichtung während einer halben Sekunde der Wert des Streifens um 230% erhöht wird!

Diese Angaben sprechen Bände, erschweren aber zugleich außerordentlich das Arbeiten im Freien, ferne von der Dunkelkammer des Laboratoriums. Es gibt nur zwei Möglichkeiten. Entweder nimmt der Untersuchende mehrere, z. B. 6 Keile mit, die bereits „geladen“ sind, oder er ist imstande, den Streifenwechsel in einem „Wechselsack“ vorzunehmen, wie er von Photographen benützt wird. Er stellt einen quadratischen Sack dar, der aus 3—4 Lagen schwarzen Stoffes genäht wird, die so gelegt sind, daß die Naht der einen Stofflage von einem nahtlosen Teile der zweiten überdeckt wird. Es sind zwei Öffnungen vorhanden. Die eine, kleinere, wird von einem Gummiband umfaßt. Der Arbeitende fährt mit der linken Hand hinein und zieht sich mit der rechten den Sack bis zum linken Oberarm hinauf. Die rechte Öffnung, die an derselben Quadratseite liegt, ist größer und kann durch ein gewöhnliches Band geschlossen werden. Es gelingt, nachdem die rechte Hand drinnen ist, unschwer, mit Hilfe der Zähne eine Masche zu machen.

Allerdings ist es nicht immer leicht, die Schichtseite festzustellen. Am sichersten werden die vorher nummerierten Streifen in einzelnen schwarzen Papiertaschen aufbewahrt und jeweils umgetauscht. Wer eine Auslage nicht scheut, verwende den Lichtregistrierungsapparat, wie er von *Lundegårdh*¹⁾ abgebildet und beschrieben wird. An einem Schlitz, der von dem Graukeil und der Milchglasplatte bedeckt ist, wird das lichtempfindliche Papier mittels eines Uhrwerkes vorbeigeführt. Farbenfilter können vorgeschaltet werden. Dies ist um so wichtiger, als die Rotgelb-Strahlung in erster Linie für die Assimilation in Betracht kommt und daher gesondert registriert werden soll. Eine rotierende Scheibe mit Gelbglas ermöglicht es, abwechselnd gelbrotes und volles Licht zu registrieren.

Mit Recht sagt daher *Lundegårdh*¹⁾ über diesen Apparat: „Schon mit der Aufteilung des sichtbaren Spektrums in zwei Teile, rg-Strahlung und bv-Strahlung, wird so viel gewonnen gegenüber älteren Methoden, daß man ein registrierendes Photometer nach diesem Prinzip wohl als Standardinstrument für ökologische Untersuchungen empfehlen kann.“

c) Das Ablesen der belichteten Streifen geschieht in der Weise, daß die Streifen horizontal gelagert werden und daß auf

¹⁾ *H. Lundegårdh*: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben (G. Fischer in Jena 1925).

das Papier in einem Winkel von 30° zur Normalen geblickt wird. Auch ist es empfehlenswert, den Streifen nach der ersten Ablesung um 180° umzudrehen und von der anderen Streifenschmalseite aus abzulesen.

Es ist sehr empfehlenswert, den Streifen vor dem Ablesen zu fixieren. Allerdings sind damit Nachteile verbunden:

α) Unsicherheit der Größe des Rückganges (verschiedenes Fixierbad, verschiedene Fixierbadstärke und Temperaturen, Verschiedenheit der Emulsionen und verschiedener Rückgang für verschiedene Skalenteile).

β) Das Verfahren ist nicht so einfach wie bei direkter Ablesung. Diesen Nachteilen stehen aber zahlreiche Vorteile gegenüber:

Möglichkeit einer beliebigen Nachkontrolle.

Die Ablesung wird bedeutend sicherer, da in aller Ruhe im geeignetsten diffusen Tageslicht abgelesen werden kann.

Der Kontrast zwischen dem letzten sichtbaren Strich und dem weißen Untergrund wird erhöht.

Die verschiedene Empfindlichkeit von Papieren verschiedener Lieferungen und verschiedenen Alters ist ausgeglichen.

Ein wesentlicher Schutz gegen die Folgen von Vor- und Nachbelichtung ist gegeben. Die Nachbelichtung, wie sie sich beim Ablesen unfixierter Streifen ergibt, fällt weg.

Die Fehler bei hohen Skalenwerten, gegeben durch Abweichungen vom Reziprozitätsgesetze, werden gemildert.

d) Das Fixieren hat in einem mittelstarken Goldtonfixierbade zu erfolgen. Es wird immer soviel frische Lösung hinzugefügt, als Satz weggegeben wird. Ein Viertelliter Lösung genügt für 80—90 Streifen.

e) Es wurde bereits auf die Notwendigkeit einer Milchglaskappe hingewiesen. Es werden Reflexions- und Absorptionsfehler fast gänzlich vermieden. Unter Milchglas wirken die Strahlen von $440\text{—}360\text{ }\mu\mu$, ohne Milchglas die mit $440\text{—}320\text{ }\mu\mu$. Da bei steigender Sonne die kurzwelligen Strahlen zunehmen, wird mit Milchglas homogenere Strahlung gemessen. Schließlich wird die Intensität herabgesetzt, so daß die Expositionsmöglichkeit größer wird.

In den letzten Jahren wurde eine Milchglaskappe verwendet, die, vom Milchglase abgesehen, aus schwarzlackiertem Bleche bestand und wie ein Deckel dem Graukeilphotometer aufgesetzt wurde.

Nun hat *Dorno* (1926) ein neues Modell konstruiert, bei dem der ganze Rahmen aus Aluminium besteht und mit dem Milchglase in dauernder Verbindung steht. Der Rahmen hat die Ausmaße $19 \times 6\text{ cm}$ und ist oben und an den Seiten schwarz lackiert. Vorne ist das Milchglas (in Keilgröße) wasserdicht eingefügt. Rückwärts befindet sich ein

durch zwei federnde Spangen festgehaltener, ebenfalls durch Gummilagen abgedichteter Aluminiumdeckel, unter den Keil und Papier kommen. Das Gewicht des Instrumentes ohne Keil beträgt 255 g. Von einem Aluminiumschieber, der bei Belichtung ausgezogen wird, hat *Dorno* abgesehen, um den Apparat nicht wesentlich zu verteuern. Er kann leicht durch ein schwarzes Einstelltuch oder dgl. ersetzt werden.

f) Es ergeben sich (nach *Dorno*, dem das meiste über den Graukeil entnommen ist) folgende Fehlerquellen:

Keilgenauigkeit ± 1 Strich	$\pm 15\%$	Bei Fabriksbezug und Angabe in Bunseneinheiten im Schattenlicht. Im Sonnenlicht noch $\pm 40\%$. Voraussetzung: Keine Vor- und Nachbelichtung.
Papierempfindlichkeit	$\pm 15\%$	
Ablesungsgenauigkeit	$\pm 15\%$	
Genauigkeit der Abstimmung auf Bunseneinheiten	$\pm 5\%$	
mittlerer Fehler	$\pm 50\%$	

Bei Verwendung der Milchglasplatte, bei genauer Keilabstimmung, bei Papierkontrolle, Vermeidung hoher Skalengrade und der absoluten Bunseneinheiten bleiben nur die Fehlerquelle bei der Ablesung sowie die Ungenauigkeiten, die durch das Fixieren bedingt werden, übrig, im ganzen etwa 20%. Zu erwähnen wäre noch, daß bei sehr langem Gebrauche, besonders ohne Milchglas, die Durchlässigkeit der Keile infolge Aufhellung der Tuschfarbe zunimmt, und zwar hauptsächlich für die langwelligen Strahlen.

Dorno (1925) faßt sein Urteil über das Graukeilphotometer dahin zusammen, daß es jedenfalls kein Absolutinstrument ist. „Es kann gar nicht dringend genug gewarnt werden vor der großen Gefahr, welche in der mechanischen Benutzung der die Instrumente begleitenden Tabellen für absolute Lichtmengen bei Vergleichen von Ort zu Ort für Wissenschaft und Praxis liegt. Andererseits soll aber der große Wert, den das Instrument für Relativmessungen hat, ebenso nachdrücklich betont werden. Bei Gebrauch in ein und derselben Hand und vor ein und demselben Auge leistet es die vortrefflichsten, bisher noch von keinem ähnlichen Instrumententyp erreichten Dienste bei imponierender Einfachheit und Schonung der Zeit auf den allerverschiedensten Gebieten der Wissenschaft und Praxis.“ (L. c., S. 97.)

g) Nichtsdestoweniger sind Schwierigkeiten vorhanden. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß Vor- und Nachbelichtung vermieden werden müssen und das Einlegen der Streifen daher auch nicht bei gedämpftem Tageslicht erfolgen soll.

Eine weitere Schwierigkeit liegt gerade bei Lichtmessungen in Höhlen darin, daß mit den gewöhnlichen Auskopierpapieren nicht das Auslangen gefunden werden kann. Ich exponierte mehrmals an dunklen Stellen den empfindlichsten Keil (0,188) durch viele Stunden hindurch, ohne daß eine sichtbare Schwärzung eingetreten wäre. In solchen Fällen

müssen wir zum Entwicklungspapier greifen, das überhaupt besser geeignet ist.

Allerdings wird das Verfahren dadurch nicht einfacher, denn diese Papiere müssen entwickelt werden und die Dauer der Entwicklung beeinflußt das Bild. Es müßte, ähnlich wie es beim Studium des Einflusses des Fixierens stattfand, durch umfangreiche Versuche festgestellt werden, ob eine Festlegung auf einen ganz bestimmten Entwickler bestimmter Stärke und Temperatur bei bestimmter Entwicklungsdauer möglich ist. Allenfalls wäre dann, falls alle Beobachter denselben Vorgang einhalten, die Festlegung einer bestimmten Korrektur möglich. Einstweilen aber muß, wie *Lundegårdh* (1923, S. 408 ff.) angibt, ein Standardton auf das Entwicklungspapier kopiert und dann mit dem Keilphotogramm entwickelt werden.

h) Nach Zeichnung einer Situationsskizze, die dem Beobachter zugleich einen Überblick über die Verhältnisse gibt, können die Photometer ausgelegt werden. Als Plätze für Exposition in der Höhle kommen unter anderem in Betracht: die am weitesten nach innen vorgeschobene blühende und sterile Phanerogame, Farnpflanze (fertil und steril), Moospflanze (fertil und steril), Alge, allenfalls auch die letzten Flechten, Standorte, die besondere Höhlenformen, stark etiolierte Individuen usw. beherbergen. Außerdem wird vor der Höhle ein Photometer an möglichst freiem Platze aufgestellt. Falls die Photometer nicht allzuweit voneinander entfernt sind, besteht die Möglichkeit, sie rasch nacheinander zur Exposition zu bringen und sie so während des weitaus größten Teiles der Expositionszeit gleichzeitig zu exponieren. Dies ist von außerordentlichem Vorteile, da so alle Instrumente die Schwankungen der Lichtintensität und die Verschiebungen in der Intensität der einzelnen Spektralbezirke gleichzeitig mitmachen.

In einzelnen Fällen wird es auch interessant sein, Vorderlicht, Oberlicht, Unterlicht usw. zahlenmäßig festzulegen.

2. Ergebnisse und Probleme.

1.

Wie aus den vorangehenden Ausführungen hervorgeht, sind die zahlreichen bisher ausgeführten Lichtmessungen, soweit sie mit Farbphotometern oder ungeeichten Graukeilen ohne Milchglas erfolgten, mit $\pm$ hohen Fehlerquellen behaftet und nur als Annäherungswerte aufzufassen. Immerhin waren sie nicht vergebens. Sie haben uns ein Bild von dem Lichtbedürfnisse der höhlenbewohnenden Pflanzen in großen Umrissen gegeben.

Die größte Genügsamkeit zeigen die **Höhlenalgen**. Oft werden sie an Stellen gefunden, die so lichtarm sind, daß der Algenüberzug erst bei Zuhilfenahme künstlichen Lichtes gesehen werden kann. *Gloeocapsa*- und *Protococcus*-Arten dürften Lichtabschwächungen

bis auf $L = \frac{1}{2500}$ ¹⁾ ertragen, ohne daß an ihnen wesentliche Veränderungen festzustellen wären. In diesem Zusammenhange seien kurz die endopetrischen Algen erwähnt, bei denen die über den Algen lagernde Gesteinsschicht eine wesentliche Lichtabschwächung herbeiführt.

Über die Verhältnisse bei den Flechten sind wir noch schlecht unterrichtet. Einerseits treten die Flechten in den Höhlen mehr zurück, weil den Gonidien (Algen) schon durch die Hyphenrinde ein beträchtlicher Teil des Lichtes entzogen wird, andererseits lösen sie sich in Höhlen gerne in Anflüge auf, deren Untersuchung nicht einfach ist. Die geringste Lichtintensität wurde bisher bei *Acarospora chlorophana* (Wahlb.) Mass. (durch Gams) mit $L = \frac{1}{240}$ festgestellt.

Viel besser sind wir über das Lichtbedürfnis der Laubmoose unterrichtet. Sie spielen, besonders in feuchten Höhlen, eine große Rolle und vermögen oft ausgedehnte Flächen zu überziehen. Bisher stehen in bezug auf Lichtgenügsamkeit obenan: *Leskeella nervosa* (Schwgr.) *Loeske* an Stellen mit $L = \frac{1}{2000}$ und *Isopterygium depressum* (Bruch.) Mitt. fa. *cavernarum* *Lämmermayr* bei $L = \frac{1}{1380}$.

Eine Reihe von Moosen, so das eben erwähnte *Isopterygium* sowie *Oxyrrhynchium praelongum* sind ausgesprochene Höhlenmoose, die bei entsprechend starken Lichtabschwächungen ausgeprägte Höhlenformen ausbilden. Die verbreitete ssp. *Swartzii* von *Oxyrrhynchium praelongum* ist in der extremen Höhlenform fa. *schistostegoides* in den „Höhlenpflanzen“ (S. 84, Abb. 13) abgebildet. Die var. *cavernarum* von *Isopterygium depressum* entsteht erst bei sehr starken Lichtabschwächungen. Bei $L = \frac{1}{200}$ bis $\frac{1}{300}$ finden sich Übergänge, typisch tritt sie wohl erst bei viel stärkeren Abschwächungen auf, wie unter anderem aus Funden von *Lämmermayr* (Übergänge bei $L = \frac{1}{100}, \frac{1}{120}, \frac{1}{370}$ typische Formen bei $L = \frac{1}{1200}, \frac{1}{1380}$), von Gams und Morton hervorgeht. In diesem Zusammenhange sei auch darauf verwiesen, daß diese Höhlenform von *Lüdi* in der Beatushöhle am Thunersee in der Nähe von nur zeitweise brennenden elektrischen Lampen bei ungefähr 100 m Tiefe gesammelt wurde.

Eine Reihe anderer Arten wurden bei $L = \frac{1}{1000}$ gefunden (vgl. die diesbezüglichen Angaben bei *Lämmermayr* [1911, 1913, 1915]), bei *Žmuda* (1915) sowie in den „Höhlenpflanzen“. Auch in den Arbeiten von *Maheu*, insbesondere in der „Monographie des principales déformations des Muscinées cavernicoles“ (1907) sind eine Reihe von Höhlenformen angeführt und auch abgebildet. Wenn auch, wie bereits früher erwähnt wurde, die angeführten Lichtintensitätsangaben nur Annäherungswerte darstellen, so geht doch deutlich die außerordentliche Anpassungsfähigkeit der Moose auch an sehr geringe Lichtintensitäten hervor.

¹⁾ L = Lichtgenuß = der am Standorte vorhandene Bruchteil des Tageslichtes. Die Zahlen sind vielfach noch zu groß, da besonders im Gebirge die Messung des Gesamttagelichtes auf Schwierigkeiten stößt.

Die **Lebermoose** stellen größere Ansprüche an das Licht. *Conocephalus conicus* steht mit $L = \frac{1}{631}$ obenan. Dann folgen *Marchantia polymorpha* mit $L = \frac{1}{420}$ und *Cephalozia bicuspidata* mit $L = \frac{1}{357}$. Auch unter den Lebermoosen treten einige als häufige Höhlenbewohner hervor, so *Conocephalus conicus*, *Haplozia*-Arten und *Pedinophyllum interruptum*. In den Arbeiten *Maheus* finden sich weitere Belege und Abbildungen.

Das Lichtbedürfnis der **Farne** ist noch größer. Allerdings beherbergen die mitteleuropäischen Höhlen eine außerordentlich anpassungsfähige Art, nämlich *Asplenium trichomanes* (Tafel I, Abb. 1). Das Maximum des Lichtgenusses im Freien liegt nach *Lämmermayr* bei $L = \frac{1}{2}$. In Höhlen wurde er aber sogar noch bei $L = \frac{1}{1380}$ beobachtet! Fertil kommt er bis ungefähr $L = \frac{1}{300}$ vor. Dieser Wert dürfte dem normalen Minimum entsprechen. Das anormale Minimum liegt bedeutend tiefer, denn noch bei $L = \frac{1}{600}$ bis $\frac{1}{700}$ sind an dem (sterilen) Farn keine wesentlichen Veränderungen zu beobachten. Erst bei sehr starken Abschwächungen, vielleicht von $L = \frac{1}{900}$ an, bleibt der Farn auf einem sterilen Jugendzustande stehen. (Abbildungen in *Lämmermayr*, 1911 [Akademischeschrift], S. 10, und in „Höhlenpflanzen“, S. 28.) Höchster Höhlenstandort im Unterwallis bei 2320 m (*Gams*).

Noch stärkere Lichtabschwächungen verträgt der mediterrane Farn *Adiantum capillus Veneris*, der von *Morton* (Quarnerohöhlen, 1911) bei $L = \frac{1}{1700}$ gefunden wurde. Ein sehr häufig in Höhlen vorkommender Farn, der ebenfalls sterile Jugendformen ausbildet (vgl. Abb. 2, S. 28 in „Höhlenpflanzen“), ist *Cystopteris fragilis* mit vielen Standortformen.

Bemerkenswert ist *Scolopendrium vulgare*, das in ausgesprochenen Höhlen selten vorkommt, aber unter dem Einflusse des Höhlenklimas typische Höhlenformen und stationäre Jugendformen ausbildet (*Lämmermayr*-Höhle und Rötelseehöhle in „Höhlenpflanzen“).

Nadelhölzer fehlen in Höhlen fast gänzlich. Erst kürzlich fand *Lämmermayr* (1925) als erster eine Konifere in einer Höhle. (Nischenhöhle nächst der Hoheggerhöhle in Mittelsteiermark, 650 m, Südexposition.) Es handelt sich um eine Fichte, die bei 1,5 m vom Nischeneingange wurzelte und gerade bis zur 1,7 m hohen Nischendecke emporgewachsen war. Die Stammspitze war nach außen gebogen. Die vorderen Astquirle waren 2 m lang, die rückwärtigen 0,3–0,4 m. Das Vorderlicht (für die Fichte) verhielt sich (27. Mai 1923) zum Hinterlichte wie 2 : 1 bzw. 3 : 1 und am 21. April 1924 wie 3,5 : 1 bzw. 4 : 1. *Lämmermayr* knüpft anschließend an diesen Fund Betrachtungen über die große Seltenheit der Koniferen in Höhlen. Wie z. B. schon von anderer Seite hingewiesen wurde (vgl. unter anderem „Höhlenpflanzen“, S. 22) ist

das Höhlenklima wegen teilweiser Frostfreiheit des Substrates sowie wegen des teilweisen Mangels der Schneedecke für die Keimung von Koniferensamen nicht günstig. Immerhin ist heute nicht einzusehen, warum, wenigstens in den vorderen Teilen der Höhlenvorhöfe, wo in vielen Fällen Fröste auftreten, eine Schneebedeckung und oft günstige Lichtverhältnisse vorhanden sind, bisher nie Koniferenkeimlinge gefunden wurden. *Lämmermayr* meint, daß sie leicht zertreten werden. Zweifellos wird viel zertreten, ich habe geradezu den Eindruck, daß der Mensch in der Höhle zum rohen Vernichter wird. Doch müßten, wie von anderen Pflanzen auch, doch da und dort Keimpflanzen zu finden gewesen sein. Wenn *Lämmermayr* (1925, S. 139) sagt, daß „das geringe heliotropische Reaktionsvermögen der Nadelhölzer im Vereine mit der von den Laubhölzern abweichenden Tendenz ihrer Verzweigung“ das seltene Vorkommen der Nadelhölzer in Höhlen erklärt, so ist er in bezug auf Nadelholzbäume zweifellos im Rechte. Doch kommen diese Argumente für Keimpflanzen nicht in Betracht und die Frage harrt also noch größtenteils der Lösung.

Noch höher als bei den Farnen ist das Lichtbedürfnis der **Blütenpflanzen**. An erster Stelle unter den Dicotyledonen steht wohl *Geranium Robertianum*. Diese weitverbreitete Höhlenpflanze wurde von *Žmuda* (1915) in einer Tatrahöhle bei $L = \frac{1}{370}$ gefunden. Leider gibt dieser Autor nicht an, ob es sich um eine ausgebildete Pflanze oder eine Keimpflanze handelt. *Kästner* (1911, 1913) fand sie im Walde bei $L = \frac{1}{90}$ und fruchtend bei $\frac{1}{160}$. Das Minimum für blühende Pflanzen dürfte bei $L = \frac{1}{70} - \frac{1}{80}$ liegen, das Minimum für nichtblühende etwa bei $L = \frac{1}{200}$. Doch konnte ich Keimpflanzen noch bei $L = \frac{1}{1838}$ (?) nachweisen („Höhlenpflanzen“, S. 29, und Tafel I, Abb. 1). 1925 fand ich (im Drucke) am selben Standorte Keimlinge, deren Hypokotyl die erstaunliche Länge von 21 cm aufwies! Die Keimblätter hatten zum Teil die Samenschale nicht mehr ganz zu sprengen vermocht.

Dann sind zu nennen *Chrysosplenium alternifolium* bei $L = \frac{1}{256}$ (Tatrahöhle), *Cicerbita (Lactuca) muralis*, die ebenfalls starke Lichtabschwächungen verträgt, *Arabis alpina* u. a. (Tafel I, Abb. 2).

Unter den Monocotylen steht *Poa annua* mit $L = \frac{1}{222}$ (Tatrahöhle) obenan. Ansonsten sind Gräser in Höhlen selten und werden einwärts zu rasch zu unbestimmbaren Anflügen. Neulich fand ich (im Drucke) in einer Dachsteinhöhle eine dreiblättrige etiolierte junge Pflanze von *Paris quadrifolia*.

An dieser Stelle sei zusammenfassend auf einige Eigentümlichkeiten der Höhlenpflanzen (= extreme Schattenpflanzen) verwiesen. Sie sparen mit dem Material, wo es nur möglich ist. Dies ist mit Rücksicht auf den Kompensationspunkt von großem Inter-

esse. So finden wir es begreiflich, daß die Grün- und Blaualgen, bei denen fast der ganze Körper assimiliert, die größten Lichtabschwächungen vertragen. Dazu kommt das Fehlen mechanischen Gewebes und die Tatsache, daß der Kompensationspunkt nicht fix ist, sondern in seiner Lage von den Lichtverhältnissen der einzelnen Pflanzenstandorte abhängt. Schließlich ist die Annahme berechtigt, daß bei den Algen der Höhlen eine schwächere Atmung aber stärkere Assimilationsintensität zu verzeichnen ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Moosen und den Prothallien der Farne, woraus sich auch deren Genügsamkeit erklärt.

So sehen wir auch, daß das Schattenblatt der Phanerogame viel weniger Material zu seinem Aufbau benötigt als das Sonnenblatt, was zugleich für die Höhe der Atmungsintensität von großem Vorteile ist. Daher finden wir es begreiflich, wenn gerade solche Pflanzen, wie *Scolopendrium vulgare* und *hybridum* oder *Cicerbita muralis*, die Sonnen- und Schattenblätter auszubilden vermögen, in Höhlen Rekorde aufstellen, da sie ihren Blattbau sowohl direkter Sonnenbestrahlung als auch sehr geringen Lichtintensitäten anzupassen vermögen. Der Satz *Lundegårdhs* (Klima und Boden, 1925), daß vermutlich „diejenigen Pflanzen, bei denen der anatomisch-morphologische Bau des Blattes sich am engsten den verschiedensten Lichtverhältnissen anschmiegt, auch im Konkurrenzkampfe bevorzugt wären“, findet in vielen Beobachtungen und Tatsachen, die aus dem anatomischen Abschnitte ersichtlich sind, seine Bestätigung.

2.

Höchst interessant ist das Vorkommen von assimilierenden Pflanzen im Umkreis von elektrischen Lampen, die nur während zeitlich beschränkter Höhlenbesuche brennen. In den „Höhlenpflanzen“ (S. 24 und 176 ff.) sind einige Fälle ausführlich beschrieben. Außerdem fand *A. Schade* (briefl. Mitteilung) in der Hermannshöhle von Rübeland im Harz „an der Decke in der nächsten Umgebung mehrerer elektrischer Lampen“ *Bryum capillare* und *Amblystegium serpens* sowie zwei kleine einzellige Algenarten. Eine Moosart trug an langen, dünnen Stielen schlanke Sporogone. Da das Einsammeln äußerst schwierig war, gelang es nicht, der Sporogone habhaft zu werden. Wahrscheinlich gehörten sie zum *Amblystegium*. *Schade* schildert den schönen Eindruck, den der grüne Kreis, der fast um jede Lampe ausgebildet war, machte. *Lundegårdh* (1923, S. 426) fand 1923 in den Macochahöhlen (jetzt Tschechoslowakei) um die Lampen Algen, Moose und Farne in deutlicher Zonierung.

Neulich besuchte der französische Forscher *Dainy de Virville* (1924) die „Caves de Saulges“ im Departement Mayenne und fand im Umkreise einiger der 1919 in Betrieb gesetzten elektrischen Lampen

zu 30 Kerzenstärken in einer Entfernung von 8—10 cm von den Glühbirnen eine „Aureole“ von Prothallien von *Scolopendrium vulgare* angesiedelt. Es wurde auch die Temperatur gemessen. Bei den Lampen betrug sie $+23^{\circ}$ (offenbar Celsius), in einer Entfernung von 10 cm nur mehr 17° . Die Lufttemperatur der Höhle betrug $+12,5^{\circ}$. Die Temperatur von 23° ist offenbar bereits zu hoch. An Sonn- und Feiertagen brennen die Lampen 10—12 Stunden. Die Besuchszeit umfaßt mehr als 6 Monate im Jahre.

Diese Angaben, die sicher nicht erschöpfend sind, zeigen den Einfluß intermittierender elektrischer Beleuchtung und sind physiologisch von großem Interesse. Dem Experimentalphysiologen eröffnet sich hier ein schönes Feld.

3.

Beachtung verdienen auch jene Fälle, wo assimilierende Pflanzen angeblich bei völliger Finsternis gefunden wurden. Eine Reihe dieser sind in den „Höhlenpflanzen“ angeführt und erörtert.

Algen vermögen bei Finsternis zu keimen, falls ihnen gewisse organische Nährstoffe zur Verfügung stehen. So ist es erklärlich, daß *Bouilhac* (1897, 1898) *Nostoc punctiforme* und *Maheu* Cyanophyceen im Finstern fanden. Es liegen zwar eine Reihe von physiologischen Experimentalarbeiten über diesen Gegenstand vor (*Artari*, *Bittner*, *Harder*, *Radais*, *Russel*, *Schimper*), doch sind die Verhältnisse durchaus noch nicht geklärt.

Schimper (1885) zog *Chara* und *Nitella* monatelang im Finstern. Es entstanden sehr lange Sprosse mit winzigen Blättern, die aber ebenso grün waren wie im Freien. Ebenso war es bei *Vaucheria terrestris*, die wochenlang im Finstern gehalten wurde. *Schimper* glaubt, daß bei allen Pflanzen, einschließlich der Moose, die Blattgrünbildung vom Lichte unabhängig ist. *Russel* berichtet über Chlorophyllbildung im Finstern bei Bodenalgeln.

Auch bei den **Laubmoosen** gibt es noch Arbeit genug. Für Sporenbildung ist Licht nötig. Fraglich ist es, ob sich *Protonema* im Finstern entwickeln kann. Doch dürften äußerst geringe Luftmengen genügen, um zur Bildung von stationärem *Protonema*, wie sie *Gams* in Kalkhöhlen von *Timmia bavarica* und *Oxyrrhynchium praelongum* ssp. *Swartzii* fand, zu führen. Unter Umständen werden auch Moospflanzen entstehen können. So dürften viele Funde von *Maheu* und die Auffindung von *Isopterygium Muellerianum* in der Grotta di Trebiciano (bei Triest) in 275 m Tiefe (*Negri*) zu erklären sein.

Die **Lebermoose** scheinen im allgemeinen im Finstern nicht zur Entwicklung gelangen zu wollen. Allerdings konnte *Conocephalus conicus* im Finstern gezogen werden. Diese Form erinnert an die in Höhlen vorkommenden extremen Lichthungerformen mit bandförmigen,

bleichen Thalluslappen, wie sie von *G. de Lamarlière* und *Maheu* in französischen Höhlen, von *Gams* und *Morton* in alpinen Höhlen gefunden wurden.

Bei den **Farnen** liegen z. T. widersprechende Angaben vor. Die Sporen einzelner Arten können im Finstern keimen, so bei *Ceratopteris thalictroides*. Bei *Polypodium vulgare* hängt die Sporenkeimung im Dunkeln von unbekannten Bedingungen ab. Dies würde die Auffindung dieses Farnes durch *Maheu* in der Fendeillehöhle bei über 100 m Tiefe erklären. Jedenfalls vermag aber Prothallienbildung bei sehr geringen Lichtintensitäten (bei $L = \frac{1}{1000}$ und weniger) vor sich zu gehen, da sich ansonsten das Vorkommen von Farnprothallien in vielen alpinen und Jura-Höhlen, an sehr dunklen Stellen, zusammen mit kümmerlichem Moosanfluge nicht erklären ließe. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß einzelne Arten, begünstigt durch das Höhlenklima, es im Finstern bis zur Prothalliumbildung bringen können.

Blütenpflanzen vermögen im Finstern wohl kein Chlorophyll auszubilden. Die Angaben über das Ergrünen von Keimblättern bei *Citrus*, *Acer* u. a. sind nicht richtig. Die Auffindung eines grünen Keimlings von *Acer* in dem steirischen Lurloche (*Lämmermayr* 1918, S. 73—74) erklärt sich dadurch, daß ein Bach bei Hochwasser Erde und Pflanzen hineinschwemmt. Neuerdings wurde in derselben Höhle eine *Corydalis*-Pflanze (*solida*?) vorgefunden (vgl. die Arbeit v. *Elise Hofmann* [im Druck]), die alle Anzeichen starken Etiolementes trägt. Offenbar wurde eine Knolle eingeschwemmt, die dann austrieb.

4.

Der Einfluß geringer Lichtintensitäten kommt im *Eti o l e m e n t* (Vergeilung) zum Ausdruck, also in überverlängerten, weißen Stengeln und bleichen oder gelblichen, oft sehr stark reduzierten Blättern.

Ausgesprochenes Etiolement ist nicht häufig. Überverlängerte Stengel oder Blattstiele sind allgemein verbreitet. Die langen, infolge ihrer Schlawheit dem Boden aufliegenden Stengel der in ostalpinen Höhlen verbreiteten *Adenostyles glabra*, *Viola biflora* oder von *Cystopteris fragilis* sind eine sehr oft wiederkehrende, auffällige Erscheinung (Tafel III, Abb. 1).

Hingegen sind nicht viele Fälle typisch etiolierter Höhlenpflanzen bekannt geworden. Ich fand in einer mediterranen Höhle bei $\frac{1}{1700}$ gelbliche Wedel von *Adiantum capillus Veneris* mit sehr feinen Blattstielen und sehr stark reduzierten Assimilationsflächen. In einer ostalpinen Höhle fand ich eine Keimpflanze von *Lamium luteum* mit beinweißen Keimblättern und in derselben Höhle Keimpflanzen von *Geranium Robertianum* bei $\frac{1}{1838}$ mit 21 cm langen Hypokotylen und winzigen



Abb. 1. *Asplenium trichomanes* L. Die spiralig angeordneten Wedel stehen senkrecht zur Richtung des stärksten einfallenden Lichtes. (Lämmermayr-Höhle.)



Abb. 2. Fruchtende *Lunaria rediviva* L. Im Vordergrund *Chrysosplenium alternifolium* L. Blätter in günstigster Lage zum Lichte.
(Lämmermayr-Höhle.)

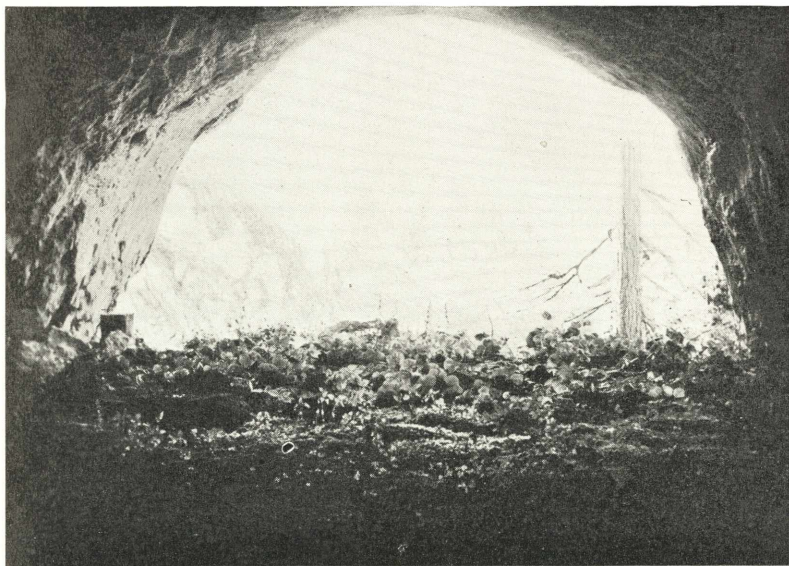


Abb. 1. Die Eisgrubenhöhle Nr. 4 im Krippenstein (Dachstein). Das kleine Portal und der wagrechte Höhlenboden ergeben nahezu wagrechten Lichteinfall. Dementsprechend sind die Blätter von *Viola biflora* und *Adenostyles glabra* (Mill.) DC. nahezu senkrecht dem Boden aufgestellt.

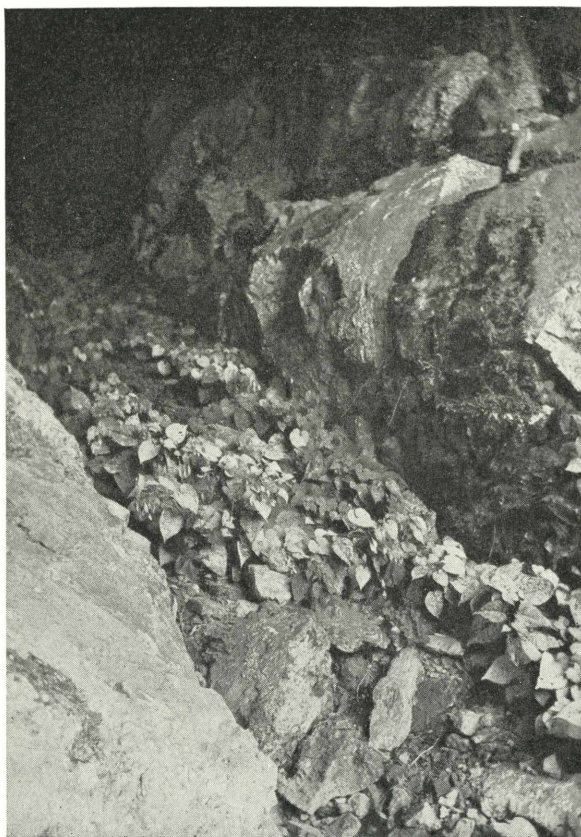


Abb. 2. Die Pflanzenwelt der Höhle im Winter. I: Bestand von *Lunaria rediviva* in der Lämmermayr-Höhle (732 m) am 29. November 1925.



Abb. 1. Die Pflanzenwelt der Höhle im Winter. II: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. f. *angustata* (Hoffm.) in der Eisgrubenhöhle Nr. 3 im Krippenstein (Dachstein) bei 1430 m. Mitte Dezember 1925.



Abb. 2. Die Pflanzenwelt der Höhle im Winter. III: *Lamium luteum* (Huds.) Krock. (rückwärts) und *Adoxa moschatellina* L. im Rabenkeller (Dachstein) bei 920 m. Anfangs Dezember 1925.

Blättchen; ferner (ebenfalls in ostalpinen Höhlen) eine typisch etioliierte *Arabis alpina* und *Primula auricula*. (Vgl. „Höhlenpflanzen“, S. 30—31 und die entsprechenden Abbildungen sowie die anatomische Bearbeitung dieser Funde im anatomischen Abschnitte.)

Die Frage, warum in Höhlen hochgradig etioliierte Pflanzen selten zu finden sind, ist nicht glatt zu beantworten. Entstehen werden solche Formen zweifellos nicht so selten. Doch gehen sie als ausgesprochene Kümmerformen rasch oder jedenfalls zu Ende der Vegetationsperiode zugrunde. Ich konnte beispielsweise beobachten, daß in einer ostalpinen Höhle alljährlich im Frühjahr Keimlinge von *Geranium Robertianum* in einer so dunklen Felsspalte entstanden, daß sie ohne künstliches Licht kaum wahrgenommen werden können. Da sie zweifellos den Kompensationspunkt überhaupt nicht erreichen, ist ihre Lebensdauer eine sehr beschränkte. Andererseits kommt es sicher vor, daß hochgradig etioliierte Individuen im Konkurrenzkampfe, z. B. von Moosen und Farnen, erdrückt werden.

5.

Noch wenig einwandfreies Tatsachenmaterial liegt über die Frage nach dem Lichtbedürfnis der Höhlenpflanzen in verschiedener Meereshöhe vor. Zwar hat sich *Lämmermayr* mehrmals mit dieser Sache beschäftigt und kommt (1915, S. 23) zu dem Schlusse, daß in Höhlen in vielen Fällen „mit zunehmender Erhöhung über den Meeresspiegel eine Erhöhung der unteren Grenze des relativen Lichtgenusses der jeweiligen Pflanze“ eintritt. Für Freilandpflanzen hat dieser Satz gewiß in vielen Fällen Gültigkeit. Dem Pflanzengeographen ist seit langem bekannt, daß Schattenpflanzen niederer Lagen in der Höhe freiere Expositionen aufsuchen. Besonders auffallend wird diese Erscheinung, wenn es sich um Pflanzen, wie *Asperula odorata*, *Anemone nemorosa* oder *Paris quadrifolia* handelt. Letztgenannte Art traf ich beispielsweise bei ungefähr 1700 m in ostalpinen Karren bei freier Exposition.

Etwas anders liegen nun die Verhältnisse in Höhlen. Denn das Höhlenklima, das später in einem eigenen Abschnitte abgehandelt wird, verwickelt die Verhältnisse. Insbesondere die Wärme mancher Höhlen spielt eine große Rolle. Sie vermag in einem gewissen Ausmaße den Ausfall an Licht zu ersetzen. (Vgl. die Arbeit von *Lämmermayr*: „Können Licht und Wärme — als ökologische Faktoren — im Leben der grünen Pflanzen sich gegenseitig vertreten?“) Wir können uns sehr wohl vorstellen, daß eine Art, die von 500 m (im Freien) auf 1000 m (in einer Höhle) hinaufsteigt, infolge des günstigen Höhlenklimas an einen Standort gelangt, der ihr ebensoviel Wärme zur Verfügung stellt wie der bei 500 m. Ich erinnere gleich daran, daß *Adoxa moschatellina*

in dem ostalpinen (etwa 920 *m* hohen) Rabenkeller noch im November und Dezember grüne Blätter besitzt und daß ihre unterirdischen Sprosse während dieser Zeit ein lebhaftes Wachstum zeigen, während um diese Zeit vor der Höhle Schnee liegt und Temperaturen unter dem Nullpunkt herrschen. In einem solchen Falle ist eine Erhöhung der unteren Grenze des Lichtbedürfnisses nicht nötig.

Aus diesem Beispiele erhellt bereits, daß die richtige Beurteilung des Lichtgenusses in Höhlen an genaue Kenntnis der Temperaturverhältnisse in der Höhle beziehungsweise des betreffenden Höhlenklimas gebunden ist.

Auch sind die Messungen der Lichtintensität mit dem *Wynne*, wie wir bereits ausführten, mit großen Fehlern behaftet, so daß die Ergebnisse früherer Jahre zum Teile nicht einwandfrei sind.

Dazu kommt als wichtiges Moment, daß für solche Überlegungen noch viel zu wenig Beobachtungen vorliegen. Dementsprechend sind einige Zahlenangaben und Aufstellungen *Lämmermayrs* („Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen“, III, 1915) heute nicht mehr haltbar. So wird beispielsweise bei *Conocephalus conicus* (*Fegatella conica*) (aus Höhlen) angegeben, daß er in 600 *m* Höhe eine Lichtabschwächung bis $\frac{1}{400}$, in 950 *m* bis $\frac{1}{370}$, in 1100 *m* bis $\frac{1}{170}$ verträgt. Seither wurde aber diese Art („Höhlenpflanzen“, S. 83) in einer 1340 *m* hohen Ostalpenhöhle bei $L = \frac{1}{631}$ gefunden, wodurch obige Folgerungen zusammenfallen.

Es muß also unverhältnismäßig mehr Material vorliegen, bevor diese Frage spruchreif wird.

6.

Ähnlich liegen unsere Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Exposition des Höhlenportales und Beschaffenheit beziehungsweise Artenzahl der Höhlenflora. *Lämmermayr* („Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen“, III, S. 31 ff.) stellte 1915 die Expositionsverhältnisse zusammen, doch müßten die seither festgestellten Tatsachen diesbezüglich durchgearbeitet werden.

7.

Nahezu nichts wissen wir über den Verlauf der Assimilationskurven bei höhlenbewohnenden Pflanzen. *Lundegårdh* (1923, S. 415) weist besonders darauf hin, daß die Assimilationskurven bei Änderungen der Lichtintensität nur dann annähernd geradlinig verlaufen, wenn die Lichtintensitäten geringe sind. Es wären also zunächst die Assimilationskurven bei typischen und extremen Höhlenpflanzen festzustellen.

Bei zunehmenden Lichtintensitäten biegt die Kurve bald ab „und nimmt allmählich einen mit der Abszisse parallelen Verlauf an. Bei

Schattenpflanzen findet dieses Abbiegen viel früher und schärfer als bei Sonnenpflanzen statt“ (l. c., S. 415.)

So wurde beispielsweise festgestellt, daß bei der Schattenpflanze *Oxalis acetosella* die Assimilationskurve ansteigt bis zu dem Zeitpunkte, in dem die Lichtintensität $\frac{1}{10}$ des gesamten Tageslichtes (Juli, Südschweden) erreicht. Bei weiterer Steigerung der Lichtintensität biegt die Kurve ab und wird geradlinig, während sie bei der Sonnenpflanze *Nasturtium* noch viel weiterhin ansteigt. Es wäre sehr interessant, bei ausgesprochenen Höhlenbewohnern den Kurvenverlauf festzustellen, um Aufschluß darüber zu erhalten, innerhalb welcher Grenze das „Minimumgebiet des Lichtfaktors“ (*Lundegårdh*) liegt, da nur innerhalb dieses die Assimilationskurve ansteigt. Ganz anders ist die Sachlage im „Maximumgebiete“ „Namentlich bei Schattenblättern ist die relative Wirkung [nämlich des Lichtes auf die Assimilation M.] im Maximumgebiet meist Null“ (*Lundegårdh*, a. a. O.)

Überhaupt scheinen bei verschiedenen Schattenpflanzen die Assimilationskurven recht verschiedenen Verlauf zu nehmen.

Aus der Arbeit von N. *Johansson* (1923), der die Kohlensäureassimilation einiger Farne untersuchte, ersehen wir, daß beispielsweise bei *Polypodium vulgare* die Assimilationskurve dem Schattentypus angehört. Sie steigt bis etwa 30% des maximalen Himmelslichtes an und verläuft bei weiterer Steigerung der Lichtintensität nahezu wagrecht. Diesem Typus gehören u. a. auch *Oxalis acetosella* und *Stellaria nemorum* an.

Ganz anders verläuft die Kurve bei *Nephrodium (Dryopteris) austriacum*. Sie steigt bis 10% der maximalen Lichtintensität rasch, dann bis 30% schwach an und fällt dann steil ab. Und bei *Nephrodium spinulosum* steigt die Kurve nach dem Sonnentypus bis etwa 60% an, fällt aber hierauf steil ab.

Diese Beispiele zeigen, daß die Feststellung der Assimilationskurven bei Höhlenpflanzen zu sehr interessanten Ergebnissen führen würden und eine Verallgemeinerung nicht zulassen.

Dies ist gerade bei Höhlenpflanzen sehr wichtig und fordert genaue Dauerregistrierungen in kurzen Intervallen. Mit Rücksicht darauf, daß jenseits des Minimumgebietes der Lichtfaktor fast gar keine Rolle spielt, ergibt sich, daß sogenannte Lichtsummen eigentlich wertlos sind. Ich wies bereits in den „Höhlenpflanzen“ (S. 90) anlässlich der Besprechung von *Adoxa moschatellina* darauf hin, daß durch die zwar schwache, aber gleichmäßige Beleuchtung in der Höhle andere Verhältnisse geschaffen werden wie im Walde. Es ist eben, wie aus den hier besprochenen Feststellungen *Lundegårdhs* hervorgeht, wesentlich, daß *Adoxa* dauernd eine Lichtintensität zur Verfügung hat, der höchstwahrscheinlich der aufsteigende Ast der Assimilationskurve entspricht,

während im Freien direktes Sonnenlicht, als (wahrscheinlich) außerhalb des Minimumgebietes liegend, zum Teile gar nicht zur Auswertung gelangen kann.

Mein Satz („Höhlenpflanzen“, S. 90) „Der geringe Lichtgenuß im Rabenkeller bringt eine Verlangsamung der vegetativen Prozesse mit sich, die durch längere Vegetationsdauer wettgemacht wird“ findet in der Arbeit von *Adams* (1924) und in Ausführungen von *Lundegårdh* vollauf Bestätigung. Letzterer sagt (1925, S. 58), daß jede Art für ihre volle Entwicklung eine gewisse Menge von Assimilaten benötigt. Ist diese Minimummenge gegeben, „so scheint es weniger zu bedeuten, wie das Licht zeitlich verteilt wird, es scheint also eine kontinuierliche schwache Beleuchtung eine intermittierend wirkende stärkere Intensität ersetzen zu können.“ Dies ist wohl zweifellos bei vielen typischen Höhlenbewohnern der Fall. Ich verweise auf die in den „Höhlenmonographien“ der „Höhlenpflanzen“ angeführten Fälle.

Die diesbezüglichen Lichtmessungen müssen in der Weise erfolgen, daß eine Dauerregistrierung der Lichtintensitäten in möglichst kurzen Zwischenzeiten stattfindet. Diese Forderung muß unbedingt erfüllt werden, da einerseits die Lichtintensität im ganzen und die Anteilnahme der einzelnen Spektralbezirke unaufhörlichen Schwankungen unterworfen ist und andererseits „die Assimilation in dem weit-aus größten Lichtgebiet dem Lichte nicht proportionell geht“ (*Lundegårdh*, l. c. S. 415.)

Zu diesem Zwecke ist das von *Lundegårdh* (1923, S. 414) beschriebene Registrierinstrument geeignet, bei dem alle $1\frac{1}{2}$ Minuten eine Exposition von 22,5 Sekunden erfolgt, wobei der langwellige und kurzwellige Teil des Spektrums eine getrennte Registrierung erfährt.

Überhaupt geben, wie bereits erwähnt wurde, erst absolute Lichtmessungen eine wahre Vorstellung von den tatsächlichen ökologischen Lichtverhältnissen. Dies ist besonders bei höhlenbotanischen Untersuchungen von Bedeutung. Da die Parallelbestimmung der Lichtintensität meist (aus Gründen der Bodengestaltung usw.) unmittelbar vor dem Höhleneingange erfolgt, wo, besonders im Gebirge, auch nur ein Bruchteil des Gesamtlichtes wirksam ist, drückt der durch Parallelmessung in der Höhle gewonnene relative Lichtgenuß nur aus, welchen Bruchteil des Lichtes vor der Höhle die Pflanze in der Höhle zur Verfügung hat.

Aus verschiedenen, im folgenden zu erörternden Gründen ist aber die Kenntnis des absoluten Lichtgenusses von Wichtigkeit. Gerade bei den extremen Höhlenpflanzen wollen wir wissen, mit welcher Lichtmenge diese während einer bestimmten Zeit auskommen. Mehr noch als bei Freilandpflanzen benötigen wir hier die Kenntnis von Lichtwerten, die durch Dauerregistrierung während eines ganzen Jahres gewonnen wurden. Denn der durch die Lokalität geschaffene Ausfall an Licht-

intensität wird, wenigstens teilweise, wettgemacht durch den Wegfall eines sommerlichen Laubwaldes (falls der Höhleneingang frei ist) sowie durch die mitunter bedeutend verlängerte Vegetationsperiode, wobei ich wieder auf das ausgezeichnete Beispiel des jährlichen Lebenslaufes von *Adoxa moschatellina* im Rabenkeller verweise (vgl. meine Arbeiten „Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von *Adoxa moschatellina* L.“; „Das Problem der Lebensverlängerung bei Höhlenpflanzen“ und „Beobachtungen über den Winterzustand der Vegetation einer kleinen Höhle im nördlichen Wienerwalde“ [in „Pflanzengeographische Skizzen“]).

Absolute Lichtwerte sind hier auch deshalb zu fordern, da das Licht gerade bei ausgesprochenen Höhlenpflanzen wohl an erster Stelle steht.

8.

Ein schönes Betätigungsfeld eröffnet sich dem speläobotanischen Physiologen, der das Verhalten der Spaltöffnungen bei Höhlenpflanzen untersucht.

Wir wissen, daß „bei geschlossenen Spaltöffnungen die Assimilation sehr gehemmt wird und nur auf Kosten der Atmungskohlensäure stattfinden kann.“ (*Lundegårdh*, 1924, S. 99.) Nun öffnen die Schattenpflanzen ihre Spaltöffnungen bei viel geringeren Lichtintensitäten als Sonnenpflanzen. *Lundegårdh* gibt an, daß die Spaltöffnungen der Schattenpflanzen sich bereits bei Intensitäten öffnen, die „höchstens ein Drittel des Minimumwertes für Sonnenpflanzen betragen. Sie können schon bei Lichtstärken von $\frac{1}{50}$ den vollen Öffnungsgrad erreichen.“ Diese Werte werden bei Untersuchungen an entsprechenden Objekten schärfere Fassung erlangen. Neben der Infiltrationsmethode kommt noch zur Ermittlung des Offen- und Geschlosseneins der Spaltöffnungen ein Feldapparat in Betracht, den *Lundegårdh* (1924, S. 95 f.) abbildet und beschreibt. Selbstverständlich muß auch die Abhängigkeit der Transpiration von der Luftfeuchtigkeit usw. berücksichtigt werden.

9.

In diesem Zusammenhange verweise ich auch auf die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen über den Kompensationspunkt. Der Kompensationspunkt entspricht jenem Zustand, in dem die bei der Atmung verbrauchten Stoffe den bei der Assimilation erzeugten das Gleichgewicht halten.

Wir wissen durch *Lundegårdh* und *Stålfelt*, daß (im allgemeinen) bei Schattenpflanzen der Kompensationspunkt bei viel geringeren Lichtintensitäten liegt als bei Sonnenpflanzen, daß also die Ökonomie der

Schattenpflanzen eine viel bessere ist. Bei der Schattenpflanze *Oxalis acetosella* liegt der Kompensationspunkt bei $\frac{1}{120} - \frac{1}{140}$, bei der Sonnenpflanze *Nasturtium palustre* bei $\frac{1}{40} - \frac{1}{60}$ und bei *Fontinalis* $\frac{1}{300} - \frac{1}{500}$. Bei extremen Höhlenpflanzen, so bei Farnprothallien, *Asplenium trichomanes*, sterilen Jugendzuständen von Farnen, verschiedenen Moosen und Algen wird er höchstwahrscheinlich noch niedriger liegen, da ansonsten das (dauernde) Leben mit $\frac{1}{1000} - \frac{1}{2500}$ nicht erklärlich ist.

Sehr wertvoll sind die Feststellungen von *Harder* (1923, 1923). Er sammelte *Fontinalis* von einem ganztägig besonnten und einem schattigen Standort. Der Kompensationspunkt lag bei 152 und 95 MK. Dann wurde eine länger dauernde Verdunkelung beider Pflanzen durchgeführt, nach deren Ablauf der Kompensationspunkt einen viel niedrigeren Wert erreicht hatte, wobei aber die spezifischen Unterschiede beider Pflanzen erhalten blieben. Während der Kompensationspunkt am 22. September 1920 die oben angegebenen Werte hatte, war er (bei fortgesetzter Verdunkelung) am 2. Oktober auf 84 und 64 MK und am 10. Oktober auf 27 bzw. (ungefähr) 10 MK. gesunken! Ferner wurden Untersuchungen mit *Cladophora* und mit *Phormidium foveolarum* durchgeführt. Im letzten Falle zeigte sich, daß beim Schattenmaterial in schwachem Lichte der Sauerstoffgehalt eine Vermehrung um 111, beim Sonnenmaterial aber nur um 91 erfuhr. Umgekehrt assimiliert das Sonnenmaterial bei starkem Lichte mehr als das Schattenmaterial. „Setzt man den Assimilationswert des Schattenmaterials = 100, so ist der des Sonnenmaterials im schwachen Licht = 82, im starken Licht = 220.“ (*Harder*, l. c., S. 325.) Mit Recht bemerkt dieser Forscher, daß jeder Art eine gewisse Variationsbreite des Assimilationspunktes innewohnen wird.

Über den Kompensationspunkt ist auch bei *Plaetzer* in Verhandlungen der phys.-med. Ges. Würzburg, 45, 1917, nachzulesen.

Allerdings muß hier noch auf eine Frage verwiesen werden, die mit dem Kapitel „Der Boden“ in engstem Zusammenhange steht.

Es ist für die Höhlenpflanzen außerordentlich wichtig, daß das Liebig'sche Gesetz des Minimums, das von *Blackman* auch auf die Assimilation übertragen wurde, nicht absolute Gültigkeit hat. *Lundegårdh* zeigte, „daß, wenn das Licht im Minimum ist, die Assimilation nicht nur durch eine Verstärkung der Lichtintensität, sondern auch durch eine Erhöhung der Kohlensäurekonzentration gesteigert wird.“ (*Lundegårdh*, 1924, S. 76. Von mir gesperrt.)

Diese Feststellung, die zunächst nur an einigen Schattenpflanzen erfolgte, ist wohl von allgemeiner Gültigkeit. Sie ist gerade für uns von außerordentlicher Wichtigkeit, und zwar aus folgenden Gründen:

a) Die Kohlensäureproduktion vieler Höhlenböden dürfte infolge des Gehaltes an organischen Stoffen eine hohe sein.

b) In vielen Höhlen fehlen Luftbewegungen nahezu gänzlich, wodurch die Bodenkohlensäure aber auch die Atmungskohlensäure in den untersten Luftschichten erhalten bleibt.

Daraus ergibt sich, daß den Höhlenpflanzen in vielen Fällen eine höhere Kohlensäurespannung zur Verfügung steht, als Freilandpflanzen. Da nun die Assimilation durch erhöhte Kohlensäurekonzentration gesteigert wird, steht den Höhlenpflanzen die Möglichkeit zu Gebote, wenigstens einen Teil des Lichtausfalles auszugleichen.

Wir setzen noch die entsprechende Formulierung *Lundegårdhs* (1924, S. 78) hierher:

„Die Assimilationsintensität wird von der jeweiligen Intensität des Licht- und Kohlensäurefaktors bestimmt. Steigerung eines Faktors um einen bestimmten Bruchteil ruft eine um so erheblichere Steigerung der Assimilationsintensität hervor, je mehr im Minimum der Faktor ist.“

Auf zwei Probleme sei hier noch aufmerksam gemacht. Die Höhlenpflanzen, die ja zum Teile außerordentlich zart gebaut sind, vermögen vielleicht mit der ganzen Oberfläche Kohlendioxyd aufzunehmen.

Außerdem wäre zu untersuchen, ob nicht Höhlenpflanzen ebenso wie Fettpflanzen imstande sind, sich vom extrazellulären Kohlendioxydkreislauf stark unabhängig zu machen. Dies geschieht bei den Fettpflanzen in der Weise, daß „sie in der Nacht die Oxydation der Kohlehydrate nur bis zur Stufe organischer Säuren treiben, wodurch ja jeder Verlust an CO_2 vermieden wird. Erst im Licht findet der weitere oxydative Zerfall der Säuren statt, die hierbei entstehende Kohlensäure wird aber unmittelbar in den Assimilationsvorgang hineingezogen.“ (*Lundegårdh*, 1924, l. c., S. 65.)

Schließlich sei noch darauf verwiesen, daß bei vielen Höhlenpflanzen die assimilierenden Organe gegenüber den atmenden, aber nicht assimilierenden, im Übergewichte sind. Sonnenpflanzen haben in ihren Blüten, Wurzeln und anderen Teilen oft eine bedeutende, nicht assimilierende Organmasse, während bei vielen Höhlenpflanzen der ganze Körper oder ein Großteil assimiliert.

C. Der Wasserfaktor.

Der Wasserfaktor spielt im Höhlenklima ebenfalls eine große Rolle. Trockene Höhlen sind pflanzenarm, feuchte Höhlen oft ein Paradies für Algen, Moose und Farne.

Zweifellos sind verschiedene anatomische und morphologische Eigentümlichkeiten der Höhlenflora auf Rechnung der hohen Luftfeuchtigkeit zu setzen. In vielen Höhlen ist ja die Atmosphäre sehr feucht. Leider liegen fast gar keine exakten, mit entsprechenden Temperaturmessungen in Verbindung stehenden Beobachtungen über den Feuchtigkeitsgehalt der Höhlenluft vor. Dieser wird oft ziemlich gleichbleibende Werte aufweisen, da es Höhlen ohne nennenswerte Luftbewegungen gibt. Über den anatomischen Bau der Höhlenpflanzen als Ausdruck der Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse handelt ein eigenes Kapitel, so daß an dieser Stelle Andeutungen genügen. Ich betone die bisweilen ganz außerordentliche Zartheit von Höhlenpflanzen, die in dem Augenblicke, da sie ins Freie gebracht werden, sofort welken und bei denen es oft nicht leicht ist, sie zu präparieren.

Ich erwähnte bereits, daß Algen, Moose und Farne in den Höhlen vorherrschen. Dies erklärt sich einerseits aus der großen Anspruchslosigkeit in bezug auf Licht, andererseits aus der Notwendigkeit der Anwesenheit von Wasser für den Befruchtungsvorgang. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß bei der meist sehr geringen Wasserleitungsfähigkeit der Moose hohe Luftfeuchtigkeit nur günstig wirken kann. Während manche Moose der Höhlen keine besonderen Verschiedenheiten zeigen, tritt bei anderen die Einflußnahme der höhlenklimatischen Faktoren sehr stark hervor. Die Blätter werden dünn, zart und langgestreckt, die Nerven und Blattzähne verschwinden.

Die Wedel einzelner Höhlenfarne zeigen Unterschiede im Baue des Mesophylls. Es wurden bei zwei *Scolopendrium*-Arten Ansätze einer dorsiventralen Entwicklung festgestellt. Die Wedel sind bisweilen von großer Zartheit.

Die großen Blätter, die bei einzelnen Blütenpflanzen, so bei *Cicerbita muralis* und *Lunaria rediviva* festgestellt wurden, sind ebenfalls auf Rechnung abgeschwächten Lichtes und hoher Luftfeuchtigkeit zu setzen. Bezüglich des Zusammenhanges zwischen Licht, Feuchtigkeit und Blattgröße liegen Messungen eigentlich nur beim Lichtfaktor vor und auch da noch in viel zu geringem Umfange. Nach Kästner (1911, 1913) soll es drei Typen geben. Die Vertreter der ersten Type vergrößern zunächst bei abnehmender Lichtintensität die Blätter. Bei noch stärkeren Lichtabschwächungen werden die Blätter aber schließlich kleiner als unter normalen Verhältnissen. Hierher werden u. a. gerechnet *Ane-mone hepatica*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia* und *Viola biflora*. Beim zweiten Typus, wozu nach Kästner *Chrysosplenium alternifolium* und *Pulmonaria officinalis* gehören, wird das Blatt bis zum (bisher beobachteten) Lichtminimum vergrößert. So stellte Kästner bei *Chrysosplenium* fest, daß der relativen Lichtmenge von $\frac{1}{9}$ und $\frac{1}{282}$ ein Spreitenflächeninhalt von 10,36 und 20 cm² entsprach.

Schließlich gibt es Pflanzen, die bei Abnahme der Lichtintensität sofort verkleinerte Spreiten bekommen. Bei *Actaea spicata* entsprechen den relativen Lichtmengen von $\frac{1}{1,43}$ und $\frac{1}{70,4}$ Blattflächen mit 47,4 und 37,23 cm².

Alle solche Angaben, besonders die auf Höhlenstandorte bezugnehmenden, müssen selbstverständlich durch Parallelmessungen der Feuchtigkeit eine entsprechende Vertiefung beziehungsweise Korrektur erfahren.

Verschiedene anatomische und morphologische Eigentümlichkeiten an höhlenbewohnenden Blütenpflanzen, so die Abnahme oder das Schwinden der Behaarung, die Reduktion der Kutikula und mechanischer Gewebe, die Vermehrung des Parenchyms, die Reduktion oder Rückbildung des Palisadengewebes, die Abnahme der Spaltöffnungen, die große Zartheit der Organe sind durch die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse bedingt.

Die Feuchtigkeit ermöglicht auch das Leben extrem etiolierter Formen. Die im Abschnitte über das Licht angeführten Fälle, so die 21 cm langen Keimlinge von *Geranium Robertianum* mit ihrem hauchartigen Hypokotyl wären im Freien unmöglich.

Die Luft- und Bodenfeuchtigkeit nimmt auch Einfluß auf die Kohlensäureassimilation. Denn die Feuchtigkeitsverhältnisse beeinflussen die Spaltöffnungsstellung und damit auch den Grad der Kohlensäurezufuhr und somit der Assimilationstätigkeit. Die meist günstigen Feuchtigkeitsverhältnisse werden also auch für die Assimilationstätigkeit günstig wirken.

Falls es sich um tief bergwärts ziehende Höhlen handelt, die zum Teile frostfrei sind, fällt die durch Frost bedingte physiologische Trockenheit des Bodens weg.

Während das Vorhandensein von Riesel- und Tropfwasser zu ausgedehnten Ansiedlungen von Cyanophyzeen usw. führt, ermöglichen andererseits trockene, nicht mit Niederschlag in Berührung kommende Wände das Vorkommen von ombrophoben „Staubflechten“

Ein klassisches Beispiel für den Einfluß der Feuchtigkeit bieten auch die *Gymnogramme*-Höhlen (vgl. „Höhlenpflanzen“, S. 34 und S. 122 ff.). Allerdings spielen in diesen auch die Wärmeverhältnisse eine große Rolle. Doch sind sie im Sommer staubtrocken, während sie vom Oktober bis zum April nahezu dampfgesättigte Luft aufweisen. Die trockenen Sommermonate überdauert der in diesen Höhlungen wohnende atlantische Farn *Gymnogramme leptophylla* in Form von Knöllchen, die, stärker benetzt, nach wenigen Tagen austreiben und auf dem Höhlenboden eine prachtvolle, ungefähr 1 cm hohe grüne Decke von Prothallien bilden.

Aus der Arbeit von *Seelhorst* wissen wir, daß die Entwicklung des Wurzel- und Sproßkomplexes vom Wasserfaktor nicht in gleicher Weise beeinflußt wird. Wenn viel Wasser vorhanden ist, entwickelt sich das Assimilationssystem in starkem Ausmaße, während die Wurzelbildung zurücktritt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die bei verschiedenen Höhlenpflanzenindividuen vorgefundenen außerordentlich gering entwickelten Wurzeln so zu erklären sind.

Leider fehlen exakte Angaben über den Wasserfaktor des Höhlenklimas eigentlich gänzlich. So wissen wir fast nichts über die verwickelten Beziehungen, die zwischen dem Öffnungszustande der Spaltöffnungen als Regulatoren der Transpiration einerseits und den Feuchtigkeitsverhältnissen, dem Lichte und den Ionen andererseits bestehen.

Bei Sonnenpflanzen tritt an schönen Tagen um die Mittagsstunden ein weitgehender Verschuß der Spaltöffnungen, bedingt durch die Feuchtigkeitsverhältnisse, ein. Über das Verhalten der Schattenpflanzen wissen wir da noch sehr wenig und nichts Allgemeines. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei den tagsüber nahezu konstanten Feuchtigkeitsverhältnissen vieler Höhlen das Licht fast allein den Öffnungsgrad der Spaltöffnungen beeinflußt und daß diese, bei vielen Arten wenigstens, tagsüber ununterbrochen offen sind.

Der eben erwähnte, weitgehende Verschuß bei Sonnenpflanzen hat den Nachteil, daß die Assimilation stark unterbunden wird. Andererseits scheint aber doch (für die Sonnenpflanzen) ein gewisser Vorteil in diesem zeitweiligen Zurücktreten der Assimilation zu liegen. Denn es ist nicht sicher, ob bei ununterbrochener intensiver Assimilation die Wegschaffung der Assimilate Schritt halten kann mit deren Erzeugung, so daß also eine Überfüllung des Blattes mit Stärke möglich wäre. Diese kommt nun bei den Höhlenpflanzen nicht in Betracht, da die zur Verfügung stehenden Lichtintensitäten zu geringe sind, so daß die Annahme berechtigt ist, daß eine den ganzen Tag über andauernde Assimilation von keinen Nachteilen begleitet ist. Bei Standorten mit sehr geringen Lichtintensitäten wird es sogar im Interesse der Pflanze sein, das Licht möglichst auszunutzen.

Das Schattenblatt transpiriert weniger als das Sonnenblatt. Gerade die hohe Luftfeuchtigkeit und Windstille vieler Höhlen ermöglicht die Ausbildung außerordentlich zarter, mit geringem Materialaufwand gebauter Blätter, die für die Höhlenpflanze einen nicht zu unterschätzenden Vorteil bedeuten, da sie die zur Verfügung stehenden Lichtmengen besser zu verwerten vermögen und außerdem eine kleinere Atmungsintensität aufweisen.

So sehen wir, daß neben den Lichtverhältnissen der Wasserfaktor eine ausschlaggebende Rolle im Leben der Höhlenpflanzen spielt. Die günstigen Wasserverhältnisse geben den niederen assimilierenden Pflanzen, die zum Teile weder Wasserleitungsbahnen noch Transpira-

tionsschutz besitzen, die Möglichkeit üppiger Entfaltung und beeinflussen durch die Transpiration und den Blattbau die ernährungsphysiologischen Prozesse.

D. Der Temperaturfaktor.

1.

Die außerordentliche Bedeutung des Wärmefaktors spiegelt sich in der Pflanzenwelt vieler Höhlen sehr deutlich wieder.

Das dem ostalpinen Dachsteinstock angehörende, 1450 *m* hoch gelegene Eisloch ist eine in den Berg hinabziehende Sackhöhle, deren tiefster Teil das ganze Jahr über von einer Eisschicht bedeckt wird. Demzufolge ist ein starker Temperaturabfall zwischen dem Eingange und dem tiefsten Teile der Höhle zu beobachten. Dieser jähe Abfall kommt auch in der Pflanzenwelt des Eisloches zum Ausdruck. Die blühenden Phanerogamen finden bereits bei 5,2 *m*, den schrägen Hang entlang gemessen, ihr Ende, die Phanerogamen- und Farngrenze liegt bei 7,5 *m*, obwohl im Sommer sogar die Sonne zeitweise hierherzudringen vermag. Weiter unten siedeln nur vereinzelte Moose und Algen.

Ein anderes, oft zitiertes Beispiel bildet die Paradana-Doline im Trnowaner Walde. Sie ist 40 *m* tief und findet an ihrem Grunde in der Paradanaeishöhle ihre Fortsetzung. Am 31. Mai 1904 betrug der Temperaturabfall innerhalb des Trichters 17° C. Während am Trichtergrunde nur mehr Höhlenformen von Moosen zu finden sind, siedeln an den Wänden des Trichters Nadelbäume, Alpenrosen usw., die den lokal-klimatischen Verhältnissen entsprechend in umgekehrter Reihenfolge als beim Ansteigen im Gebirge angeordnet sind. (Vgl. *Beck*, 1906, und *Lämmermayr*, „Die Höhle“, S. 54, Abb. 22.)

Ähnliche Verhältnisse, die den Einfluß der Kälte zeigen, sind auch aus anderen Höhlen (Beilsteinhöhle, Ötscherhöhlen, Teufelshöhle, Eisloch am Plassen, Dachsteineishöhle u. a.) bekannt geworden.

Schon geringe Temperaturunterschiede bewirken auffällige Verschiedenheiten im Pflanzenkleide. Die 1450 *m* hoch gelegene Dachstein-Rieseneishöhle hat im Eingange an der wärmeren Seite ungefähr + 5° Lufttemperatur. Der unweit davon in selber Höhe gelegene Backofen hat eine durchschnittlich um 2,5 bis 5° höhere Lufttemperatur und eine Bodentemperatur, die am Eingange + 9,2°, bei 17 *m* + 16,7° (im August) betrug. Die im Vorhofe der Rieseneishöhle festgestellten Arten machen 20 aus, die im Backofen festgestellten 56. Allerdings dürfen diese beiden Zahlen nicht unmittelbar miteinander verglichen werden, da die in der Dachstein-Rieseneishöhle für Besiedelung zur Verfügung stehenden Boden- und Wandflächen ungleich geringer sind als beim Backofen.

Umgekehrt vermögen besonders hohe Wintertemperaturen zu sehr auffallenden Erscheinungen zu führen. Es wurde bereits der süd-europäischen *Gymnogramme*-Höhlen und -Balmen Erwähnung getan, die im Winter Temperaturen zwischen $+ 9^{\circ}\text{C}$ und $+ 13^{\circ}\text{C}$ aufweisen und der *Gymnogramme* das Vorkommen ermöglichen, während sie in diesem Gebiete im Freien nicht mehr zu finden ist.

Obzwar der Winterzustand von Höhlen erst im Abschnitte über das Höhlenklima eingehende Besprechung erfahren wird, muß doch bereits an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, welchen Einfluß winterwarme Höhlen überhaupt auf die Höhlenflora nehmen. Es wurden bisher, abgesehen von den *Gymnogramme*-Höhlen, mehrere ostalpine Höhlen im Winter aufgesucht, um deren Winterzustand kennen zu lernen (*Lämmermayr*, Höhle 48, „Höhlenpflanzen“, S. 34 ff., S. 54 ff., S. 92 ff., S. 98 f., *Morton*, 1926). Es sei also hier nur bemerkt, daß winterwarme Höhlen Algen, Moosen und Farnen ein ununterbrochenes Vegetieren ermöglichen und selbst vereinzelter Blütenpflanzen, so *Geranium Robertianum* die Möglichkeit ununterbrochenen Wachstums geben.

2.

Leider liegen auch bezüglich des Wärmefaktors in Höhlen fast gar keine exakten experimentalphysiologischen Untersuchungen vor.

Besonderes Interesse würde die nächtliche Temperatur verdienen. Bekanntlich spielt bei Freilandpflanzen die nächtliche Abkühlung und die mit ihr im Zusammenhange stehende Atmungsintensität eine große Rolle. So stellte beispielsweise *Lundegårdh* fest, daß ein Haferfeld täglich 300 kg assimilierte und (bei $+ 20^{\circ}$) 175 kg veratmete. Bei Herabsinken der Nachttemperatur (12 Uhr) auf $+ 10^{\circ}$ beträgt die veratmete Masse aber nur 132 kg!

Da die Höhlenpflanzen überhaupt sehr ökonomisch vorgehen müssen, ist es vielleicht nicht bedeutungslos, daß die nächtliche Abkühlung in Höhlen geringer ist als im Freien und in tief in den Bergen hineinziehenden Höhlen unter Umständen nur Minimalwerte erreicht. Dies bedeutet aber, daß die nächtliche Atmung weniger herabgesetzt wird als im Freien und daß daher ein größerer Stoffverbrauch stattfindet.

Allerdings wissen wir nicht, ob einzelne Höhlenpflanzen wie gewisse Sukkulente die Fähigkeit besitzen, durch nur teilweise Veratmung der Kohlehydrate während der Nachtstunden eine bedeutende Ersparnis zu erzielen.

Das Problem ist aber noch verwickelter. Manche Höhlenpflanzen, ich denke etwa an *Adoxa moschatellina*, vegetieren bis in den November

hinein. Um diese Jahreszeit wird aber wegen der an und für sich geringen Lichtintensitäten, die noch dazu durch Wolken und Nebel vermindert werden, die Assimilationsintensität eine sehr geringe sein, während das vorhandene Laub ein Plus an Veratmung darstellt.

Als günstig muß aber bezeichnet werden, daß in vielen Höhlen auch winterüber Temperaturen herrschen, die ein ununterbrochenes Wachstum ermöglichen.

Kühle Höhlen bieten den Vorteil verminderter Atmung. Außerdem scheint aus neuesten Untersuchungen von *Harder* (1923), *Johannson* (1926) und *Lundegårdh* (1924, 1925) hervorzugehen, daß nicht nur in ganz vereinzelt Fällen, sondern vielleicht allgemeiner, Pflanzen, die in kühlen Räumen aufgewachsen sind, ein niedrigeres Assimilationsoptimum besitzen als solche, die an warmen Örtlichkeiten aufwuchsen. So sagt *Lundegårdh* (a. a. O.): „... es zeigt sich also allgemein, daß die Blätter am besten denjenigen Assimilationsbedingungen angepaßt sind, unter welchen sie aufgewachsen sind.“

Kältepflanzen würden also bei niederen Temperaturen mehr assimilieren als bei höheren. So wäre es auch zu erklären, daß im Eisloche Moose hart am Rande des Eises bei $+0,2^{\circ}\text{C}$ leben, daß Grünalgen sogar den Eispiegel besiedeln, auf dem ihnen nur selten (kaltes) Sickerwasser beschränkte Lebensmöglichkeit gibt, so auch das Vorkommen von Moosen am Eise und vom Eise teilweise eingeschlossen in der Teufelhöhle. In der Teufelhöhle (1550 m) wachsen bei $+0,2^{\circ}\text{C}$ (Bodentemperatur) und $+0,2$ bis $+0,5^{\circ}\text{C}$ Lufttemperatur *Amblystegiella Sprucei*, *Cirriphyllum cirrhosum*, *Distichium* (wohl) *capillaceum*, *Orthothecium rufescens* und *Pohlia cruda*. Im Eisloche wuchsen bei $+0,5^{\circ}\text{C}$ *Amblystegiella Sprucei*, *Cirriphyllum cirrhosum*, *Prasiola crispa*. Auf dem Eise wurden vorgefunden *Cosmarium curtum* (Bréb.) Ralfs. var. *spelaeum* Brand., *Protococcus viridis* und *Trochiscia granulata*.

In solchen und anderen weniger extremen Fällen würden also die durch niedere Temperatur herabgesetzte Atmung und das durch das Leben in kalten Räumen sich als Anpassung ergebende niedere Assimilationsoptimum im selben Sinne günstig für die Höhlenpflanze wirken.

Über den Einfluß niederer (2° bis 4°) und höherer (30°) Temperaturen auf Moose ist auch die Arbeit von *Davy de Virville* (1925) nachzusehen. Die niederen Temperaturen waren im allgemeinen nicht von wesentlichem Einflusse, während bei 30° und dampfgesättigter Luft viele Moose sich nicht entwickeln konnten.

Das Fehlen der Schneedecke, die als Wärmespeicher wirkt, hat nicht dieselbe Bedeutung wie im Freilande, da die Höhlen im allgemeinen andere und günstigere Wärmeverhältnisse aufweisen.

E. Die Bodenfaktoren.

Über die Rolle der Bodenfaktoren im Leben der Höhlenpflanzen wissen wir fast gar nichts. Unsere Kenntnisse über den Boden sind überhaupt außerordentlich lückenhafte und Bodenuntersuchungen aus Höhlen liegen überhaupt nicht vor.

Die physikalischen Bodenfaktoren spielen bei der Verschiedenheit der Höhlenböden sicher eine große Rolle. In Kalkhöhlen ist es oft weißer oder rötlicher Lehm verschiedener Feinheit. Neben dem zerbröckelnden, wasserarmen Lehme trockener Höhlen gibt es ständig wassergesättigten, auch solchen feinsten Art. Hier gibt es kolloid-chemisch viel zu tun. Höhlen in kristallinem Gestein bergen oft fetten Kaolin, der mit Quarz oder Glimmer vermengt sein kann. Über die Durchlüftungsverhältnisse der Höhlenböden ist nichts bekannt. Die wassertriefenden Lehme werden schlechte Durchlüftung aufweisen. Deren Sauerstoff- und Kohlensäurekonzentration wäre festzustellen.

Ein und dieselbe Höhle bietet meist verschiedene Bodenverhältnisse. Der Boden des Verhofes ist von Lehm oder größerem Materiale bedeckt. Auf dem Boden können mineralische Körper (Sand, Steine und Felsblöcke) liegen. Die Wände und die Decke der Höhle bestehen aus Gestein.

Dieses ermöglicht felsbewohnenden Algen und Flechten das Vorkommen. Bei den Algen gibt es epilithische, die dem unveränderten Fels aufsitzen. Die Felshafter unter den endolithischen sitzen an den Oberflächen von Felsspalten. Die kalklösenden Felsinwohner unter den endolithischen leben in selbst hergestellten Hohlräumen. (Vgl. *Bachmann, Diels* u. a.). Außerdem gibt es endopetrische Flechten.

Auch bezüglich der chemischen Bodenfaktoren müssen wir uns auf Angaben mehr allgemeiner Art beschränken. (Vgl. auch „Höhlenpflanzen“, S. 39 ff.) Die bisher untersuchten Höhlen liegen in verschiedenen Gesteinen. Die meisten der untersuchten Höhlen liegen im Kalk. In solchen Höhlen sind durch Algen, Laub- und Lebermoose hervorgerufene Sinterbildungen zu beobachten. Daran sind u. a. *Gloeocapsa*- und *Scytonema*-Arten (Algen), *Cratoneuron commutatum*, *Eucladium verticillatum* und *Hymenostylium curvirostre* (Laubmoose) und *Aneura pinguis* (Lebermoose) beteiligt.

Von besonderer Bedeutung sind auch die nitrifizierenden Bakterien, deren Tätigkeit in Kalkhöhlen zur Bildung von Kalziumnitrat führt, das für die den Felsen anhaftenden Algen und Flechten sehr wertvoll ist. Da, wie noch später bemerkt werden wird, in Höhlen mitunter eine höhere Kohlensäurespannung herrscht, ist es vielleicht nicht bedeutungslos, daß nitrifizierende Bakterien sehr hohe Kohlensäurespannungen (bis gegen 30%) vertragen.

In den „Höhlenpflanzen“ sind eine Anzahl von kalksteten und kalkfliehenden Höhlenbewohnern zusammengestellt. Wir wissen heute, daß die kalkfliehenden Pflanzen die alkalische Reaktion des Kalkbodens nicht vertragen. Auch kommt noch hinzu, daß bei einem Überschuß an Kalzium die Permeabilität für andere Nährstoffe gehemmt wird. Über die Kalkpflanzen sagt *Lundegårdh* (1925, S. 299), dem wir eine schöne Übersicht über diese Fragen verdanken, daß sie den Kalk bevorzugen nicht um eines großen Bedarfes an Kalk willen, „sondern wegen der physikalischen Eigenschaften des Bodens oder wegen seines allgemeinen Nährstoffreichtums oder endlich wegen der neutralen oder alkalischen Reaktion“

Zu den kalksteten Höhlenpflanzen gehören u. a.: *Seligeria tristicha*, *Ditrichum flexicaule*, *Molendoa*- und *Gymnostomum*-Arten (Laubmoose), *Conocephalus conicus*, *Sauteria alpina*, *Pedophyllum interruptum* (Lebermoose), *Asplenium viride*, *Scolopendrium vulgare*, *Arabis alpina*.

Zu den kalkfliehenden Höhlenpflanzen gehören u. a.: *Rhabdoweisia*-, *Cynodontium*- und *Bartramia*-Arten, *Schistostega osmundacea*, ein großer Teil der Lebermoose, *Asplenium septentrionale*, *Allosorus crispus*, *Gymnogramme leptophylla*.

„Im ganzen sind die kalkarmen Höhlen ärmer an Algen und Blütenpflanzen, aber viel reicher an Laub- und Lebermoosen als die Kalkhöhlen.“ („Höhlenpflanzen“, S. 41.)

Von Interesse sind auch Höhlen mit Schwermetallböden. *Lundegårdh* (1925) stellte fest, daß die „Schwermetallkurve des Wachstums anscheinend nicht eine einfache Optimumkurve“ ist. Sie zeigt vielmehr „bei äußerst geringer Konzentration Hemmung, dann in einem engen Gebiet Begünstigung, dann wieder Hemmung usw.“ (l. c.). Die beiden kupferholden Moose *Mielichhoferia nitida* und *Merceya ligulata* wurden von *Gams* in Höhlen der Zentralalpen beobachtet.

F. Die biotischen Faktoren.

Der Einfluß der Tierwelt ist sehr bedeutend und wirkt sich hauptsächlich nach zwei Richtungen aus.

Durch den dauernden Aufenthalt von Tieren in Höhlen (echte Höhlenbewohner), ebenso aber auch durch vorübergehenden Aufenthalt (Fledermäuse, Raubtiere, Nagetiere, Wiederkäuer, Vögel usw.) wird der Höhlenboden außerordentlich gedüngt.

Dies hat nun verschiedene Folgen.

1. Die Kohlensäureproduktion des Bodens wird $\pm$ erheblich gesteigert. Da in Höhlen meist stärkere Luftströmungen fehlen, so reichern sich die untersten Luftschichten mit Kohlensäure an. Es wurde bereits bei einer früheren Gelegenheit auf die Bedeutung der (vermutlich) höheren Kohlensäurespannung in vielen Höhlen hingewiesen. Messungen

liegen leider nicht vor, da bei den bisherigen Untersuchungen aus Geldmangel keine diesbezüglichen Instrumente zur Verfügung standen. Es ist aber nahezu als sicher anzusehen, daß in den unteren Luftschichten vieler Höhlen höhere Kohlensäurespannungen als im Freien vorhanden sind. Dies ist von großer Wichtigkeit, da eine Steigerung der Kohlensäurekonzentration mit einer Steigerung der Assimilationsintensität verbunden ist.

2. Eine Reihe von Pilzen finden nunmehr die entsprechenden Vorbedingungen für ihr Fortkommen. Unter auch sonst günstigen Umständen bildet sich auf den Exkrementen eine üppige Pilzvegetation aus, an der u. a. Agarikazeen, Pezizazeen und auf Ziegenlägern bisweilen auch Splachnazeen, so *Tayloria splachnoides*, einige Laubmoose, so *Leptobryum piriforme* und *Timmia bavarica* beteiligt sind. In manchen Höhlen, so beispielsweise in der Backofenhöhle des Dachsteinstockes sind die Exkremente der Ziegen und Schafe gänzlich von den Moosen umspinnen.

3. Eine große Rolle spielt die Tierwelt der Höhlen dadurch, daß sie Höhlenpflanzen verbreitet. Viele Höhlenpflanzen sind Zoochoren, sei es, daß es sich um *Epizoochorie* handelt, sei es um *Syn-zoochorie* oder um *Endozoochorie*. Zur ersten Gruppe gehört beispielsweise *Asperugo procumbens*, dessen Verbreitungseinheiten hängen bleiben, zur zweiten Gruppe gehören beispielsweise die Myrmekochoren, deren Verbreitungseinheiten des Elaiosoms halber (siehe Morton, 1912, Stäger, 1924) von Ameisen verschleppt werden, wie einzelne *Viola*-Arten. Bei den endozoochoren Arten durchwandern die Verbreitungseinheiten, beziehungsweise die Samen den Darm der Tiere. Hier sind vor allem *Urtica dioica*, sowie die Beerensträucher zu nennen. In vielen Höhlen tritt beispielsweise der Hollunder (*Sambucus nigra*) auf.

4. Ausschlaggebend ist auch der hohe Nitratgehalt des Bodens vieler Höhlenvorhöfe. Dieser sichert ausgesprochenen Nitratpflanzen, wie es die Brennessel (*Urtica dioica*) ist, die Vorherrschaft. Aus der Arbeit von Carsten-Olsen (1921) entnehmen wir, daß z. B. bei einem Nitratgehalt von 1,37—37,19 mg in 1 l frischem Boden die Brennessel fehlt, daß sie bei 50,04 mg 100 cm hoch wird, bei 225,87 mg sogar 200 cm Höhe erreicht.

Da *Urtica* außerdem zu den endozoochoren Arten gehört, erklärt sich ihr Siegeszug, den sie durch viele Höhlen begangen hat. Ostalpine Höhlen, die noch vor 10 Jahren eine interessante ursprüngliche Vegetation beherbergten, sind heute nicht wiederzuerkennen. Auf einzelnen Almböden wurde damals mit Schaf- und Ziegenweide begonnen. Diese Tiere suchten bei schlechtem Wetter sowie bei Nacht regelmäßig gewisse Höhlenvorhöfe auf, trankten den Boden mit Nitraten und brachten die Brennessel mit, die alles verdrängte und einen dichten, hohen Wall bildete, der wieder die Lichtintensitäten weiter drinnen herabsetzte.

Die Brennessel selbst ist ziemlich lichtbedürftig und hält sich, von Keimpflanzen abgesehen, nur in den lichten Teilen der Höhlenvorhöfe.

5. In diesem Zusammenhange wäre auch darauf hinzuweisen, daß durch die alltägliche Anwesenheit von Schafen oder Ziegen der Höhlenboden gänzlich zerstampft werden kann, so daß auf solchen Plätzen eine Vegetation überhaupt gänzlich unmöglich ist. Nicht selten bietet sich daher das Bild, daß ganz vorne, noch im Bereiche des Sprühregens ein Wall von *Urtica* steht, daß dann anschließend eine zerstampfte, von Exkrementen bedeckte, pflanzenleere Zone folgt, innerhalb der die Weidetiere Unterstand nehmen. Erst weiter rückwärts sind kümmerliche Moose und Algenanflüge zu finden.

Auch der Mensch beeinflußt die Pflanzenwelt der Höhlen. Ganz abgesehen davon, daß sich auf den Holzeinbauten der Bergwerke, auf den Stiegen, Leitern usw. der Schauhöhlen, auf menschlichen Exkrementen, auf Zigarettenstummeln usw. Pilze niederlassen, die aus dem Rahmen unserer Betrachtungen herausfallen, beeinflußt der Mensch verschiedentlich die Pflanzenwelt der Höhlen.

1. Durch das Halten von Weidenvieh. Diesbezüglich sind die vorhergehenden Punkte nachzulesen.

2. Durch die Anlage von Bauten (Terrassen, Gitter u. a.) in Schauhöhlen wird die Pflanzenwelt $\pm$ vernichtet. In mehreren in den „Höhlenpflanzen“ besprochenen Höhlen ist sozusagen nichts mehr zu finden. Durch Betonierungen und andere Bauten, durch das Entleeren der ausgebrannten Karbidlampen wurde die Pflanzenwelt an diesen Orten fast gänzlich zum Verschwinden gebracht.

3. Hier bin ich auch genötigt, auf den Menschen als sinnlosen Zerstörer, der tief unter jedem Tiere steht, hinzuweisen. Durch rohesten Vandalismus, durch Anzünden zweckloser Feuer wurde viel zerstört, wurden sicher ökologisch interessante Formen vernichtet. Solche sind meist sehr selten, da sie nur bei Vorhandensein bestimmter Voraussetzungen entstehen.

4. Durch die Einleitung des elektrischen Lichtes in die Schauhöhlen (Lurgrotte in Steiermark, Rübelandhöhlen im Harz, Höhlen in der Mazocha [Böhmen], Caves de Saulges im Departement Mayenne, Beatenhöhlen am Thunersee in der Schweiz u. a.) wird assimilierenden Pflanzen die Möglichkeit geboten, sich im Umkreise der (nur zeitweise brennenden!) Lampen anzusiedeln. Es handelt sich hauptsächlich um Algen, Moose und Farnprothallien. So kommen assimilierende Pflanzen in Höhlen, die für sie ansonsten wegen der absoluten Finsternis nicht in Betracht kämen.

Ob der Mensch auch sonst zur Verbreitung der Höhlenpflanzen beiträgt, z. B. bei epizoochoren Arten oder in anderer Weise, ist ebensovienig untersucht wie die Rolle, die die Regenwürmer der Höhlenböden und andere Tiere im Leben der Höhlenpflanzen spielen.

III. Das Höhlenklima.

Schon die bisherigen Untersuchungen lassen erkennen, daß mit vollkommener Berechtigung von einem Höhlenklima gesprochen werden kann.

Die klimatischen Faktoren wirken mit ganz anderer Intensität und zeigen zum Teile ganz andere jahreszeitliche Intensitätskurven als im Freien.

Der Lichtfaktor weist, besonders in den rückwärtigen Teilen der Höhlenvorhöfe, so geringe Intensitäten auf, wie sie im Freien nirgends auch nur annähernd vorkommen. Der Wegfall der durch die Belaubung gegebenen zeitweisen Intensitätsverminderung (bei frei exponierten Höhlen) schafft (dies gilt in erster Linie für die Waldpflanzen) gleichmäßigere Lichtverhältnisse. Schon dieser Faktor allein bedingt eine gewaltige Auslese, die zugunsten der am wenigsten anspruchsvollen Vertreter des Pflanzenreiches ausfällt. Eine Reihe von Eigentümlichkeiten der Höhlenflora, Etiolement, auffallende Einstellungen auf einseitigen Lichteinfall, viele anatomische Besonderheiten sind auf die Lichtverhältnisse zurückzuführen.

Der Wasserfaktor bedingt mit das Vorherrschen der Blütenlosen. Sie finden hier oft ideale Verhältnisse für die Befruchtung. Die zarten Schattenformen der Höhlenflora wären im Freien unmöglich. Die große Bedeutung der Feuchtigkeit in diesem Falle liegt darin, daß die Existenzmöglichkeit extremer Schattenformen, insbesondere der Schattenblätter der Pflanze eine große Ökonomie ermöglicht. Sie spart nicht unwesentlich am Material und veratmet weniger. Auch das (veratmende und nicht assimilierende) Wurzelsystem ist oft sehr schwach entwickelt.

Die eigentümlichen Feuchtigkeitsverhältnisse einiger Südtiroler und Tessiner Höhlen ermöglichen (im Vereine mit entsprechenden Wärmeverhältnissen) dem Farne *Gymnogramme leptophylla* noch das Vorkommen.

Den artenarmen trockenen Höhlen stehen die artenreichen feuchten Höhlen gegenüber.

Das Fehlen der Schneedecke ist von Bedeutung, obzwar in warmen Höhlen, besonders solchen größerer Ausdehnung, das Fehlen einer Schneedecke im Sinne eines Wärmeschutzes auch nicht annähernd so (oder überhaupt nicht) in Betracht kommt, wie im Freien.

Der Wasserfaktor in den Höhlen wird im günstigen Sinne beeinflusst durch das Fehlen stärkerer Luftströmungen. Dadurch entsteht oft eine mehr minder dampfgesättigte Atmosphäre. Dieses Fehlen stärkerer Luftströmungen, in manchen Höhlen wird von wesentlichen Luftströmungen überhaupt nicht gesprochen werden können, ist auch sehr wichtig mit Rücksicht auf die Kohlensäurespannung der Luft. Die

Bodenkohlenensäure wird nicht fortgeweht und die Atmungskohlenensäure bleibt in unmittelbarer Nähe der Assimilationsorgane.

Von hervorragender Bedeutung ist der Temperaturfaktor.

Dies zeigt in schöner Weise die Gegenüberstellung warmer und kalter Höhlen.

Das Höhlenklima, besonders solcher Höhlen, die sich weit in den Berg hineinerstrecken, ein kleines Portal haben und nach innen zu etwas ansteigen, ist oft durch große Milde ausgezeichnet. Wir kennen bereits viele Höhlen, die im Winter frostfrei sind. Solche Höhlen bieten besonders während der strengen Winterszeit einen überraschenden Anblick. Vor der Höhle liegt hoher Schnee, er knirscht unter den Füßen, der Sturm dringt durch Mark und Bein, in der Höhle herrscht eine laue, den Besucher angenehm umgebende Treibhausatmosphäre. Draußen liegt alles unter dem schützenden Mantel des Schnees, innen erquickt frisches Grün üppig wuchernder Algen, Moose und Farne das Auge, ja, es gibt sogar Blütenpflanzen, die grünen und blühen!

Hierfür ist in erster Linie der Temperaturfaktor verantwortlich. Dadurch, daß auch im Winter Temperaturen herrschen, die eine Unterbrechung der Vegetationsperiode nicht erfordern, ergeben sich höchst eigenartige Verhältnisse.

Die Vegetationsperiode einzelner Arten wird stark verlängert. So fand ich im Rabenkeller (vgl. „Höhlenpflanzen“ sowie meine Arbeit „Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von *Adoxa moschatellina*“, 1926) *Adoxa moschatellina* noch im November mit frischem, grünen Laube. Auch beginnt die Vegetationsperiode früher. Bereits anfangs Februar (920 m Meereshöhe, Nordexposition des Geländes) sind die neuen Triebe von *Adoxa* an der Assimilationstätigkeit. (Vgl. hiezu die Abbildungen Tafel II, Abb. 2, und Tafel III, Abb. 1 und 2.)

Es gibt unter den Blütenpflanzen Arten, deren oberirdische Tätigkeit überhaupt keine Unterbrechung erfährt. Dazu gehört z. B. *Lamium luteum*, das mitten im Winter sein Laub mit dem schönen Blauglanze assimilieren läßt oder *Sambucus nigra*, die selbst in kleinen Höhlen (vgl. meine Arbeit „Beobachtungen über den Winterzustand der Vegetation einer kleinen Höhle im nördlichen Wienerwalde“, 1926) winterüber assimiliert und wächst.

Zu den Arten, die ununterbrochen assimilieren und wachsen, gehört auch *Geranium Robertianum*. Die Keimlinge des Sommers wachsen auch im Winter lustig fort. Interessant ist auch die Tatsache, daß diese Art in entsprechenden Höhlen nicht einjährig, sondern mindestens zweijährig wird.

Es liegen also Fälle von Lebensverlängerung vor, die entweder die ganze Pflanze betreffen (z. B. *Geranium Robertianum*) oder einzelne Organe (z. B. die Blätter von *Sambucus nigra* oder *Adoxa moschatellina*) oder einzelne Entwicklungsstadien (z. B. die Prothallien der Farne und die Protonemata der Moose). Prothallien z. B. können viele Jahre am Leben bleiben, ohne Geschlechtsorgane auszubilden.

Weitere Untersuchungen von Höhlen im Winterzustande werden uns sicher noch mit vielen ähnlichen Fällen bekannt machen. Sie sind deshalb von besonderem Interesse, weil sie Beiträge liefern zu den interessanten Fragen nach der Verlängerung des Lebens bei einzelnen Organen oder ganzen Individuen.

Wenn wir mit anderen Klimaten vergleichen wollen, so ergibt sich eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Waldklima. Die Höhlen sind im Sommer kühler, im Winter wärmer. Allerdings meist in viel stärkerem Ausmaße als im Walde. Wesentlich ist für das Höhlenklima auch das Fehlen einer bedeutenden bzw. nennenswerten nächtlichen Ausstrahlung. Auch die Bewohner der unteren Stockwerke einer Waldassoziation haben gegenüber frei exponierten Pflanzen verminderte nächtliche Ausstrahlung. Allerdings ist dies für die Höhlenpflanzen gleichbedeutend mit einer stärkeren Atmung bei Nacht als bei Pflanzen seichter Gesellschaften (z. B. Wiesen), doch wird dieses Plus durch die kühleren Sommertemperaturen, durch das Zurücktreten atmender und nicht assimilierender Organe u. a. wohl wettgemacht.

Zusammenfassend können wir sagen, daß das Höhlenklima zwar Ähnlichkeiten mit dem Waldklima besitzt, aber durch verschiedene Eigentümlichkeiten ein ganz spezifisches Gepräge besitzt. Im großen und ganzen und in seiner Gesamtwirkung auf alle assimilierenden Pflanzen ist es durchaus nicht pflanzenfeindlich. Im Gegenteil: Die außerordentlich üppige Entfaltung der Pflanzen in vielen Höhlen beweist, daß sie sich darinnen sehr wohlfühlen.

IV. Die Anatomie der Höhlenpflanzen.

Dr. Elise Hofmann, Wien.

Methodisches.

Die überaus große Zartheit der Höhlenpflanzen bedingt die ausschließliche Verwendung des Mikrotoms bei den Querschnitten durch die verschiedenen Pflanzenorgane, auch bei solchen, deren Größe dem unbewaffneten Auge jene zureichende Masse vortäuscht, welche ein Präparieren aus freier Hand mit dem Rasiermesser ermöglichen würde.

Auch in diesen Fällen aber gleitet das Rasiermesser über das Blatt oder den Stengel hinüber, wenn man einen Querschnitt anfertigen wollte und die Beobachtung im Mikroskop lehrt auch hier die starke Reduktion der Gewebe.

Da es sich bei den Höhlenpflanzen bisher um Herbarmaterial handelte, mit minimalem Wassergehalt, erfährt die Vorbereitung zur Paraffineinbettung noch ein Stadium mehr. Ich kam nach den ersten Mikrotomschnitten zur Überzeugung, daß die Zellen der Herbarpflanze das durch Vertrocknen verlorene Wasser wieder erhalten müssen, um turgeszent und im Mikroskop deutlich sichtbar zu werden. Daher ließ ich den Pflanzenteil, der zur Einbettung kam, im Leitungswasser quellen. Bei sehr zarten Pflanzen genügen dazu 12 Stunden, stärkere ließ ich 24 Stunden hindurch quellen. Es verhalten sich die einzelnen Pflanzen verschieden und manchmal erhält man trotz größter Sorgfalt Fehlpräparate. Es empfiehlt sich daher, von der Höhlenpflanze nur kleine Stückchen abzuschneiden, damit beim öfteren Präparieren derselben Pflanze nicht die ganze aufgebraucht wird, im Interesse späterer Forschung. Dabei fand ich, daß Höhlenmoose viel weniger empfindlich sind als Höhlenfarne oder Höhlenblütenpflanzen. Die Höhlenmoose stellen förmlich ein Übungsmaterial für die Mikrotomtechnik dar. Bei diesen erhielt ich nie Fehlpräparate. Auch schrumpfen sie nicht im heißen Paraffin, was bei den Blättern von Höhlenblütenpflanzen leicht vorkommt und was ganz besonders zu vermeiden ist, da dann die Zellen verzerrt werden und kein richtiges Bild im Mikroskop ergeben.

Nach erfolgter Quellung kommt das Präparat in 30%igen Alkohol, dann in 50%igen und schließlich in 75%igen. Ich beließ die Präparate in jedem Alkohol-Wasser-Gemisch 12 Stunden. Das langsame Entwässern verbürgt gute mikroskopische Bilder. Nach dem 75%igen Alkohol wurde das Präparat in die Fixierflüssigkeit, d. i. Eisessig-Alkohol, gebracht, in dem die Präparate von Höhlenpflanzen, weil sie ja durchwegs sehr zart sind, 12 Stunden verblieben. Bei etwas stärkeren Blättern kann man dieses Stadium auch auf 24 Stunden ausdehnen. Nach dem Fixieren erfolgt ein 24 Stunden langes Bad in absolutem Alkohol, wobei der Alkohol öfter gewechselt werden muß, bis jede Spur von Eisessig-Geruch aus den Präparaten verschwunden ist. Es erfordert nach dem Gesagten die Vorbehandlung bis zur Einbettung in Paraffin 4 bis 5 Tage. Es ist für die Klarheit der mikroskopischen Bilder überaus wichtig, daß die Alkoholkonzentrationen sehr langsam durchlaufen werden und die Fixierungsflüssigkeit in kaltem Zustande lange auf die Pflanzenzelle einwirke. Aus dem absoluten Alkohol bringt man das Präparat in ein Gefäß, in welchem absoluter Alkohol auf dünnflüssigem Zedernholzöl aufgegossen ist. Man läßt nun das Präparat aus dem Alkohol in das Öl sinken, was ungefähr eine halbe Stunde dauert. Dann wird der Alkohol

vorsichtig abgegossen. Im Paraffinofen hat man inzwischen Paraffin in Schälchen geschmolzen, in welche man rasch das Präparat aus dem Öl bringt. Für die Höhlenpflanzen verwendete ich stets erfolgreich Paraffin von 62° C Schmelzpunkt. Die Präparate verblieben im Paraffinofen drei Stunden. Dabei ist zu beachten, daß das Thermometer nicht mehr als 62° C zeigt und bei dieser Temperatur konstant bleibt. Höhere Temperaturen wirken auf die Präparate sehr ungünstig ein, ja zerstören diese in ihrem Zellenbau. Dann kommen die Präparate mit dem geschmolzenen Paraffin in die kleinen Papier- oder Porzellanschiffchen und mit diesen auf kaltes Wasser, so daß die Paraffinpräparate erstarren und zur Mikrotombehandlung fertig sind. Es ist aus Gründen der Zeitökonomie zweckmäßig, eine Serie von Präparaten zu behandeln. Dabei wird ein Verwechseln ausgeschlossen, wenn jedes Präparat beim Abschneiden von der Höhlenpflanze eine andere geometrische Form erhält und man diese Form und die dazugehörige Pflanzenart im Versuchsprotokolle notiert.

Die Paraffinschnitte, welche mit Eiweißglyzerin auf dem Objektträger aufgeklebt werden, kommen der Reihe nach in Xylol I, Xylol II, dann in ein Gemisch von Xylol und 96%igem Alkohol zu gleichen Teilen, dann in 96%igen Alkohol und schließlich in 85%igen Alkohol. Man verwendet hiezu am besten Färbewannen aus Glas mit Deckel, um das Verdunsten von Xylol oder Alkohol möglichst zu verlangsamen. In diese Wannen kann man die Objektträger zwischen Glasrillen aufstellen, so daß sie sich nicht verschieben. Es ist zweckmäßig, die Präparate in den ersten drei Bädern ungefähr je 5 Minuten zu belassen, dann ist das Paraffin vollständig gelöst, in den beiden letzten Alkoholen genügt ein Aufenthalt von je einer Minute¹⁾.

Aus dem 85%igen Alkohol kann das Präparat sofort in Glycerin zur mikroskopischen Untersuchung gebracht und schließlich als Dauerpräparat vollendet werden. Eventuelle Luftblasen sind durch sehr vorsichtiges, gelindes Erwärmen zu entfernen. Vorsicht ist deshalb am Platze, damit sich Querschnitte durch das Austreten der Luftblasen nicht umlegen und dann als Flächenschnitte erscheinen.

Nach dem oben über das Quellen der Höhlenpflanzen Gesagten würde es sich dringend empfehlen, jene Höhlenpflanzen oder Teile von solchen, welche der Mikrotombehandlung zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung zugeführt werden sollen, nicht als Herbarpflanzen zu behandeln, sondern in Proberöhrchen mit 30%igem Alkohol gleich nach dem Pflücken zu bringen. Am nächsten Tage aus dem 30%igen Alkohol in den 50%igen, am nächsten Tage dann in 75%igen Alkohol. Darin können sie gut ein paar Tage verbleiben, wenn man

¹⁾ Allgemeines über die Mikrotomtechnik: *J. Kisser*: Leitfaden der Mikrotechnik. Jena 1925.

sie dann gleich der weiteren Behandlung zuführen kann. Ist dies nicht möglich, dann empfiehlt sich, nach dem 75%igen Alkohol gleich die Fixierung in Eisessig-Alkohol, in dem die Präparate 12 Stunden verbleiben, um dann in absolutem Alkohol endgültig aufbewahrt werden zu können. Auf diese Weise wären die Präparate bis zur Paraffineinbettung vorbehandelt, es wäre nicht nur Zeit gespart, sondern auch das Aufquellen umgangen und die Pflanze in ihrer natürlichen Turgeszenz den Alkoholkonzentrationen zugeführt, was viel vorteilhafter ist, als sie zuerst als Herbarexemplar trocken zu halten und sie dann durch das Quellen in unnatürlicher und unvollständiger Weise turgeszent zu machen. In die Höhle würde man nur 30%igen Alkohol mitzunehmen brauchen, in mehrere Proberöhren gefüllt, auf welchen schon Etiketten vorbereitet wären, auf denen gleich nach Einbringen der Pflanze, die Pflanzenart oder, wenn sie erst bestimmt werden muß, eine entsprechende Bemerkung zu notieren wäre. Die folgende Behandlungsreihe ließe sich dann in dem jeweiligen Standquartier vornehmen.

Was die folgenden Ausführungen über Anatomie anbelangt, sei erwähnt, daß jeder Pflanze Fundort, Substrat, Pflanzengesellschaft etc. beigefügt sind, soweit dies die Aufzeichnungen *F. Mortons*¹⁾ enthalten, um einmal, wenn ein reiches Fundmaterial von Höhlenpflanzen vorliegen wird, gewisse Schlüsse auf die Auswirkung der einzelnen höhlenklimatischen Faktoren auf den Gewebebau der Höhlenpflanzen ziehen zu können. Es erschien mir auch am zweckmäßigsten, nach der Besprechung der Höhlenpflanze gleich die der Normalform anzufügen, um so den Vergleich beider klar herausarbeiten zu können. Die in den Tabellen angegebenen Zahlen sind Durchschnittszahlen aus mehreren Messungen.

Die Normalpflanzen stammen entweder in frischem Zustande aus dem Botanischen Garten Wien oder als Herbarmaterial aus dem Botanischen Institut der Universität Wien²⁾.

Die Moose.

Die mir vorliegenden Moose aus verschiedenen europäischen Höhlen sind Laubmoose, eines ein Lebermoos.

1. L a u b m o o s e.

Fissidens decipiens stammt von zwei Fundplätzen aus der Gamshöhle (1340 m Meereshöhe) auf der Schönbergalpe, Oberösterreich. Die

¹⁾ An dieser Stelle sei Dr. *F. Morton* für seine Anregung zur Bearbeitung des vorliegenden Materiales, sowie für die Überlassung dieser wertvollen Sammlung zwecks Untersuchung und für mancherlei Bemühungen, welche diese Untersuchungen förderten, herzlichst gedankt.

²⁾ Herrn Dr. *Neumayr* gebührt für seine Mühewaltung bei Entnahme von Herbarmaterial verbindlichster Dank.

Pflänzchen vom „Neuland“, welche einem kalkig-lehmigen Substrat aufsitzen, sind bedeutend besser entwickelt als die von der Höhlenausbuchtung ganz rechts, die eine sehr stark verlängerte Achse besitzen, mit sehr verkleinerten, blaßgrünen Blättchen. Sporogone sind in keinem Falle vorhanden. Die Ähnlichkeit der beiden Höhlenformen mit einem unter normalen Bedingungen aufgewachsenen Fissidens ist makroskopisch noch deutlich erhalten.

Im Mikroskop zeigt das Moosblättchen der Höhlenpflanze schmale, langgestreckte Epidermiszellen, die der Achse sind in der Form ähnlich, nur etwas breiter und kürzer. Die Blättchen sind im Querschnitt eine Zellreihe dick. Die Zellen erscheinen schwach gewölbt.

Die Zähnnchen der Moosblättchen sind sehr wenig vorspringend, gegen Basis und Spitze etwas deutlicher.

Bei der Normalpflanze sind die Stämmchen von dem gleichen Durchmesser wie bei der Höhlenpflanze, ebenso die Zellen der Stämmchenepidermis, während die Zellen der Moosblättchen mehr isodiametrisch, an manchen Stellen fast kubisch erscheinen. Auch sind die Zellwände fast doppelt so stark. An der Basis der Blättchen finden sich gefensterzte Zellen, ähnlich wie an der Epidermis der Apfelschale. Die Epidermiszellen sind im Querschnitt starkwandig und erscheinen etwas weniger vorgewölbt als die der Höhlenpflanze.

Größenverhältnisse in μ .

	Stamm- durch- messer	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Zähnnchen- breite	Dicke der Zellwand
Höhlenform .	182	83	4	8	1,66
Normalform	182	13	6	24,9	3,32
	Blättchen im Querschnitt			Rippendicke ¹⁾	
Höhlenform	8			33	
Normalform	16			66	

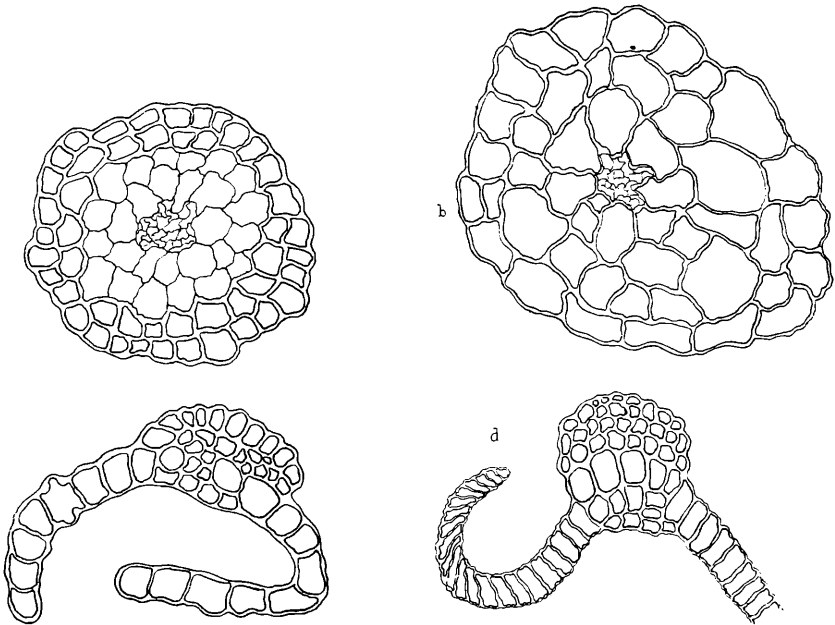
¹⁾ Diese Messung bezieht sich bei den Moosen und Farnen auf den vom Primärnerv durchzogenen Blattquerschnitt.

Auf den Schrattenkalken der Beatenhöhle am Thunersee (700 m über dem Meere) wuchsen im Umkreis einer elektrischen Lampe kleine Pflänzchen von *Tortula muralis*. Makroskopisch ähneln sie vollständig der Normalpflanze. Ihre Blättchen erscheinen hellgrün. Die Dimensionen im Stämmchen und Blattquerschnitt sind bei der Höhlenform geringer, wie die unten vorgeführten Messungen im Mikroskop beweisen. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß das Stämmchen der Höhlenform aus kleineren und am Rande mehr dickwandigen Zellen aufgebaut

ist, als das normale. Bei dem Blättchenquerschnitt ergibt sich eine größere Anzahl mehr länglicher, dünnwandiger Zellen.

Ein Unterschied zeigt sich auch in den Zellgrößen. Die Epidermiszellen der Höhlenpflanze sind kleiner.

Abb. 1.



Tortula muralis. Stämmchen quer. 896fach vergr.

a Stämmchen der Höhlenform, quer; b Stämmchen der Normalform, quer; c Blatt quer der Höhlenform; d Blatt quer der Normalform.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Blattdicke ¹⁾	Rippen- dicke
Höhlenform .	49	19,13 ²⁾	9,8	29	66
Normalform .	52	33,16	16,9	32	70

¹⁾ Diese Messung bezieht sich stets nur auf den Blattquerschnitt an Stellen ohne Gefäßbündel.

²⁾ Die zweite Messung der Zelllänge bezieht sich auf Zellen, mehr gegen die Mitte und den Rand der Blattspreite.

Die Zellen der beiden Formen sind mehr gestreckt gegen die Blattmitte zu, eine Erscheinung, welche ich auch bei Blättern von Blütenpflanzen beobachten konnte. Auch bei diesem Moose sind die Epidermiszellen nach außen schwach papillös.

Die Blattrippen lassen xylem- und phloemartige Teile unterscheiden und sind bei Höhlen- und Normalform deutlich ausgebildet, nur daß die Höhlenform einen geringeren Gefäßbündelquerschnitt aufweist, da sie weniger Gefäße und weniger mechanische Elemente bei diesen führt. Es ist interessant festzustellen, daß die Höhlenform, die ihr Wachstum nur der elektrischen Lampe verdankt, welche bei dem Besuche der Höhle leuchtet, relativ geringe Abweichungen von der Normalform zeigt. Es wäre sehr interessant zu erfahren, wie lange die Lampe im Tag leuchtet, wie stark sie ist und welchen Lichtgenuß sie dem Moose ermöglicht.

Aus der gleichen Höhle und ebenfalls aus dem Umkreis einer elektrischen Lampe stammen Pflänzchen von *Tortella tortuosa*, welche im Vergleich zur Normalpflanze sehr zart erscheinen und ungefähr ein Viertel so hoch sind. Die sehr verkleinerten Blättchen haben blaßgrüne Färbung. Es handelt sich hier um eine auffallend zarte Schattenform, was auch in der Anatomie deutlich zum Ausdruck kommt.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Blattdicke	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen
Höhlenform .	166	11	33	33,16, 8	9,8, 8
Normalform .	166	16	83	49,13	8,6

Am auffallendsten ist der Unterschied in der Rippendicke. Die Blattrippen der Höhlenform sind sehr reduziert, sie bestehen meist nur aus drei Zellreihen, während die der Normalform deutlich Xylem- und Phloemteile erkennen lassen. Die Epidermiszellen der Blättchen sind je nach ihrer Lage von verschiedener Länge und bei den beiden Formen in ihrer Länge differenziert. Die Zellen beider Formen sind sehr deutlich papillös, mit meist zwei Papillen. Es ist merkwürdig, daß dieses Moos viel mehr reduziert erscheint, als *Tortula*, obwohl es auch dem Umkreis einer elektrischen Lampe entstammt. War es die gleiche Lampe, die beiden Moosen schien, oder war es eine schwächere, die nur kürzere Zeit leuchtete, oder war *Tortella* in größerer Entfernung von der Lampe? Das alles wäre genauestens zu untersuchen. Liegt vielleicht der große Unterschied in der Entwicklung beider Moose, wenn die Lebensbedingungen die gleichen waren, in dem Grade der Anpassungsfähigkeit des Plasmas? Diese beiden Moose zeigen deutlich, wie überaus subtil das Plasma auf seine Lebensbedingungen reagiert, daher mußte man bei dem Einsammeln solcher Pflanzen ihre Lebensbedingungen genau vermerken, wie: durchschnittliche tägliche Beleuchtungsdauer, Entfernung der Rasen von der Lampe, Anzahl der Lampen und etwaige besondere Beobachtungen.

Encalypta contorta ist ebenfalls im Umkreis einer elektrischen Lampe in der Beatenhöhle gewachsen. Es bildet im Vergleich zu den beiden anderen gut entwickelte Rasen, erscheint aber mit der Normalform verglichen, bedeutend schwächer beblättert und von verlängerter Achse.

Der Rasen ist bräunlich, nur an den Spitzen grünlich.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Rippen- dicke	Blattdicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen
Höhlenform	247	71	23	33	16
Normalform	249	61	24	33,16	13,8

In diesem Falle zeigt die Höhlenform in der Rippendicke größere Werte. Die Blattdicke ist bei der Normalform größer. Die Epidermiszellen der Höhlenform sind größer als die der Normalform, eine Erscheinung, die bei den Schattenformen von Anthophytenblättern fast immer zu beobachten ist. Während das Blatt der Normalform längliche und kürzere Epidermiszellen aufweist, ist das der Höhlenpflanze mehr aus länglichen Zellen aufgebaut. Die Gewebe der Blattrippen der Höhlenform führen mehr mechanische Elemente als die Rippen der Normalform. Die Blättchen sind bei beiden Formen eine Zellreihe dick, die Zellwände an der Außenseite deutlich papillös.

Encalypta contorta hat sich nach dem Gesagten im elektrischen Licht gut entwickelt.

In der Beatenhöhle wuchs ferner im Umkreis einer elektrischen Lampe *Oxyrrhynchium praelongum* f. *schistostegoides*. Es bildet auf den Schrattenkalken kaum sichtbare, bräunliche Pflänzchen aus, welche, verglichen mit der Normalpflanze, sehr stark reduziert erscheinen, sowohl im Stämmchen als auch im Blattbau. Auch die Anzahl der Blättchen ist sehr verringert.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Rippen- dicke	Blattdicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Dicke der Zellwände
Höhlenform	132	43	16	74	16	1
Normalform	265	41	9	91	8	3

Es fällt hier auf, daß die Höhlenform etwas stärkere Rippen besitzt sowie kürzere und breitere Epidermiszellen. Das Stämmchen ist allerdings schwächer. Vielleicht müssen die etwas stärkeren Rippen und

die im Querschnitt ein wenig dickeren Blättchen den Moosen einen gewissen Halt gewähren. Die Zellwände der Normalpflanze sind bedeutend dicker als die der Höhlenpflanze, ihr Lumen ist kleiner. Die Normalform besitzt deutliche Blättzähnen, bei dem Höhlenmoos konnte ich keine beobachten.

Bedeutend besser entwickelt ist *Isopterygium depressum*, ebenfalls aus der Beatenhöhle und im elektrischen Lichte gewachsen. Es zeigt gegenüber der Normalpflanze stark verlängerte Achsen und verkleinerte Blättchen von hellgrüner Färbung.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt (oval)	Rippen- dicke	Blattdicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen
Höhlenform	182 $\times$ 86	13	13	66	6
Normalform	265 $\times$ 149	16	16	96	16

Das Stämmchen der Normalpflanze ist bedeutend stärker als das der Höhlenform. Nach den beiden Messungen des Querschnittes handelt es sich um ovale Stämmchen. Die Blättchen sind dicker, die Zellen größer. Rippen treten bei beiden Formen nicht hervor. Die Epidermiszellen sind länglich-schmal mit spitzen Enden.

Ein ziemlich gut entwickeltes *Isopterygium* findet sich auch in der Rötelseehöhle (850 m Seehöhe) am Erlafkogel. Es wächst dort auf kalkiger Unterlage in Gesellschaft mit *Amblystegiella* und *Pedino-phyllum*. Verglichen mit der Normalpflanze ist es nur wenig zarter.

In der Umgebung mehrerer elektrischer Lampen wuchs in der Hermannshöhle in Rübeland (Harz) *Bryum capillare*, eine überaus zarte Schattenform mit verlängerten Stämmchen, sehr schwacher Beblätterung und von bräunlicher Farbe.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt (oval)	Rippen- dicke	Blattdicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen
Höhlenform	179 $\times$ 11,6	83	24	66	19
Normalform	249 $\times$ 99,6	132	24	73	13

Dieses Moos hat bei beiden Formen längliche Zellen, kubische treten nirgends auf. Die Stämmchen sind wie bei dem vorigen Moos oval; Stammdurchmesser und Rippendicke sind bei der Höhlenform bedeutend reduziert, auch die Epidermiszellen kleiner in ihren Ausdehnungen.

Mniobryum albicans stammt in gut ausgebildeten hellgrünen Exemplaren, welche der Normalform sehr ähneln, aus einem Bergwerksstollen von St. Lorenzen in Steiermark und wuchs dort auf Serpentin. Ein ziemlich dichter, hellgrüner Rasen, dessen Einzelpflänzchen aber viel zarter und länger sind als die Normalform, wurde einer kleinen Sandsteinhöhle bei Lode, nördlich Wenden, entnommen. Er fand sich dort auf der von Quellwasser durchfeuchteten Wand. Die Stämmchen des Höhlenmooses enthalten einen rostroten Farbstoff, die der Normalpflanze nicht. Die Epidermiszellen sind bei beiden Formen länglich und schwach papillös. An den Blattspitzen sind Zähnchen ausgebildet, welche bei der Höhlenform in Zahl und Größe verringert erscheinen.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Rippen- dicke	Blattdicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Zähnchen- breite
Höhlenform	132	54	19	83	16	6
Normalform	215	83	33	83	16	9

Aus den Zahlen ist ersichtlich, daß der stärkste Unterschied bei den Stämmchen, der Rippen- und Blattdicke zu finden ist, während die Epidermiszellen von den gleichen Dimensionen sind.

In der Gamshöhle fand sich eine extreme Schattenform von *Pedinophyllum interruptum*, welche, verglichen mit der Normalpflanze, nicht mehr viel Ähnlichkeit mit dieser besitzt. Etwas besser entwickelt ist der *Pedinophyllum*-Rasen aus der Rötelseehöhle am Erlafkogel, vergesellschaftet mit *Isopterygium*, wie oben bereits erwähnt. Achse und Blättchen der Kümmerform sind überaus zart und klein.

Größenverhältnisse in μ .

	Stämmchen- querschnitt	Blattdicke	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen
Höhlenform	83	16	33	13	9
Normalform	199	16	34	13	6

Nach diesen Zahlen sind die Stämmchen der Höhlenform bedeutend zarter, die anderen Dimensionen ziemlich gleich. Erwähnt sei noch, daß bei der Form von der Rötelseehöhle, welche ungleich besser entwickelt ist als die Kümmerform aus der Gamshöhle, die Epidermiszellen der Blättchen isodiametrisch erscheinen, da ihre Messungen der Länge und Breite nach 16 μ betragen. Auch sind die Zellwände bedeutend stärker als bei der Kümmerform, nämlich 6 μ , bei letzterer nur 3 μ . Die Zellwanddicke der Normalform beträgt 4 μ . Hier liegt der interessante

Epidermiszellen sind bei manchen Höhlenformen wenig größer als bei der Normalform und meist papillös. Erst bei den hochentwickelten Blütenpflanzen wird die Vergrößerung der Epidermiszellen, welche bei den Moosen nur angedeutet erscheint, ein durchgreifendes Merkmal der Schattenform. Daß im Verlaufe der Blattrippe und an den Stämmchen die Epidermiszellen langgestreckt sind, ist eine Tatsache, welche bei Höhlenform und Normalform gesetzmäßig auftritt und welche sich auch bei den hochorganisierten Pflanzen verfolgen läßt. Die Blättchen werden bei der Höhlenform schmaler, häufig verschwinden sie ganz. Deutliche Grünfärbung zeigen meist die Blättchen an der Stammspitze. An der Hand eines größeren Fundmaterials wird noch mehr das bei der Höhlenpflanze ganz besonders scharf ausgeprägte Ökonomieprinzip geltend werden. Die Höhlenpflanze spart mit Material, wo immer nur möglich. Dieses Prinzip tritt bei den Blütenpflanzen noch viel schärfer hervor als bei den Moosen, wie der betreffende Abschnitt darlegt.

2. Farne.

Die den Höhlen entstammenden Farne gehören der Familie der Polypodiaceen an.

Cystopteris fragilis liegt in einem sehr zarten Exemplar aus der Eisgrubenhöhle (1400 m) am Krippenstein vor. Es wuchs dort auf hellgelbem Höhlenlehm, vergesellschaftet mit *Mnium orthorhynchium*. Die einzelnen Wedel sind weniger gefiedert und bedeutend zarter. Die Fiedern I. Ordnung halten größere Abstände, die ganze Pflanze ist viel blässer und scheint etioliert zu sein. Ebenso zart ist die Hauptachse, welche nicht aufrecht steht, sondern infolge ihrer Zartheit auf dem Boden liegt. Die einzelnen Abschnitte des Wedels erscheinen größer und sind weniger an Zahl. Sori finden sich nirgends vor.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	16	50	20	23
Normalform	126	99	33	24

Wie aus der Aufstellung ersichtlich, liegt der Hauptunterschied in der Breite des Wedelquerschnittes. Die Fiederchen des Höhlenfarnes zeigen im Mikroskop nur die beiden Epidermen und eine Reihe Parenchym, von Palisadengewebe ist nichts zu beobachten. Die Gewebereduktion ist also eine sehr starke. Die Epidermiszellen sind nach außen vorgewölbt. Sie sind stark gebuchtet und länglich bei beiden Formen. Die

Spaltöffnungen sind relativ groß und liegen nicht tiefer als die Epidermiszellen.

Im Umkreis einer elektrischen Lampe fanden sich auf den Schrattenkalken in der Beatenhöhle Spuren von *Cystopteris fragilis* sowie auch ein ausgewachsenes Prothallium dieses Farnes. Die Fiederchen besitzen sehr lange Epidermiszellen bis zu 199μ und 49μ breit. Auf 1 mm^2 entfallen 20 Spaltöffnungen. Im Querschnitt erscheinen sie in gleicher Weise reduziert wie die Wedelchen aus der Eisgrubenhöhle. Im Prothallium, das im Querschnitt 66μ dick ist, konnte ich deutlich Archegonien beobachten, doch waren die einzelnen Zellen, wie Halszellen, Bauchkanalzellen usw. in ihrer Zahl sehr reduziert, oft gar nicht sichtbar. Auch die kugeligen Antheridien fand ich vor, so wie das myzelführende Gewebe des Prothalliums, leicht kenntlich an den ovalen, dunkelbraun gefärbten Sporen des Pilzes. Leider konnte ich kein normales Prothallium zum Vergleich untersuchen. Es scheint sich aber auch hier um Reduktion in der Zellmasse zu handeln.

Nephrodium Robertianum liegt in einer Kümmerform aus der Rötelseehöhle (850 m über dem Meere) am Erlafkogel vor. Es wuchs dort auf Höhlenlehm und Kalk, vergesellschaftet mit *Asplenium trichomanes*, *Oxyrrhynchium praelongum* und *Conocephalus conicus*. Die obersten Fiederchen sind ganzrandig, die mittleren tief gezähnt, die untersten tief gefiedert. Die Wedel sind von zarter Konsistenz, ebenso die Achse. Nirgends Spuren von Sori. Die Höhlenform ist blässer als die Normalform.

Das Mikroskop zeigt auch hier wieder eine starke Reduktion der Gewebe und vorgewölbte Epidermiszellen. Die Rippen lassen deutlich Xylem und Phloem unterscheiden, sowie starkwandige mechanische Zellelemente, welche aber bei der Höhlenform in viel geringerer Anzahl vorhanden sind als bei der Normalform.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Rippenbreite im Querschnitt
Höhlenform .	33	132	33	66
Normalform	83	132	33	132

Aus diesen Zahlen geht deutlich die Reduktion des Wedelchens und der Gefäße hervor, daher die große Zartheit des Höhlenfarnes.

Ein Fund von *Polystichum lobatum* rührt aus der Lämmermayrhöhle (732 m) am Mittagskogel her. Die Lichtmenge betrug $1/450$. Der

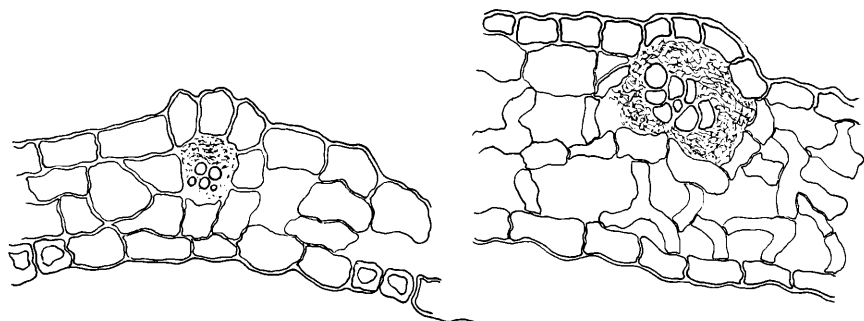
Farn ist nur ganz blaßgrün, etioliert und sehr zart in Achse und Wedelchen. Die Zahl dieser ist sehr gering.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Spalt- öffnungen auf 1 mm ²
Höhlenform	49	66	215	24	—
Normalform	166	166	107	33	28

Die Zellmasse des Wedelchens ist sehr reduziert. Außer den beiden, in ihren Zellen stark vorgewölbten Epidermen finden sich nur 1 bis 2 Reihen Parenchym. (Abb. 2.) Die Gefäßstränge sind deutlich aus-

Abb. 2.



Höhlenform.

Normalform.

Polystichum lobatum. Wedel quer. 896fach vergr.

geprägt, doch in den mechanischen Elementen stark verringert. Die Epidermiszellen sind bei der Höhlenform bedeutend mehr gestreckt. Auffällig ist das vollständige Fehlen von Spaltöffnungen, welche bei der Normalform ziemlich reichlich und in ziemlicher Größe vorhanden sind.

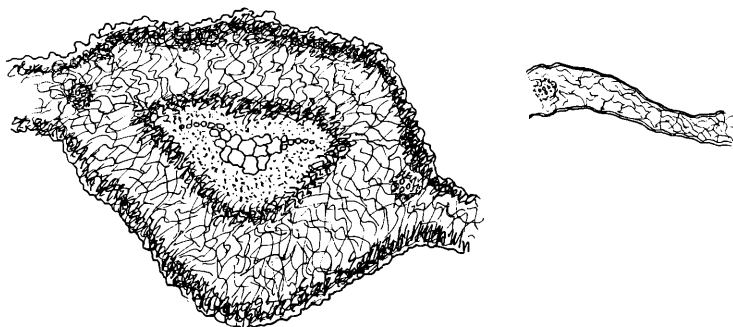
Unter dem gleichen Lichtgenuß in der gleichen Höhle wuchs *Phyllitis scolopendrium*. Auch in der Rötelseehöhle am Erlafkogel entwickelte sich an der rückwärtigen Algenwand auf Lehm, vergesellschaftet mit *Cyanophyceen* der gleiche Farn bei 10,9° C Bodentemperatur und relativer Lichtmenge von 0,001163. Es handelt sich in beiden Fällen um die stationäre Jugendform, wie sie in den Höhlenpflanzen von *Morton-Gams*, Seite 99, abgebildet erscheint. Aus dem Bild ist die große Reduktion des Wedels makroskopisch sofort erkennbar. Auch das Mikroskop zeigt eine starke Massenverringernung an, besonders bei den Gefäßsträngen. (Abb. 3.)

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform .	99	166	99	42	9
Normalform	166	830	99	49	12

Die Epidermiszellen sind vorgewölbt, das Parenchym ist sehr verringert, bei den Gefäßen die mechanischen Zellelemente. Die Spaltöffnungen sind gut entwickelt, bei der Normalform ist Rosettenbildung im Nebenzellapparat sichtbar, bei der Höhlenform nicht. Beide Farne besitzen stark gebuchtete Epidermiszellen, die wie die Elemente eines Zusammenlegebildes ineinander greifen.

Abb. 3.



Normalform. Höhlenform.
Phyllitis scolopendrium. Wedel quer. 114fach vergr.

In gut entwickelten Exemplaren ist *Asplenium ruta muraria* aus der Nischenhöhle an der Solenleitung Hallstatt-Gosaumühle vorhanden, auf Dachsteinkalk vegetierend. Der Farn hat vergrößerte Wedelchen, verglichen mit der Normalform, sowie verlängerte und zartere Hauptachsen.

Größenverhältnisse in μ .

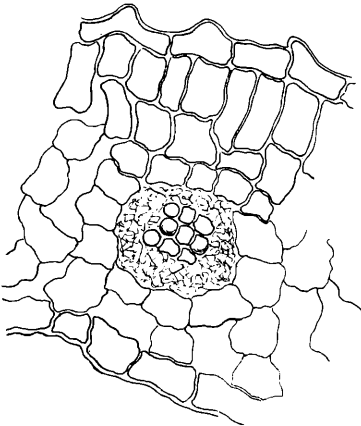
	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform .	66	99	215	33	17
Normalform	298	332	116	33	95

Auch hier wieder starke Reduktion in der Zellmasse des Wedelchens, besonders bei den Gefäßen. (Abb. 4.) Die Epidermiszellen sind bei

der Höhlenform nicht nur länger, sondern auch bedeutend mehr gebuchtet, fast zerschnitten. Sie bilden um die Spaltöffnungen Rosetten, was bei der Normalform nicht der Fall ist. Hier sind die Epidermiszellen auch nicht so stark gebuchtet, sie erscheinen bloß gewellt. Die Zellen des Höhlenfarnes sind stark vorgewölbt.

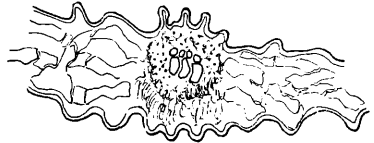
Nun zu dem eigentlichen Höhlenfarn, wie ihn *Morton* bezeichnet, *Asplenium trichomanes*; vorliegend in einer Jugendform aus der Lämmermayrhöhle. Die Lichtmenge betrug $1/450$. Die Farne sind sehr arm an Fiederchen, diese sind auch bedeutend kleiner als bei der Normalform.

Abb. 4.



Normalform.

Asplenium ruta muraria. Wedel quer. 896fach vergr.



Höhlenform.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²	Stämmchen- durch- messer
Höhlenform	99	149	166	33	11	232
Normalform	107	116	132	49	35	498

Dieser Farn gleicht die Reduktion der Blattmasse durch stärkere Gefäßstränge aus, welche einen größeren Durchmesser aufweisen als die des Normalfarnes. Vielleicht bedeutet dies bereits eine besondere Anpassung an das Höhlenleben. Die Epidermiszellen sind länger und schmaler als bei der Normalform, der Querschnitt der Achse ist erheblich kleiner als der des normalen Farnes.

Asplenium viride kommt in Funden aus mehreren Höhlen vor. Ein Pflänzchen mit verlängerter Spindel und entfernt stehenden Fiederchen

von zarter Textur stammt aus der Rötelseehöhle am Erlafkogel, wuchs dort auf kalkigem Lehm, vergesellschaftet mit *Conocephalus conicus*, *Phyllitis scolopendrium* und *Oxyrrhynchium praelongum*. Ein fast noch zarteres Exemplar wurde der Nischenhöhle 2 ober dem Hirschkessel bei Hallstatt entnommen, wo es auf Dachsteinkalk gedieh. Ein etwas besser entwickelter Farn mit großen Fiedern von dünner Textur wuchs bei einem Lichtgenuß von $i = 0,001039$ in der Gamshöhle am Westhang des Hirschberges. Der Farn aus der Nischenhöhle in der Mühlbachhöhle zeigt bei relativ bester Entwicklung, vergrößerte Fiederchen von sehr zartem Bau, eine Erscheinung, die auf Lichtmangel weist und welche bei allen 4 Formen in größerem oder geringerem Grade auftritt.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	83,29	132,49	132	33	nur sehr vereinzelt
Normalform	265	420	99	33	28

Auch hier wieder starke Reduktion der Blattgewebe, besonders bei den Gefäßsträngen. In den Fiederchen keine Andeutung von Palisaden, auch das Parenchym sehr verringert. Die gewölbten Epidermiszellen des Höhlenfarnes erscheinen bedeutend verlängert und stärker gebuchtet als bei dem Normalfarn, bei welchem sie kürzer und mehr gewellt sind.

Ceterach officinarum, welcher in einigen gut entwickelten Formen mit zarten, etwas vergrößerten Fiederchen vorliegt, wuchs auf Lehm über Kreidekalk in der Pta. Ferkanjo, Insel Arbe. Im Vergleich zur Normalpflanze sind die schuppenartigen Trichome der Blattunterseite in geringerer Anzahl vorhanden.

Größenverhältnisse in μ .

	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	132	166	99	33	45
Normalform	166	332	166	33	46

Wieder das gleiche Bild der Reduktion in Blattmasse und Gefäßbündel. Sehr auffallend ist, daß die Palisadenzellen, welche der Normalfarn besonders deutlich entwickelt, bei der Höhlenform gar nicht zur Ausbildung gelangt sind. Die vielzelligen schuppenartigen Trichome der Blattunterseite und des Stengels sind beim Höhlenfarn in ihrer Zell-

wand sehr reduziert, welche bei der Normalform sehr stark ist und auch die Mittellamelle deutlich unterscheiden läßt. Die Zellwände sind mit dunkelbraunem Farbstoff tingiert, welcher bei dem Höhlenfarn blässer erscheint.

Aus der gleichen Höhle der Insel Arbe liegen mehrere Exemplare von *Adiantum capillus veneris* vor. Sie alle wuchsen 3 m vom Höhleneingange auf Lehm über Kalk. Ein Exemplar ist eine ausgesprochene Kümmerform mit wenigen und kleinen Fiederchen, während die anderen eine die Zahl des normalen Farnes nicht erreichende aber immerhin große Anzahl von Fiedern tragen, die, als ein Zeichen von Lichtmangel, sehr stark vergrößerte Spreiten von zarter Konsistenz aufweisen.

	Querschnitts- dicke des Wedels	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²	Querschnitt der Wedel- achse
Höhlenform	24, 16	49, 33	265	49	2	697 × 232
Normalform	33	83	182	25	23	913 × 564

Die erste Messung von Querschnitts- und Rippendicke der Höhlenform bezieht sich auf die stark vergrößerten Fiederchen, die zweite auf die der Kümmerform, welche auch in den Geweben kleiner dimensioniert erscheint.

Eine starke Reduktion im Vergleich zur normalen Pflanze zeigt der Querschnitt durch die Gefäße des Fiederchens. Die Epidermiszellen der Höhlenpflanze sind erheblich größer als die des Normalfarnes. Die Anzahl der Spaltöffnungen ist auf ein Mindestmaß eingeschränkt, eine bei den Höhlenformen häufig zu beobachtende Erscheinung.

Der Querschnitt der Wedelachse ist in Gefäßen und Parenchym stark reduziert und erscheint bei der Höhlenform länglich. Die beim Stengel des Normalfarnes mäßig stark angedeutete Rinne ist beim Höhlenfarn stark übertrieben, so daß der Querschnitt fast die Form eines länglichen, schmalen Dreieckes erhält.

Durchschnittswerte der gemessenen Größen in μ und Prozents an den Höhlenfarnen.

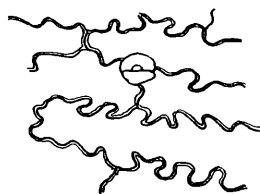
	Wedel- querschnitt	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform .	66 μ 42 %	111 μ 36 %	152 μ 121 %	33 μ 94 %	17 47 %
Normalform	156 μ 100 %	301 μ 100 %	125 μ 100 %	35 μ 100 %	36 100 %

Die Reduktion der Zellmasse ist bei den Farnen noch weiter fortgeschritten als bei den Moosen. So zeigt der Wedelquerschnitt nur 42%

der Zellmasse des normalen Wedels. Besonders stark ist die Abnahme bei den Gefäßbündelkomplexen, welche nur 36% der Stranggewebe vom Normalfarn betragen. Die Längendimension der Epidermiszellen überwiegt bei dem Höhlenfarn, die Anzahl der Spaltöffnungen sinkt bei diesem auf fast die Hälfte herab.

Übersichtlich läßt sich sagen, daß die Höhlenfarne eine starke Reduktion in der Gewebsmasse der Fiederchen aufweisen, daß sie meist keine Palisadenzellen mehr zeigen, welche bei Normalform meist deutlich entwickelt erscheinen, ferner, daß auch die Parenchymzellreihen erheblich verringert sind. Besonders stark reduziert werden die Gefäßstränge im Phloemteil und den mechanischen Elementen, sogar in der Anzahl der Gefäße selbst. Die Epidermen sind dickwandig in ihren Zellen, diese meist sehr stark vorgewölbt, zumeist mehr als bei den Normalfarnen. Die Ausdehnungen der Epidermiszellen sind häufig größere und besonders auffallend wirkt die Tatsache, daß die Epidermiszellen der Höhlenform in der Zellwand überaus stark gebuchtet (Abb. 5), ja man möchte sagen, fast eingeschnitten erscheinen, im Vergleich zur Normalzelle der Epidermis. Es bringt dies den Gedanken nahe, als würde die Festigkeit der Epidermis durch diese starke Verzahnung ganz besonders erhöht, was im Hinblick auf die Zartheit der Fiederchen vorteilhaft sein mag. Spaltöffnungen finden sich meist vor, sind gut entwickelt und zeigen keine Merkmale irgend eines Rudimentärwerdens. Trichome, wie bei Ceterach, erfahren ebenfalls in Zahl und Konsistenz eine Reduktion. Daß auch makroskopisch die Achsen dünner sind und die Fiederchen durchgehends zarter und häufig auch größer, ist eine Folge des Lichtmangels, der schon in der blässeren Farbe der Farne deutlich zum Ausdruck kommt. Auch bei den Farnen kommt in noch stärkerem Grade als bei den Moosen das Prinzip größter Materialökonomie zur Geltung.

Abb. 5.



Adiantum capillus veneris
(Arbe). Unterseite. 562fach vergr.

3. Blütenpflanzen.

Die Funde von Blütenpflanzen aus den verschiedenen Höhlen erscheinen in nachfolgender Behandlung nach dem System von *Wettstein* angeordnet. Es wäre interessant, an der Hand eines großen Pflanzenmaterials feststellen zu können, welche Pflanzenfamilien Vertreter in die Höhlen entsenden und eine so starke Änderung ihrer Lebensbedingungen ertragen und von welchen Familien sich niemals Höhlenformen vorfinden.

Aus der Familie der *Urticaceae* finden sich einige Pflänzchen von *Urtica dioica*, welche auf Lehm über Kalk bei einer Lichtmenge von $i = 0,004895$ und einer Bodentemperatur von $+10^{\circ}$ C in der Eisgrubenhöhle 4 am Krippenstein (1400 m) gewachsen waren. Die Pflänzchen sind ungefähr bis zu 8 cm hoch, tragen 3—4 hellgrüne Blättchen außer den beiden noch vorhandenen überaus zarten Keimblättchen. Sie sind im ganzen von sehr zarter Textur.

Daß die Blattmasse der Höhlenpflanze ungeheuer stark reduziert ist, zeigt der Blattquerschnitt. Von Palisaden ist nichts zu sehen, das Parenchym ist in 1 bis 2 Zellreihen ausgebildet.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke im Querschnitt ¹⁾	Gefäß- bündel- dicke ²⁾	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	13	13	107	49	38
Normalform	132	116	49	24	85

¹⁾ Diese Messung bezieht sich auf den Blattquerschnitt an Stellen ohne Gefäßbündel.

²⁾ Diese Messung bezieht sich auf den vom Primärnerv durchzogenen Blattquerschnitt.

Bei der normalen Pflanze sind 1 bis 2 Reihen Palisadenzellen vorhanden, ungefähr 3 Reihen Parenchym und nicht sehr dickwandige Epidermiszellen. Die Gefäße ragen auf der einen Seite über die Ebene der Epidermis hervor, während sie auf der Gegenseite eingezogen erscheinen, so daß der Blattquerschnitt einen bogigen Verlauf zeigt, was bei der Höhlenform nicht mehr der Fall ist. Die Epidermiszellen sind bei der Höhlenpflanze erheblich größer, eine Folge des Lichtmangels. Besonders auffällig ist das reichliche Vorkommen von Cystolithen in dem Blatt der Höhlenpflanze, auf 1 mm² 35 durchschnittlich, während das Quadratmillimeter der Normalform nur 9 Cystolithen aufweisen kann. Ein Cystolith des normalen Blattes mißt durchschnittlich 33 μ , ein solcher der Höhlenform aber 166 μ . Warum bildet das Blatt der Höhlenform nicht nur viel mehr, sondern auch viel größere Cystolithen aus, als das der Normalform? Will sich die Pflanze auf diese Weise schädlicher Stoffe entledigen? Genaue chemische Untersuchungen und Veraschungen speziell der Cystolithen der Höhlenform und eine genaue Bodenanalyse des Standortes dieser *Urtica* könnten vielleicht diese interessante Erscheinung der übermäßig starken Cystolithenbildung bei der Höhlenpflanze klären.

Die *Ranunculaceae* sind in 4 zarten Pflänzchen von *Anemone hepatica* vertreten. Diese, bis zu ungefähr 8 cm hohen Pflänzchen wuchsen in der Nischenhöhle unterhalb des Nussensees bei Bad Ischl.

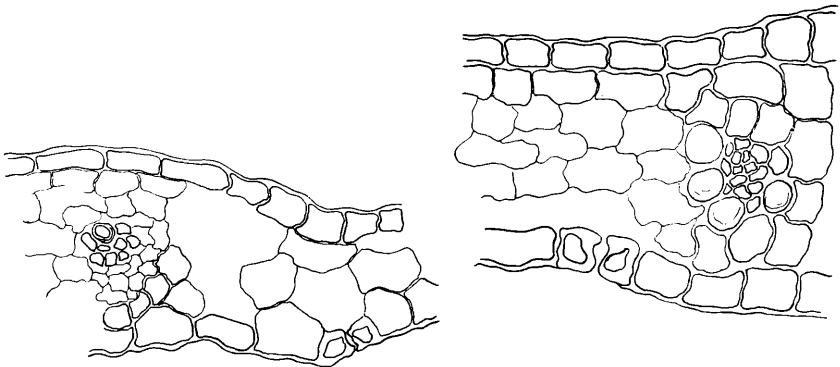
Das längste Pflänzchen hat das kleinste Blatt, das kürzeste das größte. Auch die Keimblättchen sind noch erhalten.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke im Querschnitt	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	132	157	157	58	sehr ver- einzelt
Normalform	199	199	116	45	33

Die Höhlenform besitzt starkwandige Epidermiszellen und 2 bis 3 Reihen Parenchym. (Abb. 6.) Das Blatt von *Anemone* ist von allen

Abb. 6.



Höhlenexemplar.

Normalform.

Anemone hepatica. Blatt quer. 896fach vergr.

anderen Höhlenblättern am besten im Querschnitt ausgebildet. Es kommt hier seine lederartige Konsistenz, welche auch die Lebensbedingungen der Höhle nicht ganz verwischen konnten, zum Ausdruck. Auch die Gefäßbündel sind gut erhalten. Die Epidermiszellen sind ziemlich größer als bei der Normalform, die Spaltöffnungen, welche nur vereinzelt sich finden, liegen manchmal etwas tiefer als die Epidermiszellen, eine Erscheinung, die bei Blättern von Höhlenpflanzen häufig vorkommt.

Aus der Familie der *Cruciferen* liegen aus Höhlen *Arabis alpina*, *Cardamine flexuosa* und *Lunaria rediviva* vor.

Arabis alpina wuchs unter der Aualpe ober Winkel an der Grenze der Blütenpflanzen auf Höhlenlehm über Kalk. Die Achsen der Höhlenpflanzen, welche auch 1 bis 2 Blüten ausgebildet haben, sind sehr stark verlängert und infolge ihrer Gewebsreduktion am Boden hinkriechend.

Die Beblätterung ist eine ziemlich reiche, die Blätter sind von sehr zarter Textur und sehr stark vergrößert, die Blattspreite der Höhlenpflanze ist ungefähr 15mal so groß als die der normalen.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²	Stengel- querschnitt
Höhlenform	33	33	132	33	14	42
Normalform	215	215	49	26	77	152

Bei der Normalform sind 2 Reihen langer Palisadenzellen entwickelt, durchschnittlich 49 μ lang. Die Höhlenform zeigt keine Palisaden, höchstens 2 Reihen Parenchym neben den Epidermen. Die auf einer Trägerzelle aufliegenden dreistrahligen Trichome, welche bei der Normalpflanze einer Gruppe vorgewölbter Epidermiszellen aufsitzen, finden sich in entsprechender Verkleinerung auch bei der Höhlenform, ebenfalls auf Vorwölbungen der Epidermis, anscheinend in geringerer Anzahl.

Der Stengelquerschnitt der Höhlenpflanze zeigt eine sehr starkwandige Epidermis, ungefähr 6 deutlich ausgebildete Gefäßstränge, eingebettet in ein starkwandiges Parenchym, während das Mark aus weiten, unregelmäßig großen Parenchymzellen gebildet ist, welche sehr dünnwandig erscheinen. An dem Rande des Querschnittes kann man deutlich unregelmäßige Vorwölbungen erkennen, welche Riefen entsprechen dürften. Hier und da zeigt die Epidermis des Stengels tieferliegende Spaltöffnungen im Querschnitt. Dieser macht durch die Lagerung seiner Gefäße und die starke Reduktion der Gewebe fast den Eindruck eines Querschnittes durch einen Monokotylen-Stengel, da vom Xylem nur die Leitungsbahnen ohne mechanische Elemente sichtbar sind, das Phloem ebenso reduziert ist und sich von Kambium nichts findet. Der Stengelquerschnitt der Normalpflanze besitzt ein deutlich entwickeltes reichzelliges Mark, gebildet von normalen Parenchymzellen. Die Gefäße zeigen ein normales Xylem und Phloem, dazwischen einen Kambiumring, ferner eine breite Sklerenchymscheibe und eine starkwandige Epidermis. Also auch bei der Achse die gleiche Reduktion an Zellmasse wie beim Blatt der Höhlenpflanze. Die Reduktion erfährt hauptsächlich die mechanischen Elemente, daher die übergroße Zartheit der Höhlenform gegenüber der Normalform.

In der Blattepidermis auffällig sind sehr verlängerte und stark gebuchtete Zellen bei der Höhlenpflanze, gegenüber mehr isodiametrischen, meist geradwandigen Zellen der Normalpflanze. Auch die Zahl der Spaltöffnungen erfährt eine starke Reduktion.

Ein Exemplar von *Arabis alpina* mit weniger stark verlängerter Achse, vergrößerten Rosettenblättern, stammt aus der Eisgrubenhöhle am Krippenstein (1420 m). Es wuchs auf Höhlenlehm. Das Exemplar ähnelt schon mehr der Normalform, ist zwar etioliert, aber nicht so zart wie das vorher besprochene.

Auf schwarzem Humus wuchsen in der Gamshöhle (1340 m) am Dachstein in Gesellschaft von *Chrysosplenium alternifolium*, *Urtica dioica* und *Adenostyles glabra* Pflänzchen von *Cardamine flexuosa* bei einer Bodentemperatur von $+7,8^{\circ}$ C und einer Lichtmenge von $i = 0,003297$. Die Achse ist sehr stark verlängert und die Blätter, welche weit voneinander entfernt sind, sehr vergrößert und zart.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	49	49	99	33	14
Normalform	49	66	83	16	42

Der Blattquerschnitt zeigt nur insofern einen Unterschied bei beiden Pflanzen, als die Gefäße der Normalpflanze im Querschnitt breiter erscheinen als die Epidermis, während beim Blatt der Höhlenpflanze die Gefäße nicht hervortreten. Da auch das Blatt der Normalpflanze sehr zart ist, haben beide einen gleich starken Querschnitt; hier konnte eben nichts mehr reduziert werden. Auch hier sind die Epidermiszellen der Höhlenpflanze größer, die Anzahl der Spaltöffnungen geringer.

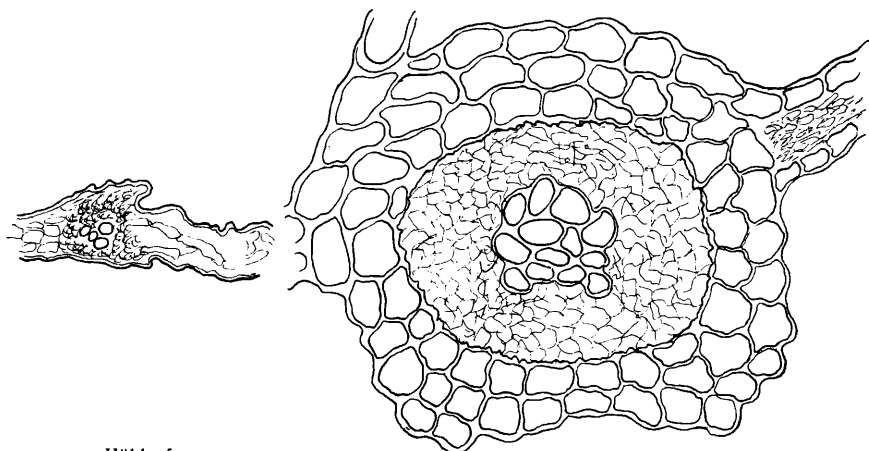
Eine überaus starke Vergrößerung der Blattspreite zeigt *Lunaria rediviva* aus der Lämmermayrhöhle bei Obertraun. Die Spreite ist 271 cm² groß, während das normale Blatt nur 59 cm² Fläche aufweist, also ungefähr den $4\frac{1}{2}$ Teil des Höhlenblattes. Die Pflanze wuchs in der Höhle auf Kalk, bei einer Bodentemperatur von $+14^{\circ}$ C und einer Lichtmenge von $i = 0,008493$ in Gesellschaft von *Adenostyles glabra*, *Lactuca muralis* und *Senecio Fuchsii*. Das Höhlenblatt ist überaus zart. Die Hauptentfaltungsstelle ist bei 12 m vom Höhleneingange. Das Blatt hat weniger Zähne und besitzt eine Träufelspitze.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	33	66	83	24	52
Normalform	83	199	33	16	135

Der auffallendste Unterschied der beiden Pflanzen zeigt sich im Querschnitt der Gefäße, welche beim normalen Blatt über die Ebene der Epidermis weit hervorragen. (Abb. 7.) Auch das Höhlenblatt ist an dieser Stelle im Querschnitt breiter, doch nur wenig. Das Mesophyll besteht aus 2 Reihen kleiner Parenchymzellen. Die Epidermis ist ziemlich starkwandig. Ihre Zellen sind bei der Höhlenform größer. Die Zellen der Oberseite sind nicht mehr gewellt und wie beim Normalblatt an den Gefäßen langgestreckt.

Abb. 7.



Höhlenform.

Querschnitt durch einen Primärnerv. Normalform, Querschnitt durch einen Primärnerv.
Lunaria rediviva. Blatt quer. 896fach vergr.

Die Familie der Violaceen ist durch *Viola biflora* unter den vorliegenden Höhlenpflanzen vertreten. Besonders auffällig sind bei allen 3 Exemplaren die überverlängerten Blattstiele. Der längste ist ungefähr 20 cm lang, die Blattspreite von normaler Größe, ebenso der Chlorophyllgehalt der Blätter.

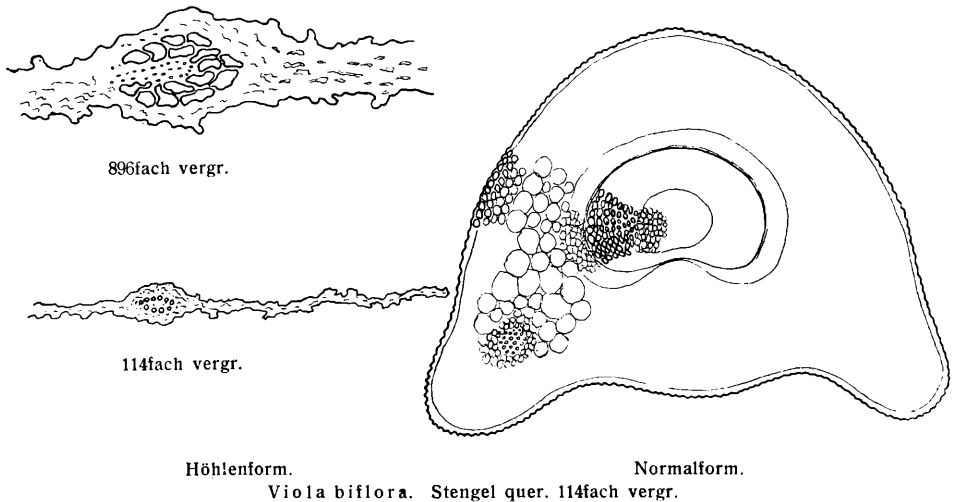
Größenverhältnisse in μ .

	Blatt- dicke	Rippen- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²	Stengeldicke
Höhlenform .	33	58	99	49	sehr ver- einzelt	149 μ durch die Gefäßbündel
Normalform .	182	249	99	33	51	1693 μ

Während das Normalblatt im Mesophyll 2 Reihen Palisaden und mehrere Reihen Parenchym zeigt, besteht das des Höhlenblattes nur aus 2 bis 3 Reihen Parenchym. Von Palisadenzellen keine Spur. Im

Parenchym eingebettet finden sich bei der Höhlenpflanze kugeligstrahlige Kristalle, welche das Normalblatt hie und da auch in Palisadenzellen führt, sonst auch im Parenchym. Die Masse der Gefäße, welche Schraubenverdickungen besitzen, ist beim Höhlenblatt reduziert, ebenso wie die Zellmasse des Stengels, dessen Querschnitt im Mikroskop eine höchst merkwürdige Ausbildung zeigt. (Abb. 8.) Er führt ein einziges Gefäßbündel, das aus Xylem und wenig Phloem gebildet ist und von einer Zone Sklerenchym umgeben wird. Daran hängt nach beiden Seiten ein Band von 2 Reihen überaus verdickter Epidermiszellen, welche nach außen vorgewölbt erscheinen und zwischen sich Spuren von starkwandigem Parenchym, vielleicht auch Xylem erkennen lassen. Dieser

Abb. 8.



Anhang ist auf der einen Seite des Gefäßbündels $879\ \mu$ lang, auf der anderen $322\ \mu$ und verleiht dem Querschnitt ein eigenartiges Aussehen. Er hat eine Breite von $49\ \mu$. Vergleicht man damit den Querschnitt durch einen normalen Blattstiel, dann findet man ein zentrales Gefäßbündel von normaler Ausbildung inmitten einer breiten Parenchymzone. Außer diesem großen Gefäßbündel ist an den beiden Enden des konvex-konkaven Stengels je ein kleineres Gefäßbündel. Die Stengelepidermis ist sehr starkwandig. Der Vergleich beider Querschnitte zeigt die enorme Reduktion der Gewebe bei der Höhlenform. Der konvex-konkave Normalstengel erscheint bei der Höhlenform fast flachgedrückt und die Epidermis zu einer Art verfestigenden Bandes gestreckt.

Die Epidermiszellen der Höhlenform sind wenig größer, die Spaltöffnungen liegen etwas tiefer.

Saxifraga rotundifolia, aus der Familie der Saxifragaceen wurde in der Gamshöhle (1340 m) auf Kalk gepflückt. Es ist ein Stück mit 3 größeren und einigen kleineren Blättern. Die Blattstiele sind stark verlängert und die großen Blätter ungefähr doppelt so groß als bei der Normalpflanze.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	33	83	166	49	sehr ver- einzelt
Normalform	119	182	132	33	85

Die Höhlenform zeigt im Blattquerschnitt starke Epidermiszellen und 2 bis 3 Reihen Parenchym. Eine Reduktion der Blätter und Gefäßbündel, eine Vergrößerung der Epidermiszellen, eine Armut an Spaltöffnungen charakterisieren die Höhlenform. Die Spaltöffnungen der Höhlenpflanze liegen tiefer als die Epidermiszellen und in Gruppen beisammen. Die Epidermiszellen sind an den Arealen ohne Spaltöffnungen größer als bei den Stomatagruppen. Es finden sich lange vielgliedrige Haare in der Epidermis.

Chrysosplenium alternifolium, aus der gleichen Familie wie die vorige Pflanze, entstammt der Gamshöhle (1340 m) auf dem Dachstein. Sie wuchs auf Humus, bei einer Lichtmenge von $i = 0,003297$, in Gesellschaft mit *Cardamine flexuosa*. *Chrysosplenium* hat stark vergrößerte Blätter mit verlängerten Blattstielen. Die Spreite des Höhlenblattes ist ungefähr 9mal so groß als das Normalblatt.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	41	74	199	66	80
Normalform	149	205	99	33	82

In Blatt- und Gefäßbündeldicke zeigt die Höhlenform eine erhebliche Reduktion.

Die Epidermis von *Chrysosplenium* erinnert sehr an die von *Saxifraga rotundifolia* durch die Gruppierung der Spaltöffnungen und die Größendifferenzierung der Epidermiszellen an Stellen mit und ohne Stomatagruppen. Die Oberhautzellen der Höhlenpflanze sind wieder größer als die der Normalpflanze. Die Zellen sind in beiden Fällen gebuchtet. Auch finden sich lange, mehrgliedrige Haare. Es ist zu er-

wähnen, daß auch die Spaltöffnungen bei der Normaloberhaut kleiner sind als die der Höhlenpflanze, welche aber auf 1 mm^2 Blattspreite fast die Anzahl des normalen Blattes erreicht.

Eine eigentümliche Kümmerform von *Lythrum salicaria* (Lythraceen) fand sich nach dem Abmähen einer sumpfigen Wiese am Brillet (Frankreich). Die Pflanze hat nur winzige Blättchen ausgebildet, die makroskopisch eher den Eindruck eines Farnprothalliums machen, denn einer Blütenpflanze.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	16	16	99	33	14
Normalform	74	464	99	36	71

Daß sich hier eine so starke Reduktion im Mesophyll zeigt, ist wohl selbstverständlich bei einer derartigen Kümmerform, ebenso daß die Gefäßstränge infolge dieser Reduktion nicht mehr über die Epidermis des verkümmerten Blattes hervorragen, wie dies in besonders markanter Weise beim Normalblatt der Fall ist. Die Epidermiszellen sind ziemlich gleich groß bei beiden Pflanzen. Das Blatt der Kümmerform weist in seiner Oberhaut Papillen auf und größere Spaltöffnungen mit einem rosettenartigen Nebenzellenapparat. Die Stomata des Normalblattes sind kleiner und liegen tiefer als die Epidermiszellen.

Im Rabenkeller (930 m) bei Hallstatt fand sich auf rotem Höhlenlehm bei einer Bodentemperatur von $+15^{\circ}\text{C}$ und einer Lichtmenge von $i = 0,04$ bis $0,02$ *Geranium Robertianum*, vergesellschaftet mit *Adoxa moschatellina*. Die beiden Pflänzchen von *Geranium* entwickelten kleinere Blätter als die Normalpflanze. Besonders die Blätter des einen Exemplares sind sehr anthokyanreich. Auch die Keimblättchen hat die Höhlenpflanze noch erhalten. Ihre Blattstiele sind nicht verlängert.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	49	49	166	33	31
Normalform	49,43	49	162	24	85

Die Querschnitte beider Formen sind ziemlich gleich breit, manchmal zeigt sogar das Normalblatt die Tendenz des Schmälerseins, wie die zweite Zahl links unten in der Tabelle andeutet. Die Epidermiszellen sind beim Höhlenblatt größer, ebenso gebuchtet wie beim nor-

malen, nur die Spaltöffnungen liegen beim Höhlenblatt etwas tiefer. Es finden sich verstreut mehrgliedrige Trichome und sehr zahlreich kugelstrahlige Kristalle, welche an manchen Stellen eine Verbreiterung des Querschnittes bedingen. Die Stomataanzahl ist bei der Normalpflanze bedeutend größer.

Von besonderem Interesse sind einige Keimpflanzen von *Geranium Robertianum*, welche eine starke Überverlängerung des Stengels zeigen und vollständig etioliert erscheinen. Ihre Länge beträgt 10—12 cm. Ja, es fanden sich auch noch längere vor, bis zu 21 cm. Sie lagen als völlig kraftlose weiße Fäden auf dem Lehm Boden der Höhle, welcher 10,8—11,8° C Temperatur hatte. Ihr Lichtgenuß betrug $\frac{1}{1504}$ des gesamten Tageslichtes. Am Blattquerschnitt durch die Höhlenkeimpflanze fällt die relativ große Breite auf. Sie wird aber sofort durch die langen, an Palisaden erinnernden Zellen erklärt, welche gleichsam die Epidermis vom Parenchym entfernt halten. Die Mesophyllmasse ist bei beiden Blättern gleich. Hier kann eben nicht mehr an Zellmasse gespart werden. Der Querschnitt mißt bei beiden 66

Die Epidermiszellen des Keimblattes der Höhlenpflanze sind isodiametrisch, nicht gewellt, während die der Normalpflanze schwach wellig erscheinen. Auch sah ich hier wieder wie im Laubblatt die Kristallkugeln, bei der Höhlenform aber nicht.

Der Querschnitt durch den Stengel der Keimpflanze ist in seiner Form den anderen Stengelquerschnitten sehr ähnlich. Er führt in der Mitte zwei Gefäße, deren mechanische Elemente in einen bandartigen Anhang zu beiden Seiten übergehen. Der Querschnitt mißt 796 μ in der Länge, 66 μ in der Breite, gemessen an der Rippe; 33 μ breit ist der bandartige Fortsatz.

Die Familie der Araliaceen ist mit einem Blatte von *Hedera helix* vertreten. Es ist etwas größer als ein Normalblatt, aber papierdünn und hat den lederartigen Charakter der Normalpflanze völlig eingebüßt.

Größenverhältnisse in μ .

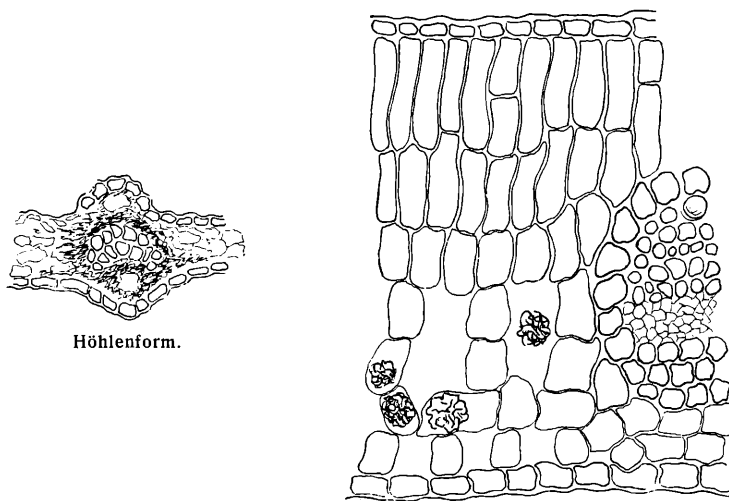
	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	66	66	49	16	104
Normalform	384	384	33	16	74

Im Mesophyll des Normalblattes kann man 3 Reihen Palisadenzellen beobachten, die zusammen 199 μ lang sind, während bei der Höhlenform keine Spur von Palisaden zu sehen ist. (Abb. 9.) Die Reduktion der Gewebe ist bei *Hedera* eine sehr starke. Die Gefäßstränge

treten nicht über die Epidermis vor. Die Epidermiszellen sind bei der Normalpflanze mehr isodiametrisch, bei beiden wellig. Um die Stomata, welche tiefer als die Epidermiszellen liegen, bilden sie Rosetten. Auffällig ist hier die größere Anzahl von Spaltöffnungen bei der Höhlenform. Die Stomata der Höhlenform messen in der Länge $29\ \mu$, die des Normalblattes $36\ \mu$.

Im Holzknechtloch (1450 m) auf dem Dachstein wuchs als äußerster Vorposten in der Höhle *Primula auricula* auf Kalk, bei einer Lichtmenge von $i = 0,02418$. Die etiolierte Pflanze hat stark ver-

Abb. 9.



Höhlenform.

Normalform.

Hedera helix. Blatt quer. 896fach vergr.

kleinerte Blättchen von zarter Textur, welche aber immerhin noch ein makroskopisch sichtbares Haarkleid besitzen.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	19	49	116	33	20
Normalform	664	747	99	43	42

Aus diesen Zahlen ergibt sich eine sehr starke Reduktion im Mesophyll der Höhlenpflanze, welche keine Palisaden aufweist, wenig verkümmerte Parenchymzellen, dafür aber stark verdickte Epidermis-

zellen. Es scheint, als würde das Blatt überhaupt nur aus 2 Epidermen bestehen und spärlichen Gefäßsträngen. Bei der Normalpflanze sind die Palisaden von bester Entwicklung. Die Epidermiszellen sind von unregelmäßiger Gestalt bei beiden Formen. Um die Stomata ist häufig Rosettenbildung. Trichome finden sich bei beiden Blättern, besonders reichlich aber am Rande der Blätter. Die Trichome sind dreizellig und enden mit einer kugeligen Zelle.

Außer *Primula auricula* liegt noch eine kümmerform von *Primula elatior* aus Mendon vor, welche eine ebenso starke Reduktion der Blattgewebe zeigt, wie *Lythrum salicaria*, ihr auch äußerlich in dieser Kümmerform ähnelt.

Die Familie der Labiaten ist durch *Lamium luteum* aus dem Rabenkeller bei Hallstatt vertreten. Zwei zarte Exemplare wuchsen auf Höhlenlehm bei einer Bodentemperatur von $+15^{\circ}\text{C}$ und einem Lichtgenuß von $i = 0,04-0,02$, vergesellschaftet mit *Adoxa moschatellina*. Beide Individuen haben sehr verkleinerte Blätter mit runden groben Zähnen. Die Spreiten sind nicht spitz auslaufend, sondern mehr rund-oval. Auch die Keimblätter sind noch erhalten.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	33	59	99	19	60
Normalform	199	348	56	16	88

Das Normalblatt hat deutlich Palisadenzellen ausgebildet, die dem Höhlenblatte gänzlich fehlen. Dieses zeigt wieder in Blatt und Gefäßstrang eine starke Reduktion. An der Oberhaut des Höhlenblattes finden sich drüsige Trichome, neben zweigliedrigen, spitz zulaufenden. Die Epidermiszellen sind bei der Höhlenform größer, Spaltöffnungen finden sich bei dieser in geringerer Zahl.

Im Höhlenlehm des Rabenkellers bei Hallstatt wuchsen mehrere Exemplare von *Adoxa moschatellina*, vergesellschaftet mit *Geranium Robertianum* und *Lamium luteum*. Die Blätter erscheinen stark vergrößert, papierdünn und fallen durch bläulichen Schimmer der Unterseite auf. Drei Exemplare haben je eine Blüte hervorgebracht.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm^2
Höhlenform	81	94	415	66	7
Normalform	74	232	175	24	21

Im Blattquerschnitt ist auffällig, daß die Normalform erheblich breiter ist im Gefäßbündelschnitt als die Höhlenform, indes das Höhlenblatt an den anderen Stellen des Querschnittes etwas breiter erscheint. Die Gefäße springen bei dem Normalblatt weit über die Ebene der Epidermis vor, beim Höhlenblatt nicht. Beide Blätter, besonders aber die Höhlenform, haben starkwandige, vorgewölbte Epidermiszellen, was den bläulichen Schimmer des Blattes erklärt. Die Spaltöffnungen liegen tiefer als die Ebene der Epidermis. Die Epidermiszellen des Höhlenblattes sind bedeutend größer als die der Normalpflanze, bei beiden Formen aber stark wellig. Bei den blütentragenden Exemplaren sind die Blätter bedeutend kleiner, auch die Epidermiszellen, welche fast die Dimensionen der normalen Zellen aufweisen. Es scheint, als würde sich die Blüte auf Kosten der Blattgröße der Höhlenpflanze entwickeln, eine Erscheinung, welche sich auch bei *Lactuca muralis* geltend macht.

Campanula cochleariifolia stammt von zwei Fundorten. Ein Exemplar aus der Rötelseehöhle am Erlafkogel (850 m), wo es auf Höhlenlehm bei 14° C Bodentemperatur und $i = 0,002779$ wuchs, in Gesellschaft von *Adenostyles glabra*, *Asplenium trichomanes* und *Conocephalus conicus*.

Ferner sind einige Stücke der Höhle in der Aualpe ober Winkl entnommen, wo sie in Höhlenlehm über Kalk vegetierten mit *Geranium Robertianum*. Alle Individuen haben stark verlängerte Achsen. Das aus der Rötelseehöhle trägt rundliche grobzähnlige Blättchen, die anderen von der Aualpe neben solchen auch schmale lanzettliche, ebenfalls gezähnte. Bei allen aber sind die Spreiten bedeutend größer als bei der Normalpflanze und sehr zart.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	29	33	116	99	28
Normalform	99	298	33	16	371

Auch hier die bekannte Reduktion in Mesophyll, Gefäßbündeln und Stomataanzahl.

Während der Stengel der Normalpflanze 830 μ Durchmesser hat, zählt der der Höhlenform 498 μ und erscheint, wie ich dies schon bei den *Arabis alpina*-Stengeln erwähnt habe, besonders im Sklerenchym und Parenchym stark reduziert, auch in den Gefäßbündeln. Dadurch wird das Kriechen des Höhlenstengels am Boden ohneweiters verständlich. Die Reduktion der Gewebe geht hier noch weiter als bei *Arabis*, nur der Sklerenchymring ist etwas besser ausgebildet als dort. Die Epidermis-

zellen der Höhlenform sind bedeutend größer und buchtig gewellt, während die kleinen der Normalform mehr gerade verlaufende Wände besitzen. Auffallend ist die große Differenz in der Anzahl der Stomata.

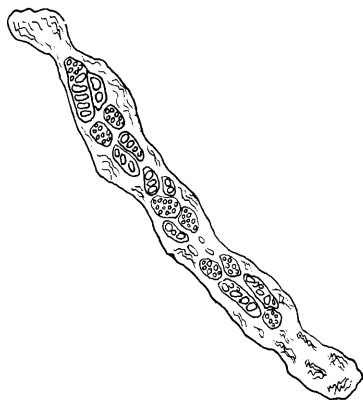
Aus der Nischenhöhle unterhalb des Nussensees bei Ischl stammen 2 Exemplare von *Tussilago farfara* mit überverlängerten Achsen, sehr kleinen und etwas größeren Blättern, deren Haarfilz geringer ist als bei der normalen Pflanze.

Größenverhältnisse in μ .

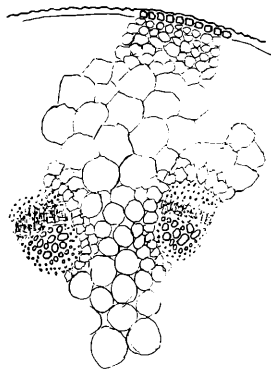
	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²	Stengel- querschnitt
Höhlenform	19	66	49	16	57	282
Normalform	199	813	66	24	85	1178

Das Normalblatt besitzt drei Reihen von Palisaden, das Höhlenblatt nicht eine. Schon aus den Zahlen ergibt sich die starke Reduktion

Abb. 10.



Höhlenform.



Normalform. Ungefähr $\frac{1}{4}$ des ganzen Querschnittes.

Tussilago farfara. Stengel quer. 47fach vergr.

der Gewebe, ganz besonders um die Gefäßbündel, bei welchen die Sklerenchymscheide bedeutend verringert ist. Ein Teil der Festigung wird von einer sehr starkwandigen Epidermis übernommen. Auch die Anzahl der Gefäße selbst ist bedeutend verringert. Das Normalblatt hat durchschnittlich 15 Gefäße im Xylem, das Höhlenblatt aber nur drei.

Eine ebenso starke Reduktion zeigt der Stengel. (Abb. 10.) Während bei dem Normalstengel die Gefäßbündel in Gruppen in dem Stengelparenchym verteilt erscheinen und deutlich jede Gewebsdifferen-

zierung im Bündel erkennen lassen, ist zuerst schon auffällig, daß der Querschnitt des Höhlenstengels sich schmal und gestreckt darstellt und daß in ihm die Gefäßbündel der Länge nach angeordnet erscheinen und von einem Sklerenchymband umschlossen sind, das an beiden Seiten einen ähnlichen, aber nicht so übertrieben langen Anhang bildet, wie wir dies beim Stengel von *Viola biflora* beobachten konnten.

Die Epidermiszellen sind bei der Normalform größer, eine seltene Erscheinung. Der Haarbelag besteht bei beiden Formen aus schlangenartigen Haaren, ist aber bei der Höhlenform weniger dicht.

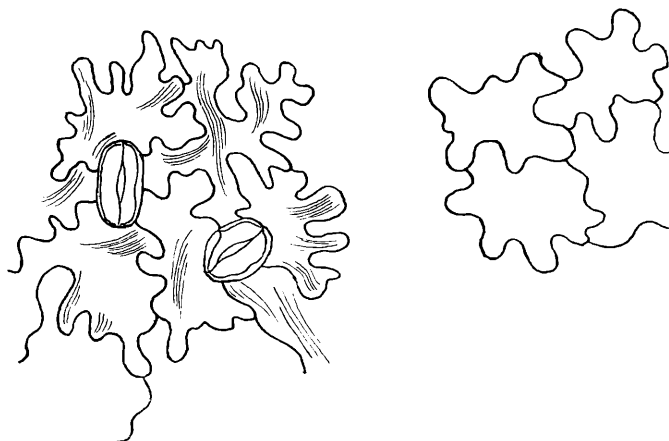
An der Rückwand der Nischenhöhle (1370 m) ober der unteren Schönbergalpe fand sich ein Blatt von *Adenostyles glabra*. Es ist ungefähr dreimal so groß als ein normales und besitzt bedeutend mehr Zähne und feinere als das Normalblatt. Auch ist es von sehr feiner Textur.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	58	58	116	23	31
Normalform	66	232	149	33	28

Die Zahlen besagen auch hier eine starke Reduktion in der Blattmasse. Die Epidermiszellen sind wie bei *Tussilago* größer bei der Normal-

Abb. 11.



Unterseite. Oberseite.
Adenostyles glabra (Höhlenexemplar). 806fach vergr.

form (Abb. 11), welche auch etwas weniger Stomata pro Quadratmillimeter zeigt.

Aus der Lämmermayrhöhle (732 m) bei Obertraun stammen Exemplare von *Lactuca muralis*. Sie wuchsen auf Kalk bei einer Bodentemperatur von $+13^{\circ}$ C und einem Lichtgenuß von $i = 0,008493$, vergesellschaftet mit *Lunaria rediviva*, *Adenostyles glabra* und *Senecio Fuchsii*. Die Blätter sind gut entwickelt und lassen mehr Abschnitte erkennen als das normale Blatt. Auch sind die Blattstiele der Höhlenform verlängert.

Ein Exemplar brachte kleine Blüten hervor und dieses Stück bildete interessanter Weise unter dem Blütenstand drei große, schmale, lanzettliche Blätter aus, die voneinander ziemlich entfernt inseriert sind. Das unterste dieser drei und zugleich das längste mißt 15 cm in der Länge. Unter diesem erst findet sich das typische grob eingeschnittene Blatt mit bedeutend weniger Zähnen am Blattrand. Es ist so *Lactuca* wieder ein Beispiel für die Verminderung der Gesamtblattfläche einer Pflanze, mutmaßlich zugunsten der Blütenbildung. In den Achseln der Blätter sind ebenfalls Blüten inseriert.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	16	66	83 ¹⁾ , 116	16 ¹⁾ , 24	25
Normalform	49	166	76 ¹⁾ , 99	33 ¹⁾ , 41	120

¹⁾ Die erste Zahl des Feldes bezieht sich auf das schmale Blatt gegen das Achsenende der Pflanze, die zweite auf das schrotsägeförmige Blatt.

Neben der Reduktion der Blattmasse ergibt sich aus den Zahlen die interessante Tatsache, daß die Epidermiszellen des stark gezähnten Laubblattes größer sind als die des schmalen Blattes knapp unter dem Blütenstand. Das gilt sowohl für das Höhlenblatt als auch für das normale Blatt. Im allgemeinen sind die Epidermiszellen des Höhlenblattes länger.

Eine noch stärkere Reduktion sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch zeigt *Cicerbita muralis* (= *Lactuca muralis*) von der Höhle unter der Aualpe. Es wuchs an der Grenze der Blütenpflanzen auf Höhlenlehm über Kalk. Die Blätter dieses Exemplares erinnern makroskopisch in ihrer Form an Blätter von *Hedera helix* und sind von ungemein zarter Textur. Die Pflanze zeigt auch noch die beiden Keimblättchen. Die Blattmasse ist noch mehr reduziert als bei der vorigen Pflanze, mißt sie doch im Querschnitt nur höchstens 16 μ , an den Gefäßquerschnitten ungefähr 19 μ . Auch die Epidermiszellen dieser Höhlenpflanze sind größer als die der vorigen.

Der Stamm der Monokotylen ist durch zwei Arten unter den Höhlenpflanzen vertreten. Es ist *Paris quadrifolia* und *Poa nemoralis*.

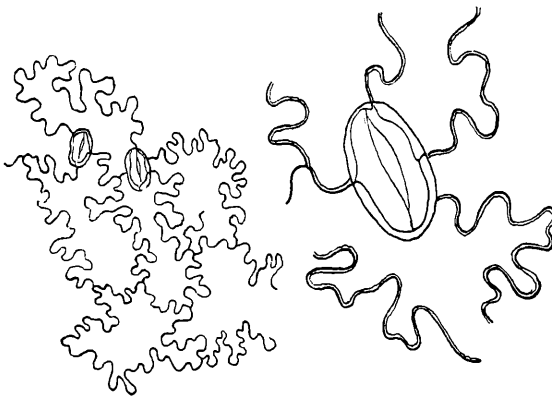
Paris quadrifolia fand sich in der Nischenhöhle 1 ober dem Hirschessel bei Hallstatt und wuchs auf Dachsteinkalk. Es hat nur drei Blättchen ausgebildet von ungefähr $1\frac{1}{2}$ cm Länge, ist stark etioliert und von sehr zarter Konsistenz.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	33	66	448	49	9
Normalform	149	265	92	19	42

Die Mikroskopie der Höhlenpflanze zeigt die gewohnte Reduktion in den Blattgeweben, die sehr stark vergrößerten Epidermiszellen (Abb. 12) und die geringe Anzahl von Spaltöffnungen.

Abb. 12.



114fach vergr.

896fach vergr.

Paris quadrifolia (Nischenhöhle). Unterseite des Blattes.

In der Höhle unter der Aualpe wuchs an der Grenze der Blütenpflanzen auf Höhlenlehm über Kalk *Poa nemoralis* subsp. *uniflora*. Achse und Blätter zeigen Etiolement. Die beiden Exemplare haben je eine Blütenrispe ausgebildet.

Größenverhältnisse in μ .

	Blattdicke	Gefäßbündeldicke	Länge der Epidermiszellen	Breite der Epidermiszellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	16	83	410	24	14
Normalform	26	116	132	16	28

Auch hier wieder das gleiche Bild in Blattbau und Epidermiszellen. Diese sind bei der Normalform fein wellig, bei der Höhlenform gestreckt. Das Höhlenblatt führt weniger Spaltöffnungen als das normale Blatt.

Durchschnittswerte der gemessenen Größen an den Höhlen-Blütenpflanzen in μ und Prozenten.

	Blattdicke	Gefäß- bündel- dicke	Länge der Epidermis- zellen	Breite der Epidermis- zellen	Stomata auf 1 mm ²
Höhlenform	40 μ 25 %	61 μ 22 %	162 μ 176 %	39 μ 150 %	29 35 %
Normalform	158 μ 100 %	277 μ 100 %	92 μ 100 %	26 μ 100 %	82 100 %

Aus diesen Zahlen ergibt sich, daß die Blätter der Höhlenform sehr stark reduziert sind, ganz besonders aber die Gefäßbündel, welche nur 22% der Gefäßbündelmasse der Normalform erreichen. Ebenso offensichtlich ist die Vergrößerung der Epidermiszellen bei den Höhlenpflanzen. Die Länge dieser Zellen überwiegt um 76%, die Breite um 50% die Dimensionen der Normalzelle. Die Anzahl der Spaltöffnungen sinkt auf 35% herab.

Besonders kraß wird die Reduktion des Stengels, der von den drei untersuchten Höhlenformen im Durchschnitt 309 μ Durchmesser zeigt, während er bei den entsprechenden Normalpflanzen im Durchschnitt 1233 μ im Durchmesser beträgt. Dies entspricht bei den untersuchten Pflanzen einer Reduktion der Zellmasse auf 25%.

Zusammenfassend ergeben sich aus meinen eben besprochenen Untersuchungen folgende allgemeine Beobachtungen über die Gewegebildungen von Blatt und Stengel bei den Höhlenpflanzen. Infolge des Lichtmangels, mit dem sich die Höhlenflora abfinden muß, erscheinen nicht nur meistens die Achsen verlängert und etioliert und demzufolge häufig auf dem Boden hinkriechend, die Blätter bedeutend vergrößert oder bei noch größerem Lichtmangel verkleinert, wie beispielsweise bei *Paris quadrifolia*, auch meist etioliert, sondern Stengel und Blätter sind von auffallend zarter Textur, so daß sich oft kaum mit dem Rasiernmesser Epidermstückchen von ihnen präparieren lassen, da das Messer das Blatt gleich durchschneidet. Diese feine Textur, die sich schon bei bloßer Berührung geltend macht, wird im Mikroskop vollkommen erklärt.

Das Mesophyll des Höhlenblattes ist auf ein Mindestmaß an Zellmasse eingeschränkt. Die Palisadenzellen, bei den Normalblättern reich entwickelt, sind nicht mehr vorhanden. Die Palisaden, welche das eigentliche Assimilationsgewebe des Blattes darstellen, über-

tragen diese ihre Funktion, die infolge des Lichtmangels stark reduziert ist, dem Parenchym. Warum soll sich die Pflanze, welche das wenige Material mühsam kärglichstem Lichte abringt, den Luxus dieser Zellen gestatten? Sie bildet keine aus und arbeitet mit dem Parenchym. Aber auch dieses ist bei manchen Formen oft nur in ein bis zwei Zellreihen vorhanden und setzt sich aus kleinen Zellen zusammen. Die Leitungsbahnen erscheinen nicht nur in der Sklerenchymscheide reduziert, sondern auch in Phloem und Xylem und treten nur wenig über die Ebene der Epidermis hervor, so daß der Blattquerschnitt auch von diesem Standpunkte aus ein ganz anderes Aussehen bekommt. Daß das Chlorophyll auch spärlicher in den Zellen vorkommt, ist schon im Hinblick auf das Etiolement selbstverständlich. Die Epidermiszellen erscheinen im Querschnitt überaus dickwandig, sie übernehmen bei Reduktion anderer Zellelemente die Festigung des Blattes. Blätter, die auch im normalen Zustande wenig Blattmasse aufweisen, können keine so starke Gewebereduktion erleiden und erscheinen daher im Querschnitt von ähnlichen oder gleichen Dimensionen wie das Normalblatt.

Das gleiche Bild weitgehender Reduktion der Zellmasse bietet auch der Stengelquerschnitt. Am stärksten ist das Parenchym abgebaut, auch Xylem und Phloem erleiden starke Verringerungen, die Anzahl der Gefäße ist sehr restringiert. Das Kambium konnte ich nicht nachweisen. Aus dem stielrunden Stengel, der bei der Normalpflanze im Querschnitt nach Millimetern zählt, wird ein schmaler, dünner Stengel, sehr in die Länge gezogen und nur mit dem Mikrometer meßbar. Das Querschnittsbild ist so völlig verändert und niemand würde die Identität mit dem Normalstengel ein und derselben Pflanze erkennen. Merkwürdig verhalten sich die Epidermiszellen von Höhlenblättern in bezug auf ihre Dimensionen, häufig auch in bezug auf ihre Gestalt, verglichen mit der Epidermiszelle eines Normalblattes. Die Zellen des Höhlenblattes sind meist bedeutend größer und oft mehr gebuchtet. Sie erscheinen in den Zellwänden im Flächenschnitt sehr dünnwandig und zarter als die Zelle der Normalpflanze. Meist sind sie vorgewölbt, aber nicht gerade mehr oder häufiger als dies beim Normalblatt der Fall ist. Bei den Farnfiedern ist dieses Moment stärker ausgeprägt. Die Höhlenblätter führen auf 1 mm² Fläche meist weniger Spaltöffnungen als das Normalblatt. Auch liegen diese häufig etwas tiefer als die Ebene der Epidermiszellen. Trichome verschiedener Art finden sich an den Epidermen in geringerer Zahl als an denen des Normalblattes, vielleicht nicht nur aus Sparsamkeit mit dem Material, als auch deshalb, weil die Pflanze in den Höhlen ziemlich geschützt ist gegen allzu starke Verdunstung oder scharfe Wetteränderungen. Auch die Trichome erscheinen bei den Höhlenformen zarter. Beobachtet man die anatomischen Veränderungen bei Moosen, Farnen und Blütenpflanzen in ihren Höhlenformen, läßt sich feststellen, wie die Reduktion in der Zellmasse um so größer wird, je

höher eine Pflanze organisiert ist. Dies gilt auch für die Vergrößerung der Epidermiszellen, auch diese ist steigend mit der Stellung im System, wenn man von den nieder organisierten Pflanzen ausgeht.

Überall, bis in die kleinsten Epidermiszellen, begegnen wir bei der Höhlenpflanze einer weitgehenden Reduktion der Gewebe, die auf das Mindestmaß, bis an die Grenzen des Möglichen abgebaut erscheinen. In dem Grade, als das Optimum an Lebensmöglichkeiten für die Höhlenpflanze schwindet, bleibt sie auch in der Ausbildung der Gewebe weit hinter der relativ im Optimum lebenden Normalpflanze zurück. So ist der anatomische Befund an Höhlenpflanzen der vollkommen adäquate Ausdruck der vorgefundenen Lebensmöglichkeiten. Die Höhlenpflanze ist das überaus feine Instrument für die Messung der höhlenklimatischen Faktoren, eine Messung, deren Präzision unsere Meßapparate in hohem Maße übertrifft. An der Hand reicher Aufzeichnungen über höhlenklimatische Faktoren und an der Hand eines reichen anatomischen Materials von Höhlenpflanzen, wird es sich erweisen, daß die der Umwelt sich anpassende Pflanze in ihrem feinen histologischen Bestande erfaßt, das geeignetste, weil das empfindlichst arbeitende Meßinstrument der biologischen Komponenten darstellt.

V. Literaturverzeichnis.

Eine Reihe von Arbeiten, die im Texte nicht herangezogen wurden und für dessen Verständnis nicht unmittelbar notwendig sind, wurden nicht aufgenommen. Sie sind im Literaturverzeichnis der „Höhlenpflanzen“ enthalten.

Artari A., Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 10, 1892.

— Über die Entwicklung der Grünalgen unter Ausschluß der Bedingungen der Kohlen-säureassimilation. Bull. des Natur. de Moscou, 3, (1899) 1900.

Bachmann E., Kalklösende Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 33, 1915.

— Untersuchungen über den Wasserhaushalt einiger Felsenflechten. Jahrb. f. wiss. Bot., 62, 1923.

Beck G. v. Managetta, Entwicklungsgeschichte von *Scolopendrium vulgare*. Verh. Zool.-Bot. Ges., 29, 1880.

— Die Umkehrung der Pflanzenregionen in den Dolinen des Karstes. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, 115, 1906.

Bittner K., Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. Bot. Zeitschr., 55, 1905.

Bouilhac R., Sur la culture du *Nostoc punctiforme* en présence du glucose. C. R. Ac. Paris, 1897.

— Sur la végétation d'une plante verte, le *Nostoc punctiforme*, à l'obscurité absolue. C. R. Ac. des Sc. Paris, 1898.

Boysen-Jensen P., Studies on the production of Matter in Light- and Shadow-Plants. Bot. Tidskrift, XXXVI, 1919, S. 219–259.

Burgerstein A., Keimen Farnsporen bei Lichtabschluß? Wiener Ill. Gartenzeitung, 1900.

— Über das Verhalten der Gymnospermenkeimlinge im Lichte und im Dunkeln. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 18, 1900.

- Dangeard P. A.*, Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. C. R. Ac. Sc. Paris, 172, 1921.
- D'Arbaumont*, Simple note sur la production de la chlorophylle à l'obscurité. Bull. Soc. Bot. de Fr., 1880.
- Davy de Cirville Ad.*, Action de la temperature sur les Mousses. Compt. rend. des séances de la Soc. de biologie. Séance du 25. VII. 1925, Tome XCIII, p. 589—590.
- Action de l'état hygrométrique et de la submersion sur la forme et la structure des Mousses. Compt. rend. des séances de l'Ac. des Sciences, Séance du 27. VII. 1925, t. 181, 3 p.
 - Action de la lumière sur les Mousses. Compt. rend. des séances de l'Ac. des Sciences, Séance du 22. VI. 1925, p. 1959—1961.
 - Influence de la Lumière Électrique discontinue sur la Flore d'une Grotte. La Feuille des Naturalistes 1924, Nr. 9, p. 143—146.
- Diels L.*, Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 32, 1914.
- Über soziologische Lithophytenstudien in den Alpen. Ergebn. Int. Pflgeogr. Exk. d. d. Schweizeralpen, 1923. Zürich 1924.
- Dietrich M.*, Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanze in ihren Beziehungen zum Standort. Jahrb. f. wiss. Botanik, 65, 1925, S. 98—194.
- Dorno C.*, Die mittägliche Ortshelligkeit von Davos 1908 im Vergleich mit den Kieler Werten. Schriften d. Naturf.-Ver. f. Schleswig-Holstein, XIV, 2, 1909.
- Studie über Licht und Luft im Hochgebirge. Braunschweig, Friedrich Vieweg & Sohn, 1911.
 - Vorschläge zum systematischen Studium des Licht- und Luftklimas. Veröff. d. Zentralstelle f. Balneologie, I. 7. 1912.
 - Über den Einfluß der gegenwärtigen atmosphärisch-optischen Störung auf Strahlung und Luftelektrizität. Meteorolog. Zeitschr., 1912 u. 1913, 1.
 - Erfahrungen mit photoelektrischen Zellen. Physik. Zeitschr., 1917.
 - Himmeshelligkeit, Himmelspolarisation und Sonnenintensität in Davos 1911—1918. Meteorolog. Zeitschr., 1919.
 - Himmeshelligkeit, Himmelspolarisation und Sonnenintensität 1911—1918. Abh. d. Preuß. Meteorolog. Inst., VI, 1919.
 - Physik der Sonnen- und Himmelsstrahlung. „Die Wissenschaft“ 63, Braunschweig, Friedrich Vieweg & Sohn, 1919.
 - Dauerregistrierungen der Ortshelligkeit von Davos 1910—1920 mittels der photoelektrischen Zellenmethode. Meteorolog. Zeitschr., 1921, 88.
 - Registrierung der Intensität der Sonnen- und diffusen Himmelsstrahlung in absolutem Maß. Zusammen mit A. Angström. Meteorolog. Zeitschr., 1921.
 - Fortschritte in Strahlungsmessungen. Meteorolog. Zeitschr., 1922.
 - (Ungedruckte) Rundschreiben zu den Skalenphotometermessungen an seine Mitarbeiter. 1921—1922.
 - Tageslichtmessungen in Innenräumen. Schweiz. Zeitschr. f. Gesundheitspflege, 3, 1923.
 - Zur Technik der Strahlungsmessungen. Meteorolog. Zeitschr., 1924.
 - Parallelmessungen der photochemischen Ortshelligkeit in Europa zwischen dem 40. und 60. Breitengrad, auf dem Atlantischen Ozean und an der Ostküste Südamerikas. Meteorolog. Zeitschr., XLII, 1924/1925.
 - Über die Verwendbarkeit von Eders Grankeilphotometer im meteorologischen Dienst, Parallelmessungen der photochemischen Ortshelligkeit in Europa zwischen dem 40. und 60. Breitengrade, auf dem Atlantischen Ozean und an der Ostküste Südamerikas. Meteorolog. Zeitschr., 1925.
- Dunk K. v. d.*, Monographie des Leuchtmooses (*Schistostega osmundacea* Web. et Mohr). Diss. Frankfurt a. M., 1921.

- Etard et Bouilhac*, Présence des chlorophylles dans un Nostoc cultivé à l'abri de la lumière. C. R. Ac. des Sc., T. CXXVII, 1898, p. 119—121.
- Fischer H.*, Licht- und Dunkelkeimung bei Farnsporen; Wasserkulturen bei Farnprothallien. Beih. z. bot. Zentr.-Bl., 27, 1911.
- Gaisberg E. v. u. Finckh E.*, Zur Biologie von *Schistostega osmundacea*. (Mit einer Einleitung von *Goebel K.*). Flora, N. F. 20, 1925, S. 143—175.
- Gallenstein H. v.*, Einfluß von Laternen auf Bäumen. Carinthia, II, 1908.
- Geitler L.*, Die Mikrophyten-Biocönose der Fontinalisbestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrog., 1922.
- Géneau de Lamarlière L.*, Recherches physiologiques sur le développement des feuilles à l'ombre et au soleil. Rev. gén. Bot., 1892.
- *et Maheu J.*, Sur la Flore de Monsses des cavernes. C. R. Acad. Sc. 1901.
- — — Sur la flore bryologique des grottes du Midi de la France. Bull. Soc. bot. de France, 48, 1901.
- — — Sur les mousses des cavernes de l'Yonne. Journal de Bot., 1901.
- — — Sur les affinités géographiques des Muscinées des cavernes. C. R. Assoc. franc. Avancem. Sc. 1901.
- Gentner G.*, Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. Flora, 99, 1909.
- Goebel K. E. v.*, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Desv. Bot. Ztg., 35, 1877.
- Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, N. R. 47, 1889.
- Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 2. Aufl., 1913—1923.
- Grebe C.*, Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. I. Biologie und Ökologie der Laubmoose. Hedwigia, 59, 1917.
- Haberlandt G.*, Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., 1925.
- Harder R.*, Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung der Cyanophyceensporen. Jahrb. f. wiss. Bot., 58, 1917.
- Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zeitschr. f. Bot., 15, 1923, S. 306—355.
- Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 41, 1923, S. 194—198.
- Heinricher E.*, Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., I, 1883, S. 433—450.
- Hesselmann Henrik*, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische Studie. Beih. z. bot. Zentr.-Bl., 1904, S. 311—460.
- Johansson Nils*, Zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation einiger Farne. Svensk Bot. Tidskrift, 17, 1923, S. 215—223.
- Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Ebenda, 20, 1926, S. 107—236.
- Kästner Max*, Beiträge zur Ökologie einiger Waldpflanzen aus der Flora der Umgebung von Frankenberg in Sachsen. I. Frankenberg 1911, II. Im 18. Ber. d. naturw. Ges. zu Chemnitz, 1911.
- Lichtgenußstudien an einigen Waldpflanzen aus der Flora der Umgebung von Frankenberg, 1913.
- Klaehn H.*, Die Petrogenese der Kalktuffe nebst einigen sich daraus ergebenden geologischen Problemen. Geolog. Archiv, 2, 1924.
- Klebs G.*, Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Zentralbl., 1893.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Farnprothallien. I., II., III. Teil. Sitzungsber. d. Heidelberger Ak. d. W., math.-naturw. Kl., Jahrg. 1916, 4; Jahrg. 1917, 3 u. 7.

- Klein E. J.*, *Hymenophyllum tunbridgense*. (L.) Sm., das Juwel des Luxemburger Sandsteins. Luxemburg 1916.
- Der Lichtgenuß des *Hymenophyllum tunbridgense* Sm. *Extrait des Archives de l'Institut Grand-Ducal de Luxembourg*. IX, 1915, p. 63—75.
- Laage A.*, Bemerkungen zur Keimung von Farn- und Moossporen. Diss. Halle, 1906.
- Lämmermayr L.*, Studien über die Anpassung der Farne an verschiedene Lichtstärke. IX. Jahresber. d. Gymnas. in Leoben, 1906/07.
- Weitere Beiträge zur Kenntnis der Anpassung der Farne an verschiedene Lichtstärke. X. Jahresber. d. Gymnas. in Leoben, 1907/08.
- Die Farne des Gebirges. Ein Beitrag zur ökologischen Pflanzengeographie. Natur, 1911.
- Morphologie und anat. Bau der Wedel europ. Farne als Ausdruck ihrer Standortverhältnisse. Kleinwelt, 1913.
- Lichtgenußstudien. Jahresber. des Realgymnas. in Graz, 1914.
- Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. I. Teil. Materialien zur Systematik, Morphologie und Physiologie der grünen Höhlenvegetation unter bes. Berücksichtigung ihres Lichtgenusses. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 87, 1911; 90, 1913; 92, 1915.
- Die Höhle. Bilder vom Leben und den Wundern unter Tag. Bei Th. Thomas in Leipzig, 1915.
- Können Licht und Wärme als ökologische Faktoren im Leben der grünen Pflanzen sich gegenseitig vertreten? Monatshefte f. d. naturw. Unterricht, XI, 1918.
- Die grüne Vegetation steirischer Höhlen. Mitt. Naturwiss. Ver. f. Steiermark, 54, 1918.
- Neue bemerkenswerte Pflanzenfunde in mittelsteirischen Höhlen. *Speläolog. Jahrb.*, V./VI. Jahrg., Heft 3/4, 1925, S. 127—140.
- Leitgeb H.*, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, 74, 1876.
- Loeske L.*, Wie man Moose sucht und sammelt. Verh. d. Bot. Verh. d. Provinz Brandenburg, 67 (1925) 7 S.
- Lüdi W.*, Mitteilung über das Pflanzenleben der Beatenhöhlen am Thunersee. Sitzber. Berner Bot. Ges. in Mitt. Nat. Ges. Bern, 1924 (1925), (XLIII—XLIV), Autorreferat.
- Lundegårdh Henrik*, Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. *Svensk Bot. Tidskrift*, 15, 1921, S. 46—95.
- Pflanzenökologische Lichtmessungen. *Biolog. Zentralbl.*, 43, 1923, S. 404—431.
- Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Bei Gustav Fischer in Jena, 1924.
- Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Bei Gustav Fischer in Jena, 1925.
- Maheu J.*, Florule des avens des Causses Méjan et Sauveterre. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 1899.
- Contribution à l'étude de la flore obscuricole de France. C. R. Congr. Soc. sav. Paris, 1902.
- Sur quelques Muscinées cavernicoles des Terrains siliceux. C. R. Ass. Fr. Avanc. Sc. 1903.
- La flore speléologique. *Rivista italiana di Speleologia*. 4, Bologna 1903.
- La Flore souterraine des cavernes de la Cure (Yonne). C. R. Congr. Soc. sav. 1903, Paris 1904.
- Contribution à l'étude de la flore souterraine de France. Ann. Soc. nat. (Bot.), 9, 1906.
- Monographie des principales déformations des muscinées cavernicoles. C. R. Congr. Soc. sav. 1906, Paris 1907.

- Maheu J.*, Étude géologique et biologique (flore) des quelques cavernes de la Catalogne (Régions du Montserrat, de San Miguel et de San Lorenzo). Ebenda, 1908, Paris 1909.
- Exploration et flore souterraine des cavernes de Catalogne et des Iles Baléares. Spelunca, 8, Paris 1912.
- Maire R. et Peyerimhoff P. de*, Grottes algériennes in Biospéologica 33, 1914 und 39, 1918.
- Malta N.*, Die Kryptogamenflora der Sandsteinfelsen in Lettland. Acta horti botanici Universitatis Latviensis, I, N. 1, p. 13—31.
- Morton Friedrich*, Die Bedeutung der Ameisen für die Verbreitung der Pflanzensamen. Mitt. naturw. Ver. an der Univ. Wien, 1912.
- Die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnergebiete. Österr. Bot. Zeitschr., 1914.
- Beiträge zur Kenntnis der Pteridophytengattung *Phyllitis*. Ebenda, 1914.
- Über die Auffindung einer Höhlenform der gemeinen Hirschzunge (*Phyllitis scolopendrium* [L.] Newmann) im Dachsteingegebiete. Englers Beibl. zu den Bot. Jahrb., N. 121, Band 55, 1917.
- Beiträge zur Höhlenflora von Oberösterreich. Jahresber. Oberöstr. Musealver., 80, 1924.
- Die Ökologie der Höhlenpflanzen. Vortr. geh. in der Generalvers. der Speläolog. Ges. am 19. Juni 1925. Speläolog. Jahrb. V/VI, Heft 3/4, 1924/25, S. 142—147.
- Entwicklung und Ziele der pflanzlichen Höhlenkunde. Festschrift Carl Schröter. Veröff. des Geobotan. Institutes Rübel in Zürich, 3. Heft, S. 294—304, 1925.
- Das Klima der alpinen Höhlen und deren Pflanzenwelt. Verh. der klimatologischen Tagung in Davos, 1925.
- Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von *Adoxa moschatellina* L. Flora, 20 (120), 1926, S. 377—379.
- Das Problem der Lebensverlängerung bei Höhlenpflanzen. Mitt. über Höhlen- und Karstforschung, 1926, Heft 3, 2 Abb.
- Pflanzengeographische Skizzen. III. Beobachtungen über den Winterzustand der Vegetation einer kleinen Höhle im nördlichen Wienerwalde. Botanisches Archiv, 1926, 1 Abb.
- Neue Beiträge zur Höhlenflora von Oberösterreich. Jahrb. des oö. Musealvereines, 81, 1926, S. 377—380.
- Die Auffindung zweier stark etiolierter Höhlenpflanzen. Speläolog. Jahrb. (im Druck).
- Morton Friedrich und Gams Helmut*, Höhlenpflanzen. Band V der Speläologischen Monographien. Wien 1925, Speläolog. Institut.
- Müller Hans*, Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates. In.-Diss. Bern, 1922 und Ber. Schweiz. Bot. Ges., 33, 1924.
- Negri G.*, Su un musco cavernicolo crescente nell' oscurità assoluta. Rend. d. R. Acc. dei Lincei, Roma, 1920.
- Olsen Carsten*, The ecology of *Urtica dioica*. Journ. of Ecology, 9, 1921.
- Radais M.*, Sur la Culture pure d'une Alge verte, formation de chlorophylle à l'obscurité. C. R. Ac. de Sc. Paris, 125, 1900.
- Rauwenhoff N. W.*, Sur les causes des formations anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité. Arch. néerland., 12 und Ann. Sc. nat., 5, 1902.
- Rhea M. W.*, Stomata and hydathodes in *Campanula rotundifolia* L. and their relation to environment. New Phytologist, 20, 1921, S. 56—72.

- Schade F. A.*, Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächs. Schweiz. Euglers Bot. Jahrb., 48, 1912.
- Die „Schwefelflechte“ der Sächs. Schweiz. Abh. d. Naturw. Ges. „Isis“, Dresden 1916.
- Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächs. Schweiz. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 41, 1924.
- Schimper A. F. W.*, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 16, 1885, S. 1—247.
- Schorler B.*, Die Algenvegetation an den Felswänden des Elbesandsteingebirges. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1914.
- Leuchtmoos und Leuchtalge in der Sächs. Schweiz. Über Berg und Tal, 38, 1915.
- Schroeder H.*, Die Kohlendioxidversorgung der Chloroplasten. Flora, 1924, S. 270—292.
- Seefried F.*, Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 116, 1907.
- Stäger R.*, Das Blühen von *Geranium Robertianum* L. unter dem Einfluß veränderter physikalischer Bedingungen. Beitr. zum Bot. Zentralbl., 30, 1913.
- Die Bedeutung der Ameise in der Pflanzengeographie. Mitt. der Naturforsch. Ges. in Bern, Heft V, 1924.
- Stälfelt M. G.*, Zur Kenntnis der Kohlehydratsproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. Medd. från statens skogsförs., 18, Nr. 5, 1921.
- Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelbäume. Ebenda, 21, Nr. 5, 1924.
- Thilenius Rud. und Dorno C.*, Das Davoser Frigorimeter [ein Instrument zur Dauerregistrierung der physiologischen Abkühlungsgröße]. „Strahlentherapie“, XIX (1925), S. 574—578.
- Tobler Friedrich*, Biologie der Flechten. Bei Borntraeger in Berlin 1925.
- Ugolini U.*, Forme cavernicole di *Scolopendrium vulgare* Sm. e loro rapporti con *S. Hemionitis* Sw. Bull. d. Soc. Bot. Ital., 1913.
- Viré A.*, La Faune et la Flore souterraine des puits du Padirac. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1900.
- Viré A. et Maheu J.*, Recherches de zoologie, de botanique et d'hydrologie souterraines effectuées pendant l'été 1900 dans les départements du Tarn, de l'Hérault et du Lot. Bull. Soc. de Spéléologie, 1902.
- Vivian-Morel*, L'*Adiantum capillus Veneris* dans la grotte de J. J. Rousseau aux Etroits. Ann. Soc. Bot. Lyon, 37, 1913.
- Vries H. de*, Die Pflanzen und Tiere in den dunklen Räumen der Rotterdamer Wasserleitung. Jena 1890.
- Wiesner J.*, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Bei Engelmann in Leipzig, 1907.
- Bemerkungen über den Zusammenhang von Blattgestalt und Lichtgenuß. Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 117, 1908.
- Żmuda A. J.*, Über die Vegetation der Tatraer Höhlen. Bull. de l'Ac. des Scienc. de Cracovie, Classe de Sc. math. et nat., 1915.

Literatur zu Abschnitt IV.

- Haberlandt G.*, Die Sinnesorgane der Pflanzen. Leipzig 1904.
- Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption. Biol. Zentralblatt, Leipzig 1907.
- Physiologische Pflanzenanatomie. 1925.

- Hesselmann H.*, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Bot. Institut. d. Univ. Stockholm, Jena 1904.
- Kisser J.*, Leitfaden der botanischen Mikrotechnik. Jena 1925.
- Lämmermayr L.*, Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. Ak. der Wissensch., Wien 1913.
- Maheu J.*, Über die Moosflora der Grotten von Südfrankreich. Extrait du Bulletin de la Société botanique de France, 1901.
- Sur quelques muscinées cavernicoles des terrains siliceux. Paris, 1903.
- Monographie des principales déformations des muscinées cavernicoles. Paris, 1907.
- Exploration et flore souterrain de cavernes de Catalogne et des Iles Baléares. Paris, 1912.
- Maheu J.* und *de Lamarlière L. G.*, Sur les muscinées de cavernes de l'Ivonne. 1902.
- Molliard M.*, Extrait de la Revue Générale de Botanique, Bd. 36, Paris 1924.
- Morton F.* und *Gams H.*, Höhlenpflanzen. Speläologische Monographien, Bd. V, Wien, 1925.
- Nikitin P. A.*, Sur la théorie de Haberlandt pour la perception de la lumière par la plante. Zeitschr. d. Russ. Bot. Ges., 8, 1923, S. 57—70.
- Wettstein R.*, Handbuch der systematischen Botanik. Wien. 1924.

Sechster Band. (Mit 20 Textabbildungen.) 1912.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Halbfaß**, Der gegenwärtige Stand der Seenforschung, I.; **Rühl**, Eine neue Methode auf dem Gebiete der Geomorphologie; **Bumke**, Zur Frage der funktionellen Psychosen; **Barfurth**, Regeneration und Verwandtes; **Hausmann**, Über optische Sensibilisatoren im Tier- und Pflanzenreiche; **Hahn und Meitner**, Grundlagen und Ergebnisse der radioaktiven Forschung.

Siebenter Band. (Mit 106 Textabbildungen.) 1913.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Halbfaß**, Der gegenwärtige Stand der Seenforschung, II.; **Franz**, Vergleichende Neurologie und Psychologie; **Korschelt**, Perlen; **Eichhorn**, Neuere Fortschritte in der Radiotelegraphie; **Klaatsch**, Die Entstehung der Menschenmerkmale, II.

Achter Band. (Mit 217 Textabbildungen und 1 Tafel.) 1913.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Guertler**, Der gegenwärtige Stand der Forschungen auf dem Gebiete der Metallographie; **Broili**, Unser Wissen über die ältesten Tetrapoden; **Cronheim**, Die wissenschaftliche und ökonomische Bedeutung der Teichwirtschaft; **Küster**, Über die Gallen der Pflanzen (neue Resultate und Streitfragen der allgemeinen Cecidologie; **Wesenberg-Lund**, Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten; **Frech**, Baukunst und Erdbeben.

Neunter Band. (Mit 102 Textabbildungen und 2 Tafeln.) 1913.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Halbfaß**, Der gegenwärtige Stand der Seenforschung, III.; **Wesenberg-Lund**, Wohnungen und Gehäusebau der Süßwasserinsekten; **Stigler**, Die Taucherei; **Lamjé**, Die Thymsdrüse.

Zehnter Band. (Mit 126 Textabbildungen.) 1914.

M 12.—, geb. 14.40.

Inhalt: **Wilkens**, Der Deckenbau der Alpen; **Euler**, Neuere Forschungen über alkoholische Gärung; **Reach**, Der tierische Organismus als Kraftmaschine; **Dannenberg**, Die Kohlebildung als geologisches Problem; **Erlwein**, Trinkwasserreinigung durch Ozon; **Wigand**, Wissenschaftliche Hochfahrten im Freiballon; **Ruttner**, Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen.

Elfter Band. (Mit 52 Textabbildungen und 7 Tafeln.) 1922.

M 9.—, geb. 11.40.

Inhalt: **Hänig**, Das Vanadium und seine Bedeutung für die Eisen- und Stahlindustrie der Zukunft; **Hänig**, Die deutsche Diamantenindustrie und ihre Kontingentierung; **Hänig**, Die Zinnerze, Vorkommen in Nigeria und ihre Bedeutung für den Weltmarkt; **Hänig**, Die Eisenerzquellen in Chile; **Stromer**, Der Bau, die Funktion und die Entstehung der Sägen der Sägehaie; **Goldstein**, Über Wesen und Bedeutung der Reflexe; **v. Seidlitz**, Erfahrungen und Erfolge der Kriegsgeologie; **Harms**, Keimdrüsen und Alterszustand.

Die in den Bänden enthaltenen Arbeiten sind zumeist auch einzeln käuflich. Die Sammlung wird fortgesetzt.

Von weiteren Heften, die in freier Folge zur Ausgabe gelangen, liegt bisher vor:

Haberlandt, Über hormonale Sterilisierung des weiblichen Tierkörpers
Küster, Über die Zeichnungen der Blätter und Blüten

M 3.—.
M 7.20.

Verlag von Urban & Schwarzenberg in Berlin und Wien.

Enzyklopädie der mikroskopischen Technik

Begründet von Paul Ehrlich, Rudolf Krause
Max Mosse, Heinrich Rosin, Karl Weigert

Dritte, vermehrte und verbesserte Auflage

in 3 Bänden

Unter Mitarbeit zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

Prof. Dr. Rudolf Krause

Berlin

Bereits erschienen:

I. BAND: Abbescher Beleuchtungsapparat — Feuchte Kammer. Mit 68 Figuren im Text und 11 farbigen Tafeln. IV und 739 Seiten / 1926

Geheftet M 39.—, in Leinen gebunden M 43.50

II. BAND: Fibrinfärbung — Myxomyceten. Mit 208 Figuren im Text, 11 farbigen und 7 schwarzen Tafeln. II und 851 Seiten / 1926

Geheftet M 45.—, in Leinen gebunden M 49.50

In der neuen, dritten Auflage der lange Zeit vergriffen gewesenen „Enzyklopädie der mikroskopischen Technik“ sind die bedeutungsvollen Fortschritte der mikroskopischen Technik seit Erscheinen der letzten Auflage voll berücksichtigt worden, Veraltetes ist ausgeschieden, Mängel, die im Laufe der Zeit in Erscheinung getreten sind, sind beseitigt worden. An zahlreichen Stellen ist der Text erweitert und somit das Ganze im Inhalt vermehrt.

Eine große Reihe von Artikeln ist vollkommen umgearbeitet und den praktischen Bedürfnissen besser angepaßt worden. Überall ist Vollständigkeit angestrebt worden unter Hervorhebung des Wichtigen und Wesentlichen nicht nur im praktischen Gebrauch, sondern auch in der theoretischen Begründung.

Auch der weitere Ausbau der Enzyklopädie ist einen guten Schritt vorwärts gediehen, indem die bakteriologische Technik, besonders auch bezüglich der tierpathogenen Mikroorganismen in weit höherem Maße Berücksichtigung gefunden hat, als früher. Ebenso ist der botanischen Mikrotechnik ein breiteres Feld eingeräumt worden. Aus der großen Anzahl der übrigen neu aufgenommenen Artikel mögen hier nur erwähnt sein: Binnengerüst, Chromatin, Chromatophoren, Gelatineeinbettung, Gewebepflege, Lipide, Lumineszenzmikroskop, Mikromanipulator, Oxydasereaktion, Pigment, Sauerstofforte und Ultramikroskopie.

Besonderer Wert ist auf die Ausgestaltung des illustrativen Teiles gelegt worden, in dem nicht nur alle in der Mikrotechnik verwendeten Apparate und Utensilien, vielmehr auch die Ergebnisse aller wichtigeren mikrotechnischen Methoden zur Darstellung gelangen. Die Zahl der Textbilder ist ganz erheblich vermehrt worden. Dazu kommen als neuer Schmuck des Werkes noch farbige Tafeln, von denen der erste und zweite Band je 11 enthält, von dem Gedanken ausgehend, daß dem Leser das Resultat einer mikrotechnischen Methode durch eine gute Abbildung weit eindrucksvoller demonstriert werden kann, als durch eine langatmige Beschreibung.

Ein das Werk abschließendes, umfassendes Register, das Sach- und Verfasseramen nebeneinander enthält, wird das Auffinden des Stichwortes, unter dem eine gesuchte, bestimmte Methode beschrieben ist, noch erleichtern, soweit die Einordnung im Alphabet des Textes nicht gegeben ist.

Wie in früheren Auflagen ist jeder Artikel mit dem Namen des betreffenden Mitarbeiters gezeichnet. Die nicht gezeichneten Artikel rühren vom Herausgeber her.

Der dritte Band soll zu Anfang des Jahres 1927 erscheinen, so daß damit dann das viel gesuchte, lange Zeit entbehrt Werk wieder vollständig vorliegen wird — neu in der Bearbeitung und Gestalt.

M 1.— = ö. Schilling 1.70.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus der Botanischen Station in Hallstatt](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [008](#)

Autor(en)/Author(s): Morton Friedrich, Hofmann Elise [Elisabeth]

Artikel/Article: [Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen., \(Aus der botanischen Station in Hallstatt, Nr. 8.\), Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung Band XII, Heft 3. 1-91](#)