

# DIE GRÜNE PFLANZENWELT DER HÖHLEN

## I. TEIL

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

(DRITTE MITTEILUNG)

VON

DR. LUDWIG LÄMMERMAYR

K. K. PROFESSOR AM REALGYMNASIUM IN GRAZ.

*Mit 18 Textfiguren.*

---

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 4. MÄRZ 1915.

---

In dieser dritten, als Abschluß des I. Teiles gedachten Mitteilung gelangen die Resultate der botanischen Durchforschung weiterer 15 Höhlen (davon 10 aus dem Gebiete des Elbesandsteingebirges) zur Besprechung.

### XLIX.<sup>1</sup> Bischofloch am Preber bei Tamsweg.

Im Aufstiege von der Grazer Hütte zum Gipfel des 2741 *m* hohen Preber liegt rechts, etwas unterhalb der in drei Absätzen sich aufschwingenden Kammhöhe, noch auf steirischem Gebiete, im Gneis eine Kalkbank, die »Bischofswand« mit dem Eingange ins »Bischofloch«, wo der Sage nach Gold zu finden sein soll.<sup>2</sup> Der niedrige, kaum 80 *cm* hohe und 1·2 *m* breite Eingang öffnet sich, in einer Seehöhe von zirka 2200 *m*, nach Norden. Seitlich befindet sich, etwas höher gelegen, ein nach Nordosten gerichtetes Fenster. Unterhalb des Einganges zieht eine Schuttrinne, in der etwas tiefer ein Bach aus dem Höhleninneren hervorbricht, steil zu Tal. Das Gestein, in dem die Höhle liegt, gibt sich nicht nur durch seine helle, fast weiße Farbe, sondern auch die auf ihm angesiedelte Vegetation sofort als verschieden von dem der Umgebung zu erkennen. Während die grauen Gneisfelsen ringsum die gelbgrünen Krusten der Landkartenflechte (*Rhizocarpon geographicum*) tragen, sind die Felsen am Höhleneingang mit den orangeroten Lagern von *Callopora elegans* (Link) Th. Fr. geziert. Die sonstige

---

<sup>1</sup> Fortlaufende Nummer (Fortsetzung des I. Teiles geht bis XLVIII).

<sup>2</sup> Mitteilungen des D. u. Ö. A. V. 1905. Nr. 14. »Der Preber«.

Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse, 92. Band.

unmittelbare Außenvegetation ist eine spärliche. Der — im Aufstiege von der Grazer Hütte her — sonst reichliche Speik (*Valeriana celtica*) fehlt hier und mit ihm so manche andere Urgebirgspflanze. Von Blütenpflanzen wurden nur *Arabis alpina* und eine nicht blühende *Saxifraga*-Spezies konstatiert. Außerdem siedelten an und vor dem Portale *Cystopteris regia*, von Moosen: *Didymodon rigidulus* Hedw. fruchtend, *Hymenostylium curvirostre* (Ehr.) Lindb., *Bryum capillare* L. var. *triste* (De Not) Limpr., *Pseudoleskea atrovirens* (Dicks.) Br. eur. Diese Außenvegetation stand am Beobachtungstage (18. VII. 1913, 8<sup>h</sup> a. m.) im Genusse von  $L = \frac{1}{2.8}$  (absolute Intensität = 0.340, Stärke des Gesamtlichtes = 0.85). Die Temperatur betrug + 6° C. Bis 1.5 m einwärts,  $L = \frac{1}{16}$  (absolute Intensität = 0.0531) wuchsen: *Arabis alpina* und die erwähnte *Saxifraga*-Spezies, beide nicht blühend, *Fegatella conica* (Boden und Wände sind durch Tropfwasser sehr feucht), *Bryum ventricosum* Dicks., *Hylocomium squarrososum* (L.) Br. eur. var. *calvescens* (Wils.) Hook, *Distichium capillaceum* (Sw.) Br. eur., *Eurynchium crassinervium* (Tayl.) Br. eur. Die Höhle erweitert sich dann auf 1.5 m Höhe und 2 m Breite: Im Hintergrunde, in zirka 2.5 m Tiefe, wächst am Boden nur mehr *Eurynchium crassinervium* bei  $L = \frac{1}{82}$  (= 0.0103), an den Wänden Cyanophyceen. Die weitere Fortsetzung der Höhle bildet ein äußerst enger, völlig unpassierbarer Gang, der finster und vegetationslos ist. Vor dem erwähnten, nordöstlichen Fenster wachsen auf einer kleinen Felsterasse: die erwähnte *Saxifraga*-Spezies, *Tortula subulata* (L.) Hedw., fruchtend, *Mnium marginatum* (Dicks.) P. B., *Ditrichum flexicaule* (Schleich) Hampe, *Timmia norvegica* Zett., bei  $L = \frac{1}{2.5}$  (= 0.340). Die Innenvegetation, bis 1 m Tiefe reichend, besteht aus: *Tortula subulata*, *Ditrichum flexicaule*, *Timmia norvegica*, *Eurynchium crassinervium*, *Pseudoleskea catenulata* (Brid.) Br. eur., bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0.0708).

## L. Das Puxer Loch bei Teuffenbach (Obersteiermark).

Oberhalb des Dorfes Pux (gegenüber Teuffenbach an der Mur) erhebt sich eine steile Felswand, in der sich, in zirka 850 m Seehöhe, ein mächtiges Höhlenportal mit den Resten eines ehemaligen Höhlenschlosses, das Puxer Loch oder Puxer Luegg, auftut. Man steigt vom Dorfe Pux zunächst durch Wald bis zum Fuße der Felswand, dann über Stiegen und altes Mauerwerk zu einer geräumigen Terrasse auf, welche der Höhle vorgelagert ist. Unterhalb der Terrasse, am Mauerwerk und der natürlichen Felsböschung siedelt, bei südlicher Exposition, eine ausgesprochene Xerophytenvegetation (mit Einschlag zahlreicher pontischer und Ruderalelemente). Unter anderem wachsen hier: *Juni-perus communis*, *Sesleria coerulea*, *Avena fatua*, *Bromus mollis*, *Orchis militaris*, *Berberis vulgaris*, *Crataegus Oxyacantha*, *Artemisia vulgaris*, *Atriplex patulum*, *Urtica dioica*, *Sisymbrium Sophia*, *Dianthus Carthusianorum*, *Reseda luteola*, *Alyssum montanum*, *Agrimonia Eupatoria*, *Echium vulgare*, *Malva Alcea*, *Verbascum phlomoïdes*, *Verbascum nigrum*, *Cynanchum Vincetoxicum*, *Seseli glaucum*, *Geranium sanguineum*, *Achusa officinalis*. Das erwähnte Plateau ist bestanden von hochwüchsigen Sträuchern (*Sambucus nigra*, *Berberis vulgaris*, *Rosa canina*, *Ribes Grossularia*), zwischen und vor denen *Reseda luteola*, *Convolvulus sepium*, *Malva Alcea*, *Sonchus oleracens*, *Verbascum phlomoïdes*, *Geranium Robertianum*, *Artemisia vulgaris*, *Achillea Millefolium*, *Echium vulgare* (letztere beide fast 1 m hoch!), *Galium Aparine*, *Taraxacum officinale* siedeln. Das Licht, das auf die Kronen der hochwüchsigen Sträucher fällt, hat (19. VII. 1913, mittags) eine Intensität von  $L = \frac{1}{2.5}$  (entsprechend einer absoluten Intensität von 0.480). Auf dem von ihnen beschatteten Boden wachsen neben den

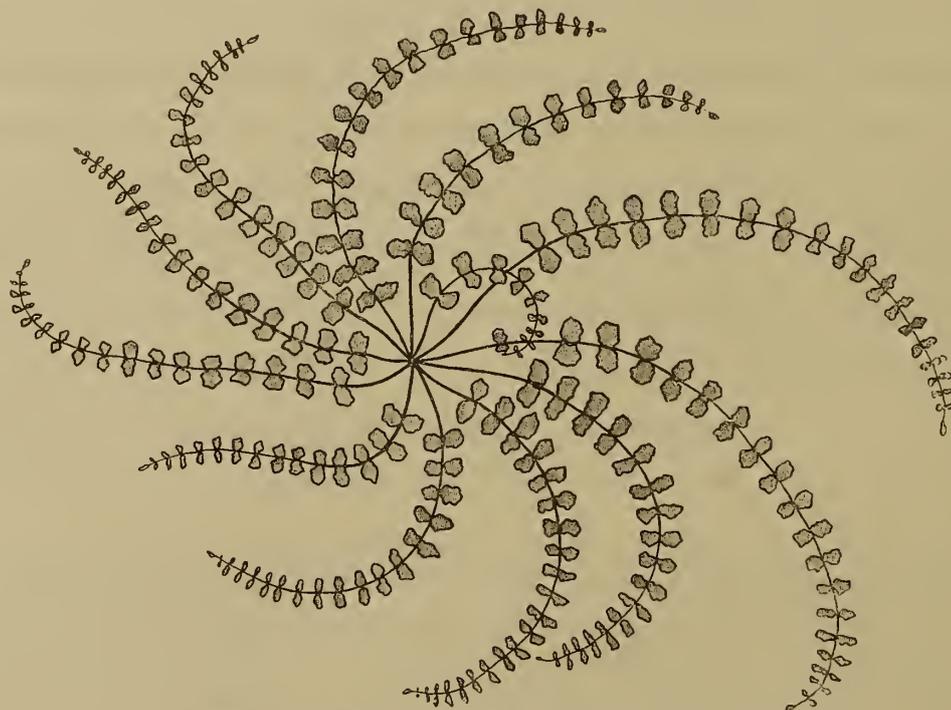
früher erwähnten Pflanzen noch *Epilobium montanum*, *Avena fatua*, *Bromus mollis*, in der untersten Vegetationsschicht zumeist *Amblystegium filicinum* (L.) De Not. Letzteres ist auch an der die Terrasse nach Norden abschließenden Felswand, links vor dem Höhleneingange, häufig. Durch eine Öffnung im Mauerwerk, das den nach Südwesten gelegenen Haupteingang zur Höhle teilweise abschließt, gelangt man in einen Raum, der sich 40 m einwärts erstreckt, zirka 6 m hoch und etwa 22 m breit ist. Die Sohle der Höhle wird bald durch einen zirka 4 m hinter dem Mauerwerk beginnenden, 10 m einwärts ziehenden Graben von 1·5 m Tiefe in zwei ungleiche Teile zerlegt. Einen schmäleren linken, von mehr felsiger Beschaffenheit und einen breiteren mit lehmig-sandigem Boden, der sich zur rechtsseitigen Höhlenwand hinaufzieht und den oberen Rand des Grabens um etwa 2 m überhöht. Im linken Teil wachsen: 2 m einwärts *Berberis vulgaris* und *Avena fatua*, bei  $L = \frac{1}{15}$  (= 0·080), bis 10 m Tiefe: *Epilobium montanum*, *Geranium Robertianum*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium Ruta muraria*, *Gymnostomum rupestre* Schleich bei  $L = \frac{1}{35}$  (= 0·0342). Die steinige Grabensohle beherbergt vorn: *Stellaria media*, *Galium Aparine*, *Urtica dioica*, *Geranium Robertianum*, sämtlich blühend, bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0·100). Der Grabeneingang wird von Hollunder-, Rosen- und Sauerdornsträuchern der Terasse, welche bis zu 3 m Höhe erreichen, stark beschattet. 10 m einwärts im Graben steht noch ein kräftiges Exemplar von *Sambucus nigra* bei  $L = \frac{1}{54}$  (= 0·022). Im rechten Höhlenteile wächst gleich eingangs unter einer überhängenden Felsplatte *Berberis vulgaris* (2·5 m hoch), *Myosotis silvatica* (blühend), *Cystopteris fragilis* bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0·100), 2 m weiter einwärts am Felsen *Asplenium trichomanes*, noch in einer ausgesprochenen Lichtform, mit kurzen Wedeln und derben, hellgrünen Fiedern, bei  $L = \frac{1}{20}$  (= 0·060), während *Asplenium Ruta muraria* ebenda bei derselben Intensität schon in einer typischen, langstieligen, schlaffen, dunkelgrünen Schattenform auftritt. Am Boden finden sich hier spärlich *Geranium Robertianum* (meist nur mit je 2 Keim- und Primärblättern) und *Galium Aparine*. In 6 m Tiefe fielen mir an der Felswand angesiedelte Exemplare von *Asplenium trichomanes* durch die außerordentlich charakteristische Anordnung ihrer Wedel auf. Ein Stock mit 13 Wedeln zeigte, abgesehen von der ja auch sonst bei Höhlenpflanzen ganz allgemein zu beobachtenden, streng euphotometrischen Einstellung der assimilierenden Flächen auf das Vorderlicht, die sich hier in einem Anpressen der Wedel an die vertikale Felswand äußert, folgendes: Die Gesamtheit der Wedel war nach rechts (im Sinne des Uhrzeigers) spiralig gedreht. Wie die nach der Natur möglichst getreu angefertigte Skizze (Fig. 1) erkennen läßt, bedeckt kein Wedel, beziehungsweise keine Fieder die anderen. Nur der jüngste, im Mittelpunkt der Spirale stehende Wedel überdeckt zwar zum Teil die Stiele der älteren Wedel, aber nur so weit, als sie nur mehr mit abgestorbenen, verdorrten Fiederehen besetzt sind, oder auch derselben gänzlich entbehren. Wir stehen hier vor einer ungemein zweckmäßigen Anordnung, durch welche die Gesamtheit der assimilierenden Flächen der Pflanze auf kleinstem Raum bei möglichst vollkommener Ausnützung desselben untergebracht ist, wobei jede Fieder eine zureichende Lichtmenge erhält, ein bemerkenswertes Analogon zur Blattmosaikbildung vieler Schattenpflanzen, wie etwa des Waldefeu, welcher dieselbe Tendenz der Raum- und Lichtausnützung zugrunde liegt. Eine ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte Spiralstellung der Wedel ist mir bei *Asplenium trichomanes* als Vorderlichtpflanze übrigens schon vor längerer Zeit aufgefallen und habe ich selbe seinerzeit auch durch einen Kollegen photographisch festhalten lassen.<sup>1</sup> Auch in Tiefen von 10, 15, 20

<sup>1</sup> Monatshefte für den naturwissenschaftlichen Unterricht, B. G. Teubner, Leipzig, V. Bd. 1912, 6. Heft. Artikel: Naturstudien und Lehrwanderungen aus der Umgebung einer deutschen Alpenstadt. Abb. 1.

und 30 m tritt an der rechtsseitigen Höhlenwand noch *Asplenium trichomanes* auf, zuletzt in Nischen, bei einer Intensität von nur mehr  $L = \frac{1}{500}$  (steril). Die 40 m vom Eingang entfernte Hinterwand der Höhle trägt nur mehr Überzüge von *Pleurococcus vulgaris* und *Gloeocapsa*-Arten bei  $L = \frac{1}{300}$ . (Die Beleuchtung vom Portal her ist besser als die der einspringenden rechten Höhlenseite). Links zweigt im Hintergrund ein völlig dunkler, vegetationsloser Gang vom Hauptraum der Höhle ab. Die vorderen linksseitigen Partien der Höhle sind durch Tropfwasser ziemlich feucht.

Von dem eingangs erwähnten Plateau führt seitlich und unterhalb des Haupteinganges noch ein kleinerer, gegen Westen sich öffnender Gang ins Innere des Berges. Auch er ist zum Teil durch Mauerwerk verbaut. Man passiert ein 1·7 m hohes, 1·5 m breites Tor, von dem rechts und links je

Fig. 1.

*Asplenium trichomanes* (Wedel in rechtsläufiger Spirale angeordnet).

noch Teile der natürlichen Öffnung, je 2 m breit und ebenso hoch, freibleiben. Das Außenlicht beträgt hier  $L = \frac{1}{2\cdot8}$  (= 0·428). 3 m einwärts des Mauerwerkes wachsen: *Sambucus nigra* (60 cm hoch), *Geranium Robertianum*, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes* (letzterer mit eigentümlich blaugrünen, wie bereiften, glänzenden Wedeln), bei  $L = \frac{1}{16}$  (= 0·0750). In 8 m Tiefe siedelt noch *Geranium Robertianum* (blühend), sowie *Asplenium trichomanes*, bei  $L = \frac{1}{35}$  (= 0·0342). Auch in 15 und 18 m Tiefe trifft man noch diesen Farn, zuletzt bei  $L = \frac{1}{90}$  (= 0·0133). Von dort an ist der in schnurgerader Richtung 30 m einwärts ziehende Gang, der dann blind endet, vegetationslos, obgleich bis zum Ende relativ gut beleuchtet. Der Boden ist von 15 m Tiefe an mit grobem Schutt und Gesteintrümmern völlig bedeckt und trocken. Außen- und Innenvegetation dieser Lokalität lassen bei dem Dominieren der Ruderalelemente, ihren Charakter als ehemalige »Wohnhöhle« aufs deutlichste hervortreten.

## LI. Mathildengrotte bei Mixnitz (Obersteiermark).

Diese Höhle öffnet ihr nach Süden gerichtetes Portal unfern des »Steindlwirtes« in der »Roten Wand« in zirka 1100 *m* Seehöhe. Unmittelbare Außenvegetation: *Picea excelsa*, *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Acer Pseudoplatanus*, *Corylus Avellana*, *Berberis vulgaris*, *Rosa canina*, *Clematis Vitalba*, *Salvia glutinosa*, *Cyclamen europaeum*, *Mercurialis perennis*, *Fragaria vesca*, *Galeobdolon luteum*, *Senecio nemorensis*, *Aegopodium Podagraria*, *Urtica dioica*, *Geranium Robertianum*, *Campanula persicifolia*, *Campanula Trachelium*, *Scabiosa ochroleuca*, *Falcaria Rivini*, *Euphorbia Cyparissias*, *Chelidonium majus*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium Ruta muraria*, *Cystopteris fragilis*, *Tortula ruralis* (Hedw.), *Gymnostomum rupestre* Schleich, *Leskea calenulata* Mitt., *Grimmia apocarpa* Hedw., *Anomodon viticulosus* Hook. et T. Stärke des Außenlichtes am 21. VII. 1914, 12<sup>h</sup> vor dem Portale

$L = \frac{1}{15}$  (0·086). Links des 5 *m* breiten und 6 *m* hohen Portales klettert an der Felswand ein

alter Efeu mit sechs fast armdicken Stämmen empor. Bis zu 2 *m* Höhe vom Boden aufwärts trägt er fünfklappiges Laub, darüber hinaus werden einzelne seiner Triebe orthotrop und sind mit eiförmigen Blättern und Blütendolden besetzt. (Der Lichtgenuß in dieser Höhe war wegen der Unzugänglichkeit der Felswand nicht zu ermitteln.) Rechts von dem genannten Efeustock treten periodisch, um die Mittagsstunden, an der Felswand zahlreiche kleinere und größere, durch die Lücken der vorgelagerten Baumkronen entstehende Sonnenbilder auf, deren Lichtstärke mit ungefähr  $\frac{1}{9}$  (= 0·144) ermittelt wurde.

Gerade in ihrem Bereiche siedeln auffallend zahlreich weiße und gelbe Krustenflechten, sowie *Asplenium trichomanes* in einer unverkennbaren Lichtform, mit hellgrünen, gedrungenen, derben Wedeln, während kaum 2 *m* seitwärts, gegen das Portal zu, derselbe Farn, bei einer Intensität von  $L = \frac{1}{28}$  (= 0·046)

sich schon dem Charakter der langstieligen, schlaffen, dunkleren Schattenform nähert. Einwärts des Portales befindet sich zunächst ein zirka 15 *m* in die Tiefe ziehender Vorraum, aus dem man durch ein zweites niedrigeres (1·4 *m* hohes) Portal in den eigentlichen Höhlenraum (zunächst einen schmalen Gang) tritt. Im Vorraum wachsen bis 3 *m* Tiefe am Boden: *Rosa canina*, *Chelidonium majus*, *Geranium Robertianum*, *Campanula Trachelium*, sämtlich ohne Blüten, bei  $L = \frac{1}{48}$  (= 0·027).

An der linken Felswand siedelt bis zu eben dieser Tiefe *Gymnostomum rupestre* Schleich, bei  $L = \frac{1}{60}$  (= 0·0216). In 5 *m* Tiefe trifft man am Boden nur mehr Keimpflänzchen von *Geranium*

*Robertianum*, welche wenige Primärblättchen tragen, bei  $L = \frac{1}{78}$  (= 0·0166). Im weiteren Verlauf des

Vorraumes sowohl als der sich anschließenden engen Höhlenteile ist der Boden völlig vegetationslos, anfänglich ganz und gar mit Schutt und herausgeräumten Steinen bedeckt, später rein sandig. Die Temperatur betrug am Beobachtungstage (mittags) außen, in der Sonne, + 26° C., unmittelbar vor dem stark beschatteten Portal + 20° C., in 9 *m* Tiefe des Vorraumes + 12° C.

## LII. Höhlung (Wasserdurchlaß) in einer gemauerten Straßenböschung zwischen Eschenau und Lend (Salzburg).

Seehöhe 650 *m*. Öffnung des Einlasses (0·5 *m* hoch, 0·25 *m* breit), gegen Norden. Außenvegetation (in Ritzen der Böschung): *Solidago Virgaurea*, *Rubus Idaeus*, *Petasites officinalis*, *Veronica montana*, *Campanula rotundifolia*, *Geranium Robertianum*, *Arnica silvester*, *Buphthalmum salicifolium*,

*Plantago maior*, *Phegopteris Robertiana*, *Cystopteris fragilis*, *Aspidium filix mas*, *Solorina saccata*, *Fegatella conica*, *Mnium rostratum* Schwägr, *Amblystegium filicinum*, *Funaria hygrometrica* bei  $L = \frac{1}{5}$  (= 0·220), 24. VII. 1913, 1<sup>h</sup> p. m.). Bis 1 m einwärts wachsen: *Campanula rotundifolia* blühend, mit Rund- und Schmalblättern, *Cystopteris fragilis*, *Phegopteris Robertiana*, *Aspidium filix mas*, *Fegatella conica*, *Amblystegium filicinum* bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0·091). In 2·5 m Tiefe siedelt noch *Campanula rotundifolia* bei  $L = \frac{1}{45}$  (= 0·024), nur mehr mit Rundblättern und blütenlos. An der Decke und den Seiten geht *Amblystegium filicinum* noch bis 2·8 m.

Schon Goebel hat sich eingehend mit der Heterophyllie von *Campanula rotundifolia* beschäftigt und im Wege des Experimentes gefunden, daß die Rundblätter, die auf schwaches Licht abgestimmte primäre Blattform repräsentieren.

»Sie entstehen an der Keimpflanze zuerst, zu einer Zeit, wo die zwischen anderen Pflanzen heranwachsenden *Campanula*-Pflänzchen weniger intensives Licht erhalten. Die Schmalblätter werden bei höherer Beleuchtungsintensität gebildet, sie repräsentieren die im normalen Entwicklungsgange der Pflanze bei zureichender Beleuchtung regelmäßig einsetzende Folgeform des Blattes. Bei andauernd schwacher Beleuchtung bleibt die Pflanze auf dem Stadium der Rundblätter stehen.<sup>1</sup> Selbst wenn schon Schmalblätter gebildet wurden, kann die Pflanze — im Experiment — bei Abschwächung der Beleuchtungsintensität wieder zur ausschließlichen Rundblattbildung zurückgeführt werden.« Nach Beobachtungen, die ich an der Pflanze anderwärts — als Höhlenbewohner — bereits früher gemacht habe (vgl. die Lokalitäten Nr. 2, 13, 18), gelangt sie dort bis zu Abschwächungen der Intensität auf  $\frac{1}{36}$  herab zu normaler Entwicklung (Ausbildung beider Blattformen und der Blüte). Ihr normales Minimum scheint demnach um  $L = \frac{1}{40}$  herum zu liegen, während sie darunter, wie diese allerdings noch vereinzelte Beobachtung schließen läßt, in rein relativem Zustande und nur Rundblätter ausbildend verharret. Die Lage des zweiten normalen Minimums läßt sich derzeit wegen der geringen Zahl von Beobachtungen in der Natur noch nicht auch nur annähernd angeben.

### LIII. Höhlung (gemauerter Gang) nächst Glaslbremse bei Vordernberg (Steiermark).

Unfern der Straße, die von der Haltestelle Glaslbremse zu den »Almhäusern« führt, befindet sich, in ungefähr 1080 m Seehöhe, der nach Osten gewendete Eingang zu einem gemauerten, zirka 12 m langen unterirdischen Gang (wahrscheinlich der Überrest eines später verschütteten Tunnels der Förderbahn von dem Bergbau oberhalb der Almhäuser zu den Hochöfen von Vordernberg). Vor demselben breitet sich eine typische Bergwiesenvegetation aus, bestehend aus: *Ranunculus acer*, *Chaerophyllum Cicutaria*, *Pimpinella magna*, *Achillea Millefolium*, *Astrantia maior*, *Stellaria media*, *Trollius europaeus*, *Anthericum ramosum*, *Salvia verticillata*, *Lilium bulbiferum*, *Alchemilla vulgaris*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, *Petasites albus*, *Caltha palustris* (in unmittelbarer Nähe fließt ein Bach vorüber). Am Mauerwerk der Portalausenseite siedeln: *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium viride*, sowie Moose: *Gymnostomum rupestre* Schleich, *Mnium rostratum*, *Oxyrrhynchium praelongum*, *Fegatella conica* bei  $L = \frac{1}{4\cdot5}$  (= 0·27). Bis 3 m einwärts wachsen auf dem sehr feuchten

<sup>1</sup> Vgl. meine stationären Jugendformen von *Asplenium trichomanes*.

Boden des Ganges: *Aegopodium Podagraria*, *Chaerophyllum Cicutaria*, *Stellaria media*, *Urtica dioica*, *Petasites albus*, *Taraxacum officinale* bei  $L = \frac{1}{18}$  (= 0·069). Letztere Pflanze wies ungewöhnlich üppige, bis 50 *cm* lange und im oberen Drittel 6 *cm* breite, seicht eingeschnittene Blätter auf, die mich in jeder Beziehung an die von Wiesner in seiner Biologie p. 51 (Wien, 1889) beschriebenen und abgebildeten Blattformen derselben Pflanze erinnerten, welche sich als Resultat eines Kulturversuches in absolut feuchtem Raume ergaben und im Maximum 60 *cm* lang (3- bis 4mal länger als bei mittlerer oder geringer Luftfeuchtigkeit gezogene Blätter) waren. Der hohe Grad der Luftfeuchtigkeit in dem engen, rings von Bergen umschlossenen Vordernberger Tale, das monatelang kein direktes Sonnenlicht erhält, ist ja bekannt und kommt nicht zum geringsten in dem reichen Flor und der üppigen Entwicklung seiner lange bis in den Herbst hinein grünenden Bergwiesen zum Ausdruck. Die geschilderte Entwicklung von *Taraxacum* ist wohl ebenso sehr auf Rechnung dieser hohen Luftfeuchtigkeit als auch der schwachen Beleuchtung am Standorte zu setzen. Nach Wiesner ist der Lichtgenuß von *Taraxacum* in Wien 1 bis  $\frac{1}{12}$ . Der hier ermittelte Wert  $\left(\frac{1}{18}\right)$  liegt ebenso wie der in Nr. 18 beobachtete  $\left(\text{zwischen } \frac{1}{8} \text{ bis } \frac{1}{14}\right)$  tiefer als das von Wiesner beobachtete normale Minimum. Weiter einwärts ist der Boden des Ganges größtenteils mit Brettern verkleidet und, von *Pleurococcus vulgaris* abgesehen, vegetationslos. Dagegen trifft man an den beiderseitigen Wänden häufig, bis zum Ende (12 *m*), *Cystopteris fragilis*, *Gymnostomum rupestre* und *Oxyrrhynchium praelongum* bei Intensitäten zwischen  $\frac{1}{30}$  (= 0·041, in 6 *m* Tiefe),  $L = \frac{1}{45}$  (= 0·027, 9 *m*),  $L = \frac{1}{60}$  (= 0·0208, 12 *m*). Die Wedel von *Cystopteris fragilis* sind ungemein langstielig, schlaff, die Fiedern durchscheinend, zart und sattgrün. Die Moose stehen streng nach Vorderlicht orientiert, fransenartig von den Wänden ab und sind, besonders in der Nähe der Decke, stark versintert. Eine Holztür schließt den Gang nach innen ab. Auf ihr wächst *Pleurococcus vulgaris* und *Isopterygium depressum*, letzteres dendritenartig das Holz überziehend bei  $L = \frac{1}{50}$  (= 0·025). Die Decke des Ganges läßt eine lebende Vegetation nicht erkennen. Wohl aber dürfte eine solche vorhanden gewesen sein, die, gleich jener der oberen Ränder der Seiten, bald versintert wurde. Ansätze zur Tropfsteinbildung zeigen sich an manchen Stellen.

---

Alle bisher besprochenen Höhlenbildungen — mit Ausnahme von Nr. 6 und 10 — gehören der Formation des Kalkes an. Bei der bekannten Abhängigkeit der Pflanzen vom Substrate war es daher von vornherein wünschenswert, die Untersuchungen über die grüne Höhlenvegetation auch auf Höhlenbildungen in anderen Gesteinen auszudehnen. Aus ihrer an und für sich beschränkten Zahl ließen die Höhlen des Sandsteines noch am ehesten eine nennenswerte und charakteristische Ausbeute erhoffen. Ich wählte daher, dank einer Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, den österreichischen Teil des Elbesandsteingebirges als Arbeitsfeld für die Ferien 1914. Leider konnten infolge der frühzeitig eingetretenen kriegerischen Ereignisse die Arbeiten nicht in dem ganzen projektierten Umfange durchgeführt werden, ergaben aber immerhin, bei Beschränkung auf zehn Lokalitäten, ganz befriedigende konkrete Resultate und neue Richtlinien für weitere Forschungen auf diesem Gebiete. Höhlenbildungen größeren Stiles sind, im österreichischen Anteil des Elbesandsteingebirges wenigstens, selten. Weit häufiger finden sich Halbhöhlen, kugelförmige Felslöcher, tief einspringende Nischen, Überhänge und Felstore. Die im folgenden niedergelegten Beobachtungen wurden teils in den Tyssaer Felswänden, teils in der Umgebung des Prebischtores sowie in der Edmundsklamm bei Herrnskretsch an der Elbe angestellt.

## LIV. Höhle zwischen dem Dorfe Eiland und den Tyssaer Felswänden.

Seehöhe zirka 560 *m*. Der Eingang, 2 *m* hoch, 5 *m* breit, öffnet sich nach Westen. Die Tiefenerstreckung beträgt 5 *m*. Vorgelagert ist Nadelwald (Fichte und Kiefer). Unmittelbare Außenvegetation: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, Unterwuchs von *Picea excelsa* und *Abies pectinata*, *Aspidium spinulosum*, *Tetradontium Brownianum* Br. eur., *Rhabdoweisia denticulata* Br. eur., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Cladonia alcicornis* Lghf. Die Lichtstärke betrug am Beobachtungstage (20. VII. 1914, 10<sup>h</sup> a. m.)  $= \frac{1}{4}$  ( $= 0.245$ ). Einwärts der Öffnung wuchsen beiderseits an den Wänden bis 3 *m* Tiefe: *Tetradontium Brownianum* Br. eur., *Rhabdoweisia denticulata* Br. eur., *Isopterygium depressum* Lindl., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Cephalozia bicuspidata* Dum., bei Intensitäten zwischen  $L = \frac{1}{5} - \frac{1}{52}$  ( $= 0.196$  bis  $0.018$ ). Der Boden ist vegetationslos und zeigt Spuren einer Feuerstelle im Hintergrund. Links zieht in 3 *m* Tiefe ein schmaler Kamin aufwärts, der — in nicht mehr erreichbarer Höhe — noch mit Rasen der genannten Moose bewachsen ist. An der Hinterwand der Höhle, bei einer Intensität von  $\frac{1}{85}$  ( $= 0.0115$ ) siedeln noch *Isopterygium pulchellum* Br. eur. und *Cephalozia bicuspidata* Dum. sowie Kolonien von *Gloeocapsa*-Arten. Letztere finden sich auch im rückwärtigen Teil der Höhlendecke.

## LX. Höhlung in den Tyssaer Felswänden nahe der Ausmündung des sie durchquerenden Weges in die Fahrstraße nach Eiland.

Durch eine steil aufwärts ziehende Rinne und nach Überkletterung eines kleinen Felsenriegels gelangt man zur nach Norden gewendeten, ungefähr 1 *m* hohen und 1.5 *m* breiten Ausmündung eines Felsenloches, das sich 2.5 *m* einwärts erstreckt (Seehöhe zirka 560 *m*). Unmittelbare Außenvegetation: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, *Aspidium spinulosum*, *Dicranella heteromalla* Schimp. Lichtstärke vor dem Eingang (20. VII. 1914, 11<sup>h</sup> a. m.) war  $\frac{1}{5}$  ( $= 0.208$ ), in 0.5 *m* Tiefe  $\frac{1}{36}$  ( $= 0.028$ ), am Ende  $\frac{1}{96}$  ( $= 0.0108$ ). Die Höhe des Innenraumes sinkt bald hinter der Mündung auf 0.8 *m*. Der Blick, nach Überkletterung des Felsriegels, geradeaus ins Innere der kleinen Höhle war ungemein überraschend. Goldig grün funkelte es mir vom dunklen Boden derselben entgegen und im ersten Moment glaubte ich jene gleißenden Moosfelle vor mir zu haben, die in Höhlen (zum Beispiel der Frauenmauer) so häufig *Isopterygium depressum* webt. Aber schon die nächste Minute belehrte mich eines besseren. Gibt man dem Körper und damit dem Blick eine seitliche Wendung, so verfliegt wie ein Spuk der grüne Glanz momentan, um nach Annahme der ursprünglichen Haltung sofort wiederzukehren. Greift man nach den so auffälligen Pflanzen, so ist man nicht wenig enttäuscht, an ihrer Stelle bloß feuchte braune Erdkrume zwischen den Fingern zu halten. Damit war aber auch die merkwürdige Erscheinung restlos aufgeklärt. Leuchtmoos hatte ich vor mir (den Vorkeim von *Schistostega osmundacea*), dessen zarte, das Erdreich durchspinnende Zellen bei bestimmter Einfallrichtung des Lichtes diesen wunderbaren Lichteffect hervorrufen. Die Zone des Leuchtens erstreckte sich hauptsächlich zwischen Tiefen von 0.5 bis 1.5 *m*, entsprechend Intensitäten zwischen  $\frac{1}{36} - \frac{1}{80}$  ( $= 0.028$  bis  $0.013$ ). In 0.5 *m* Tiefe wuchs auch *Calypogeia Trichomanis* Corda.

## LVI. Halbhöhle nächst dem „Zigeunerlager“ (Tyssaer Felswände).

Der kleine, 0·5 m hohe, 1 m breite Eingang liegt in zirka 570 m Seehöhe nach Süden gewendet. Die Tiefenerstreckung beträgt 1·5 m. Außenvegetation: Am Fuße der Felswand wachsen *Sorbus Aucuparia*, *Picea excelsa*, *Rubus Idaeus*, *Sambucus racemosa*, *Melampyrum silvaticum*, *Epilobium angustifolium*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, *Aspidium spinulosum*, *Pteridium aquilinum*. Terrassen und Stufen des Sandsteins sind vorzugsweise von *Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, einer *Luzula*-Spezies, *Aspidium spinulosum*, *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Calypogeia Trichomanis* Corda, *Lecidea lutca* Ach. besiedelt. Die Gipfel der Felsen krönt die Kiefer (*Pinus silvestris*). Die Stärke der Beleuchtung vor dem Eingang betrug (20. VII. 1914, 12<sup>h</sup>)  $L = \frac{1}{3}$  (= 0·400). Unmittelbar einwärts wächst seitlich die erwähnte *Luzula*-Spezies bei  $L = \frac{1}{5}$  (= 0·240), in 1 m Tiefe *Calypogeia Trichomanis* und *Heterocladium heteropterum* bei  $L = \frac{1}{28}$  (= 0·042). Im Hintergrund haften am Sandstein Kolonien von *Gloeocapsa* sp., bei  $L = \frac{1}{42}$  (= 0·028).

## LVII. Halbhöhle unfern voriger.

Der Eingang liegt nordseitig in zirka 560 m Höhe, ist 2 m breit und 0·6 m hoch. Tiefenerstreckung 4 m. Die Außenvegetation gleicht völlig jener im vorigen Falle. An den Außenwänden ist *Lecidea lucida* Ach. und eine zweite, kreisrunde, weiße Lager bildende Flechte besonders häufig. Außenlicht =  $\frac{1}{6}$  (= 0·2033), 20. VII. 1914, 1<sup>h</sup> p. m.

Während *Lecidea lucida* nicht ins Innere der Höhle eindringt, wächst letztere noch zirka 1·5 m einwärts an den Seitenwänden bei  $L = \frac{1}{13}$  (= 0·093). Boden und Seitenwände tragen bis 2 m Tiefe *Calypogeia Trichomanis* Corda, *Diplophyllum albicans* Dum., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., bei  $L = \frac{1}{30}$  (= 0·0406). Letzteres Moos wächst auch an der Decke bis zur selben Tiefe, nach Unterlicht von der Stärke  $\frac{1}{65}$  (= 0·0187) orientiert. In 3 m Tiefe wurden noch Vorkeime von *Aspidium spinulosum*, bei  $L = \frac{1}{41}$  (= 0·029) beobachtet. Der übrige Teil des Höhlenbodens bis zum Ende ist pflanzenleer. Seitenwände und Hinterwand jedoch tragen noch reichliche Überzüge von *Gloeocapsa*-Arten bei Intensitäten zwischen  $\frac{1}{45} - \frac{1}{58}$  (= 0·027 bis 0·021).

## LVIII. Halbhöhle nächst voriger.

Der Eingang liegt gleichfalls nordseitig in derselben Höhe. Breite 2 m, Höhe 1·4 m, Tiefenerstreckung 3 m. Die Außenseite der Felsen weist zahllose Erosionslöcher auf, die sie wie von Bohrmuscheln durchnagt erscheinen lassen. In diesen Löchern siedeln fast ausschließlich Algen (*Gloeocapsa*-Arten), ab und zu finden sich auch kleinere Rassen von *Heterocladium heteropterum* Br. eur. und *Calypogeia Trichomanis* Corda. Die dazwischen bleibenden Erhöhungen sind vorzugsweise von der

früher erwähnten weißen Krustenflechte bewachsen, wodurch sich im Oberflächenbilde des Felsens ein auffälliger Farbenkontrast (weiß-graugrün) ergibt. Die Außenvegetation ist dieselbe wie in Nr. 57. Das Außenlicht betrug (20. VII. 1914, 1<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> p. m.)  $\frac{1}{5.5}$  (= 0.225). Einwärts fanden sich am Boden bis 2 m Tiefe *Calypogeia Trichomanis* Corda bei  $L = \frac{1}{24}$  (= 0.051), ebensoweit an der Decke *Heterocladium heteropterum* Br. eur., bei  $L = \frac{1}{51}$  (= 0.024), während die erwähnte weiße Krustenflechte nur bis 1 m,  $L = \frac{1}{12}$  (= 0.103) geht. Im Hintergrund am Sandstein, der sich hier ungemein feucht und bröselig anfühlt, und beim geringsten Daranschlagen zerfällt, zeigt sich wieder Cyanophyceenvegetation, bei  $L = \frac{1}{46}$  (= 0.026).

### LIX. Höhle unfern des Dorfes Tyssa, am Einstiege zu den Tyssaer Wänden.

Der Eingang liegt ostseitig in zirka 570 m Höhe, ist 2.5 m breit, 2 m hoch. Tiefenerstreckung 5 m. Außenvegetation: *Picea excelsa*, *Vaccinium Myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Aspidium spinulosum*, *Polytrichum attenuatum* Mnz., *Dicranum fulvum* Hook., *Diplophyllum albicans* Dum., *Calypogeia Trichomanis* Corda. Außenlicht am 20. VII. 1914, 2<sup>h</sup> p. m.,  $L = \frac{1}{4}$  (= 0.325). Bis 1 m einwärts siedeln am Boden *Dicranum fulvum* Hook. und *Calypogeia Trichomanis* Corda bei  $L = \frac{1}{7}$  (= 0.185), bis 3 m Tiefe geht *Diplophyllum albicans* Dum bei  $L = \frac{1}{14}$  (= 0.092). In 5 m Tiefe zweigt rechts ein kluftartiger, zirka 30 cm breiter Gang ab, der sich bald in die Höhe zieht. In ihm, den linksseitigen Klufrand säumend, wächst reichlich Leuchtmoos, bei  $L = \frac{1}{80}$  (= 0.016). Bis 4 m ist der Boden durch Tropfwasser reichlich befeuchtet. In seinen mittleren Teilen erhält er durch einen engen, bis hoch hinauf mit Moosrasen bewachsenen Kamin auch schwaches diffuses Oberlicht. Die Wände im Hintergrund sind auch hier mit der fast nirgends fehlenden Cyanophyceenvegetation bedeckt.

### LX. Felskluft an der Fahrstraße Tyssa—Eiland.

Diese vorn 8 m breite und ebenso weit in die Tiefe ziehende Kluft öffnet sich südseitig in zirka 570 m Seehöhe. Die umrahmenden, zirka 20 m hohen Felsen lassen dem Lichte auch von oben reichlich Zutritt. Außenvegetation: *Picea excelsa*, *Vaccinium Myrtillus*, *Senecio silvaticus*, *Sambucus racemosa*, *Aspidium spinulosum*, *Pteridium aquilinum*, *Mnium rostratum*, *Heterocladium heteropterum*, *Dicranella heteromalla*, *Calypogeia Trichomanis*. Der Eingang wird durch die gegenüberliegende Waldlisière (jenseits der Straße) ziemlich stark beschattet.  $L = \frac{1}{5.5}$  (= 0.236, 20. VII. 1914, 2<sup>h</sup> 30'). In dem teilweise mit Schuttalagerungen bedeckten Boden der Kluft wurzelt in 6 m Tiefe ein mannshoher *Sambucus racemosa*, nebst Büschen von *Urtica divica* und *Aspidium spinulosum* bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0.108). *Pteridium aquilinum* bleibt schon in 4 m Tiefe,  $L = \frac{1}{8}$  (= 0.162) zurück. Bis zum

Ende (8 m) gehen am Boden *Heterocladium heteropterum* und *Calypogeia Trichomanis*, bei  $L = \frac{1}{28}$  (= 0·046), während die Seitenwände und der Hintergrund mit *Isopterygium pulchellum* Br. eur. und *Cephalozia bicuspidata* Dum., nebst Cyanophyceen, bewachsen sind.  $L = \frac{1}{43}$  (= 0·030). Eingangs, bis etwa 2 m Tiefe, bemerkt man auch aufgelockerte Anflüge von *Lecidea lucida* Ach., bei  $L = \frac{1}{10}$  (= 0·13).

## LXI. Halbhöhle am Wege Herrnskretsch—Prebischtor.

Zur Rechten der Fahrstraße, ungefähr am halben Weg Herrnskretsch—Prebischtor, befindet sich im Walde in zirka 250 m Seehöhe eine überhängende Felswand, die in einer Längenerstreckung von zirka 20 m eine geräumige, zirka 2·5 m tiefe Nische bildet, mit nach Norden gerichteter Öffnung. Die Außenvegetation setzt sich am Waldboden zusammen aus: *Picea excelsa*, *Vaccinium Myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis Acetosella*, *Lactuca muralis*, *Prenanthes purpurea*, *Blechnum Spicant*, *Athyrium filix femina*, *Phegopteris Dryopteris*, *Aspidium spinulosum*, *Leucobryum glaucum* Br. eur. (große Polster bildend), *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans* Lindb., *Plagiothecium denticulatum* Br. eur., *Pleuroschisma trilobatum* Dum., bei  $L = \frac{1}{12}$  (= 0·090, 22. VII. 1914, 11<sup>n</sup> a. m). Vorderwand und Dach des Überhanges sind mit *Aspidium spinulosum*, *Phegopteris polypodioides*, *Dicranodontium aristatum* Schimp., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., bewachsen. Unmittelbar einwärts des Überhanges siedelt am Boden *Lactuca muralis* und *Phegopteris Dryopteris* bei  $L = \frac{1}{14}$  (= 0·077). Bis 2 m einwärts gehen *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Pellia Neesiana* Gott., *Diplophyllum albicans* Dum., bei  $L = \frac{1}{30}$  (= 0·036), bis 2·5 m Tiefe nur *Heterocladium heteropterum*, bei  $L = \frac{1}{36}$  (= 0·030). Doch ist die Hinterwand der Nische noch mit weißlichen Krustenflechten und Algenanflügen bedeckt,  $L = \frac{1}{45}$  (= 0·024). Etwas seitwärts des Überhanges, am Fuße kleiner Sandsteinterrassen, beobachtete ich *Blechnum Spicant*, auf Vorderlicht eingestellt, der Felswand angeschmiegt, mit spiraliger, rechtsläufiger Drehung der Wedel (lebhaft an die Ausbildung von *Asplenium trichomanes* aus dem Puxerloch erinnernd), bei  $L = \frac{1}{14}$  (= 0·077).

Zur Vervollständigung des Vegetationscharakters dieser Gegend sei noch hinzugefügt, daß im weiteren Aufstieg sowie in der unmittelbaren Umgebung des Prebischtors der Wald sich hauptsächlich aus *Picea excelsa*, *Abies pectinata*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus Betulus* zusammensetzt. Eingestreut treten auch *Castanea vesca*, *Taxus baccata*, *Sorbus Aucuparia*, *Cornus sanguinea* auf. Die unteren Schichten der Waldbodenvegetation werden von *Rubus Idaeus*, *Hedera Helix*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, *Vaccinium Vilis Idaea*, *Lactuca muralis*, *Prenanthes purpurea*, *Epilobium angustifolium*, *Oxalis Acetosella*, *Melampyrum silvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Polytrichum juniperinum* und *Sphagnum*-Arten gebildet. An Felsen ist *Cystopteris fragilis* häufig, wogegen mir auf dem bezeichneten Anstiege (wobei auch abseits der Wege liegende Partien nicht außeracht gelassen wurden) das sonst so häufige *Asplenium trichomanes* nirgends unterkam. Dieselbe Wahrnehmung machte ich schon früher in den Tyssac Felswänden. Auf dem Bogen des Prebischtors selbst stehen Kiefern und Birken.

## LXII. Halbhöhle in der Edmundsklamm.

Diese Halbhöhle liegt in der Nähe der oberen Bootsstation nächst der Ausmündung eines kleinen Wegtunnels in zirka 150 *m* Seehöhe. Ihre Mündung ist nach Südwesten gerichtet. Die Tiefenerstreckung beträgt 2·5 *m*. Die Lichtstärke vor dem Eingang war  $L = \frac{1}{25}$  (= 0·050), 23. VII. 11<sup>h</sup> a. m., direktes

Licht hat keinen Zutritt. Die Außenvegetation beschränkt sich auf wenige, in den Schichtfugen der Felswand angesiedelte Arten von Sporenpflanzen, wie: *Aspidium spinulosum*, *Athyrium filix femina*, *Polypodium vulgare*, *Phegopteris polypodioides*, *Isopterygium depressum* Lindl., *Mnium Orthorrhynchum* Br. eur., *Diplophyllum albicans* Dum., *Scapania nemorosa* Dum., *Lecidea lucida* Ach. Wenig einwärts der Öffnung wächst ein junges Exemplar von *Aspidium spinulosum* bei  $L = \frac{1}{48}$  (= 0·026).

*Isopterygium depressum* und *Scapania nemorosa*, letzteres üppige, vom Tropfwasser stets feucht gehaltene Rasen bildend, gehen bis ans Ende,  $L = \frac{1}{120}$  (= 0·010). Auch die Decke der kleinen Höhlung trägt Rasen beider Moose, auf Unterlicht von der Stärke  $L = \frac{1}{280}$  (= 0·004) eingestellt.

Der eingangs erwähnte kleine Tunnel ist an seinem östlichen Ende bis zu 3·5 *m* Tiefe an den Wänden mit *Scapania nemorosa* und Cyanophyceen,  $L = \frac{1}{170}$  (= 0·007), an seinem westlichen sogar bis 7·5 *m* Tiefe mit diesen Algen bedeckt.  $L = \frac{1}{380}$  (= 0·003).

## LXIII. Überhang in der Edmundsklamm.

Unfern voriger Lokalität befindet sich, dicht am Wege, der hart an das Bachufer herantritt, ein Felsüberhang von zirka 8 *m* Länge und 2 *m* Tiefe, mit nach Süden gerichteter Öffnung, in zirka 140 *m* Seehöhe. Die unmittelbare Nachbarschaft des stark begangenen Weges sowie die bessere Beleuchtung (in den Mittagsstunden hat auch direktes Sonnenlicht bis etwa 1 *m* einwärts reichlich Zutritt) bedingen auch eine von der im vorigen Falle nicht unwesentlich verschiedene Außen- und Innenvegetation. Bei einem Außenlicht von  $L = \frac{1}{9·5}$  (= 0·131), 23. VII. 1914, 2<sup>h</sup> p. m., wurden vor dem Überhange am

Boden gefunden: *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, *Stellaria media*, *Chelidonium maius*, *Atriplex patulum*, *Achillea Millefolium*, *Cirsium oleraceum*, *Prenanthes purpurea*, *Trifolium repens*, *Agrostis vulgaris*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca elatior*. Am Felsen wuchsen *Cystopteris fragilis*, *Pteridium aquilinum*, *Polypodium vulgare*, *Phegopteris polypodioides*, *Aspidium spinulosum*, *Athyrium filix femina*, *Dicranodontium longirostre* Br. eur., *Leucobryum glaucum*, *Lecidea lucida*. Bis 1 *m* einwärts gehen: *Chelidonium maius*, *Urtica dioica*, *Phegopteris polypodioides*, *Athyrium filix femina*, *Aspidium spinulosum*, *Isopterygium depressum*, *Leucobryum glaucum*, *Dicranodontium longirostre*, *Diplophyllum albicans*, bei  $L = \frac{1}{26}$  (= 0·048). An der Hinterwand trifft man noch Rasen von *Isopterygium depres-*

*sum* und Kolonien von *Gloeocapsa*-Arten bei  $L = \frac{1}{75}$  (= 0·016). Anhangsweise mag hier die im Eingang der Edmundsklamm besonders üppig entwickelte Epiphytenvegetation auf Rot- und Weißbuchen Erwähnung finden. So beobachtete ich auf stark gegen den Wasserspiegel überhängenden Rotbuchenstämmen in Höhen bis zu 3 *m* häufig dicke Moospolster, aus denen heraus wieder *Oxalis Acetosella*, *Polypodium vulgare* und *Phegopteris polypodioides* wuchsen. An einer schwach vorgeneigten Rotbuche waren in 6 *m* Höhe über dem Boden, woselbst der Stamm nur mehr von dünnen Moosfellen

bekleidet war, mindestens 20 Exemplare von *Polypodium vulgare* angesiedelt, deren Wedel zum Teil nach dem durch die Kronen einfallenden Oberlicht, zum Teil aber auch nach dem (durch Reflexlicht vom Wasserspiegel her verstärkten) Unterlicht orientiert waren. In einem Falle sah ich sogar noch in reichlich 10 m Höhe auf der Nordseite eines fast vertikalen Rotbuchenstammes mehrere wohlentwickelte Exemplare dieses Farnes der Rinde aufsitzend. Der hohe, gleichmäßige Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist eben hier der üppigen Entfaltung einer Epiphytenvegetation, an der sich nicht nur Algen, Moose und Flechten, sondern auch Farne und Blütenpflanzen (als »Gelegenheitsepiphyten«) beteiligen, besonders günstig. Auch in den feuchten Gebirgsengen des Johnsbach- und Radmertales in Obersteiermark liegen die Verhältnisse ähnlich. Dort ist es neben einigen Moosen vorzugsweise die Lungenflechte (*Sticta pulmonaria*), welche ganz ungewöhnlich üppig auftritt und mit ihren breiten graugrünen Lappen nicht nur die Rinde der Buche (*Fagus sylvatica*), sondern auch jene fast aller anderen Baumarten überkleidet und selbst noch die schwächsten Zweige damit umspinnt.

Überblickt man die Aufsammlungen, betreffend die grüne Höhlenvegetation der besprochenen 10 Lokalitäten aus dem Elbesandsteingebirge, so springt zunächst die relative Artenarmut dieser Höhlenflora ins Auge. Die Erklärung hiefür ergibt sich aber ungezwungen 1. aus dem Umstande, daß es sich um ein enger begrenztes Beobachtungsgebiet handelt; 2. daß, wie erwähnt, Höhlen mit größerer Tiefenerstreckung hier fehlen oder doch selten sind; 3. daß die Formation des Sandsteins (ebenso wie die des Urgebirges) gegenüber dem Kalk eo ipso einen geringeren Artenreichtum der Flora aufweist; 4. daß speziell im Innern trockener Höhlungen dieses Gebietes, wo das Gestein in feinkörnigen Sand, der den Boden bedeckt, zerfällt, die Bedingungen für das Aufkommen einer reicheren Vegetation, speziell von Blütenpflanzen, ungleich ungünstigere sind als in Kalkhöhlen, wo diese in dem Verwitterungsprodukte des Kalksteins, dem am Boden abgelagerten und zusammengeschwemmten roten Höhlenlehm, sowie der eingangs oft mächtig entwickelten Humusschichte reichlichere Ernährung findet; 5. in dem Umstande, daß gerade dieses Gebiet außerordentlich stark begangen wird, worunter naturgemäß eine eventuell vorhandene Vegetation auffälligerer Blütenpflanzen sehr zu leiden hat. Die Hauptmenge der Vegetation konzentriert sich in diesem Gebiet, von der Bodenflora abgesehen, auf die stets mehr weniger feuchte, zerklüftete Außenseite der Felsgebilde, die in ihren grotesken Absonderungen, ihrer bizarren Oberflächenskulptur oft ganz und gar an die Erosionsformen des Kalkes erinnern. Bald sind die zahllosen kleineren und größeren kreisrunden Vertiefungen und Löcher der Felswand, die ihr das Aussehen riesiger Bienenwaben verleihen, oder sie wie von Tausenden von Bohrmuscheln durchnagt erscheinen lassen, von Algenkolonien ausgekleidet, bald wieder besiedeln diese im Verein mit Flechten und Moosen die erhabenen, nach allen Richtungen verlaufenden, sich überkreuzenden und oft zu einem förmlichen Reliefgitterwerk verschränkenden Leisten und Zäpfchen des Sandsteins, die in Form und Farbe (gelblichweiß, grau, ziegelrot, tiefbraun bis schwarz) sich ganz den Bildungen des Sinters oder Tropfsteins an die Seite stellen. Diese Pflanzen sind es nicht zum geringsten, welche, wie J. Walter in seiner »Geologie von Deutschland« bemerkt, »die Formen dieser seltsamen Landschaft konservieren, die in ihren großen Zügen unter anderen klimatischen Bedingungen entstand, wenngleich ihr vielgestaltiges Relief auch durch die heute wirksamen Kräfte der Verwitterung und Abtragung — Wind und Wasser — im Detail immer wieder neu gestaltet wird.«

Als Zuwachs zu dem bisherigen Ausweis der grünen Höhlenvegetation<sup>1</sup> ergeben sich aus dem Elbesandsteingebirge nachfolgende Arten:<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Siehe I. Teil (Fortsetzung) p. 19 bis 21.

<sup>2</sup> Die Bestimmung der aufgesammelten Moose übernahm auch diesmal in lebenswürdigster Weise der — leider vor kurzem verstorbene — bekannte Bryologe Direktor Dr. J. Glowacki in Graz.

Dicotyledonen: *Sambucus racemosa*.

Monocotyledonen: *Luzula*-Spezies.

Farne: *Aspidium spinulosum*, *Pteridium aquilinum*, *Phegopteris Dryopteris*, *Phegopteris polypodioides*.

Laubmoose: *Tetradontium Brownianum* Br. eur., *Rhabdoweisia denticulata* Br. eur., *Heterocladium heteropterum* Br. eur., *Schistostega osmundacea*, *Leucobryum glaucum*, *Dicranodontium longirostre*, *Dicranum fulvum*, *Isopterygium pulchellum*.

Lebermoose: *Cephalozia bicuspadata* Dum., *Calypogeia Trichomanis* Corda, *Diplophyllum albicans*, *Scapania nemorosa*.

Flechten: *Lecidea lucida*.

Von diesen Pflanzen gelten in bezug auf ihr Verhalten zum Substrate *Pteridium aquilinum* als im allgemeinen kalkfeindliche Sandpflanze, die sich aber auch sandarmem Kalklehmboden anzupassen vermag. (Auch das als Außenpflanze vorgefundene *Blechnum Spicant* bevorzugt Sandboden.) Von den Laubmoosen sind *Tetradontium Brownianum*, *Rhabdoweisia denticulata*, *Schistostega osmundacea*, *Heterocladium heteropterum* ausgesprochen kieselstet, *Dicranum fulvum* ist auf Kalk selten. Es ist demnach die Beschaffenheit des Substrates auch für die Zusammensetzung der grünen Höhlenvegetation in sehr einschneidender Weise maßgebend, weniger allerdings — in vorliegendem Falle — für die Blütenpflanzen als vielmehr für die Farn- und Moosvegetation. Merkwürdig ist das Fehlen zweier sonst sehr häufiger Höhlenfarne (*Asplenium trichomanes* und *Asplenium Ruta muraria*), die sonst ziemlich wahllos Kalk und Urgestein besiedeln, im Gebiete. Als echte Höhlenpflanzen erwiesen sich neuerdings *Isopterygium depressum* und die Cyanophyceen (*Gloeocapsa*-Arten). Aus den Kalkhöhlen Nr. 49 bis 53 kommen an neuen Arten hinzu:

Monocotyledonen: *Avena fatua*.

Farne: *Aspidium filix mas*.

Laubmoose: *Bryum ventricosum*, *Hylocomium squarrosum* (L.) Br. eur. var. *calvescens* (Wils.) Hook., *Tortula subulata* (L.) Hedw., *Ditrichum flexicaule* (Schleich) Hampe, *Timmia norvegica*.

Demnach ergibt sich als gegenwärtiger Stand der grünen Höhlenvegetation nach meinen Untersuchungen unter Zugrundelegung der Ziffern des letzten Ausweises: Algen unverändert (zirka 5 Arten), Flechten (6) + 1 = 7 Arten, Lebermoose (9) + 4 = 13 Arten, Laubmoose (72) + 13 = 85 Arten, Farne (11) + 5 = 16 Arten, Monocotyledonen (3) + 2 = 5 Arten, Dicotyledonen (90) + 1 = 91 Arten, zusammen, Algen nicht gerechnet, (191) + 26 = 217 Arten.

Eine außerordentlich erwünschte und wertvolle Ergänzung erfuhren meine Studien über die grüne Höhlenvegetation in jüngster Zeit durch die Beobachtungen, die F. Morton über die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnergebiet angestellt hat. Die Resultate seiner Studien sind um so wertvoller, als sie Lokalitäten aus einem von mir bisher in meine Untersuchungen noch nicht einbezogenem Florengebiete — dem mediterranen — betreffen. Ihre Einordnung in den Kreis meiner eigenen Beobachtungen, welche der Autor mir ausdrücklich gestattete, ist daher in hohem Grade geeignet, das Gesamtbild der grünen Höhlenvegetation abzurunden und ihre Stellung in biologischer, systematischer und pflanzengeographischer Hinsicht herauszumeißeln. Morton untersuchte bis jetzt 4 Höhlen dalmatinischer beziehungsweise istrischer Inseln, zwei davon auf Arbe, zwei auf Lussin gelegen. Im folgenden ist aus seiner Arbeit<sup>1</sup> nur das für Vergleichszwecke unbedingt Nötige angeführt, beziehungsweise im Zusammenhang mit meinen Studien diskutiert.

<sup>1</sup> Die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnergebiete. Öst. bot. Zeitschrift 1914. Nr. 7.

## I. Höhle auf der Punta Ferkanjo (Arbe).

Seehöhe 2 m. Exposition Nord. Tiefe 5 m. Außenvegetation von Pflanzen der »Garrigue« und steinigen Trift gebildet. Außenlicht =  $\frac{1}{5.5}$ . Innenvegetation:

Bis 0.5 m,  $L = \frac{1}{8}$ , *Reichardia picroides*.

» 0.8 m,  $L = \frac{1}{10}$ , *Tamus communis*.

» 1.5 m,  $L = \frac{1}{20}$ , *Rubia peregrina*.

» 2 m,  $L = \frac{1}{35.4}^*$  *Ceterach officinarum*.

» 2.25 m,  $L = \frac{1}{48}$ , *Asplenium trichomanes*, fertil.

» 2.45 m,  $L = \frac{1}{60}$ , *Parietaria judaica* (Phanerogamengrenze).

» 3 m,  $L = \frac{1}{98.5}^*$  *Phyllitis hybrida*, fertil.

» 3.5 m,  $L = \frac{1}{170}$ , *Adiantum Capillus Veneris*, fertil.

» 3.8 m,  $L = \frac{1}{300}$ , *Asplenium trichomanes*, steril.

» 3.9 m,  $L = \frac{1}{331}^*$  *Phyllitis hybrida*, steril.

» 4 m,  $L = \frac{1}{357}^*$  *Cephalozia bicuspidata*.

» 4.8 m,  $L = \frac{1}{1700}^*$  *Adiantum Capillus Veneris*, steril.

» 5 m,  $L = \frac{1}{1800}^*(?)$  *Protococcus viridis*, *Glococapsa aeruginosa*, *Glococapsa alpina*.

Die mit \* bezeichneten Werte der Lichtintensität wurden von Morton selbst ermittelt. Konstruiert man mit ihrer Hilfe die Kurve des Lichtabfalles in der Höhle (siehe Fig. 2), so erhält man — natürlich nur angenähert — auch die den übrigen Abständen vom Eingange entsprechenden Lichtintensitäten. Der Verlauf dieser Kurve deckt sich bemerkenswerterweise fast völlig mit jenem, der dem Absinken der Beleuchtung in der Drachenhöhle (Nr. 18, I. Teil dieser Abhandlung, p. 28) entspricht. Für die von mir so vielfach schon festgestellte durchschnittliche Reihenfolge der Besiedlung des Höhleninnern durch grüne Pflanzen mit zunehmender Lichtabschwächung ist gerade Morton's Höhle Nr. 1 ein neuer schlagender Beweis, ein geradezu klassisches Beispiel. Gleich eingangs

Fig. 2.



bleibt die einjährige Komposite *Reichardia*, sowie der den lichtbedürftigen Monocotyledonen angehörige *Tamus communis* (nebenbei bemerkt, die erste in Höhlen vorgefundene, Knollen besitzende Staude) zurück. Weiter dringen die Dicotyledonenstauden *Rubia* und *Parietaria* ein. Sie räumen den Farnen (*Ceterach*, *Asplenium*, *Phyllitis*, *Adiantum*) den Platz, welche ihrerseits wieder, bei zureichender Beleuchtung, zunächst in fertilen Exemplaren, später aber nur mehr steril oder in stationären Jugendformen auftreten. Den Schluß bilden wieder die Moose, Grün- und Blaualgen.

## 2. Jaminahöhle (Arbe).

Seehöhe 110 m, Exposition Nord, Tiefe 23 m. Außenlicht =  $\frac{1}{6}$ . Innenvegetation:

- Bis 1·5 m,  $L = \frac{1}{28\cdot6}$ \* Vorkeime von *Asplenium Ruta muraria*, sterile Stengel von *Tortella flavovirens*.
- » 1·8 m,  $L = \frac{1}{35}$ \* *Ceterach officinarum*.
- » 2·5 m,  $L = \frac{1}{55}$  *Asplenium trichomanes*, fertil.
- » 2·7 m,  $L = \frac{1}{65}$  *Parietaria judaica* (Phanerogamengrenze).
- » 3 m,  $L = \frac{1}{80}$  *Rhynchostegiella algeriana*, fertil.
- » 7·5 m,  $L = \frac{1}{710}$ \* *Asplenium trichomanes*, steril, *Adiantum Capillus Veneris*, Prothallien, *Rhynchostegiella algeriana*, steril.
- » 23 m,  $L = \frac{1}{1500}$ \* *Protococcus viridis*.

## 3. Vela jama („grande grotta“), Lussin.

Seehöhe 450 m, Exposition Südwest, Tiefe 25 m. Außenlicht =  $\frac{1}{1\cdot1}$ . Innenvegetation.

- Bis 3 m,  $L = \frac{1}{1\cdot69}$ \* *Alyssum medium*.
- » 6 m,  $L = \frac{1}{2\cdot5}$  *Tolypothrix calcarea* (Scytonemaceae).
- » 7 m,  $L = \frac{1}{3}$  *Cymbalaria muralis*, *Rubia peregrina*, *Rubus ulmifolius*, *Encladium styriacum*.
- » 8 m,  $L = \frac{1}{4}$  *Asplenium Ruta muraria*.
- » 14·7 m,  $L = \frac{1}{18}$  *Asplenium trichomanes*, fertil.
- » 15 m,  $L = \frac{1}{20}$ \* *Parietaria judaica* (Phanerogamengrenze).
- » 20 m,  $L = \frac{1}{210}$ \* *Protococcus viridis*, *Plectonema nostocorum* (Scytonemaceae), *Aphanocapsa cinerea* (Lemm. nov. sp.).

## 4. Organac-Höhle (Lussin).

Seehöhe 300 m, Exposition Südwest, Tiefe 40 m, Außenlicht  $\frac{1}{1.3}$ . Innenvegetation:

Bis 2 m,  $L = \frac{1}{2.6}^*$  *Urtica dioica*.

» 5 m,  $L = \frac{1}{42}$  *Rubus ulmifolius*, *Fissidens bryoides*.

» 5.6 m,  $L = \frac{1}{60}$  *Rubia peregrina*.

» 6 m,  $L = \frac{1}{80}$  *Parietaria judaica* (Phanerogamengrenze).

» 7 m,  $L = \frac{1}{187}^*$  *Asplenium trichomanes*, *Rhynchostegiella algiriana*, *Protococcus viridis*,  
*Schizothrix calcicola*.

In diesem Falle, wo von Morton nur für zwei Fixpunkte der Vegetation (2 m, beziehungsweise 7 m Tiefe) der Lichtgenuß bestimmt worden war, erlaubt der mögliche Verlauf der Kurve des Lichtabfalles natürlich eine gewisse Breite der Interpretation. Die von mir angenommenen, beziehungsweise erschlossenen Zwischenwerte stellen die günstigsten möglichen Werte der Lichtabschwächung dar, die in Wirklichkeit vielleicht nicht unerheblich hinter diesen zurückbleiben dürften.

Im ganzen umfaßt die grüne Vegetation dieser vier Höhlen demnach: 7 Arten von Algen, 1 von Lebermoosen, 4 von Laubmoosen, 4 von Farnen, 1 von Monocotyledonen, 7 von Dicotyledonen, davon als neu gegenüber meinen bisherigen Funden:

Algen: *Gloeocapsa aeruginosa*, *Plectonema nostocorum*, *Tolypothrix calcarea*, *Schizothrix calcicola*, *Aphanocapsa cinerea* (eine überhaupt neu entdeckte Art!).

Laubmoose: *Eucladium styriacum*, *Fissidens bryoides*, *Tortella flavovirens*, *Rhynchostegiella algiriana*.

Farne: *Ceterach officinarum*, *Adiantum Capillus Veneris*, *Phyllitis hybrida*.

Monocotyledonen: *Tamus communis*.

Dicotyledonen: *Parietaria judaica*, *Rubia peregrina*, *Rubus ulmifolius*, *Reichardia picroides*, *Cymbalaria muralis*, *Alyssum medium*.

Die von mir im früheren aufgestellte Liste der grünen Höhlenvegetation stellt sich unter Einbeziehung von Morton's Funden demnach wie folgt: Algen zirka 10 Arten, Lebermoose 13, Laubmoose 89, Farne 19, Monocotyledonen 6, Dicotyledonen 97, Summe = 234. (Zuwachs an Familien: *Dioscoreaceae*; an Gattungen: *Tamus*, *Luzula*, *Parietaria*, *Rubia*, *Reichardia*, *Cymbalaria*, *Alyssum*). Als häufigste Pflanzen (in allen vier Höhlen Mortons vertreten) ergeben sich: *Protococcus viridis*, *Asplenium trichomanes* und *Parietaria judaica*. Grün- und Blaualgen, sowie der gemeine Streifenfarn rechtfertigen sonach ihren Ruf als mehr weniger kosmopolitische, typische Höhlensiedler aufs neue. Nebenher sei erwähnt, daß damit nun auch das Vorkommen von *Asplenium trichomanes* in Höhlen aller Höhenlagen zwischen 2 bis 1560 m festgestellt ist. *Parietaria judaica* dürfte im Süden in bezug auf ihr häufiges Auftreten in Höhlen etwa unserer *Urtica dioica* gleichzustellen sein. *Adiantum Capillus Veneris* wird von Morton schon an anderer Stelle<sup>1</sup> geradezu

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis der Pteridophytengattung *Phyllitis*. Öst. bot. Zeitschrift 1911. Heft 12  
Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse, 92. Band.

»als Charakterpflanze der Höhlen des Tignarogebirges« bezeichnet, und ist auch weiter nördlich, am Festlande — nach Paulin — in Grotten verbreitet. Wichtig erscheint mir, daß in allen vier Höhlen die Phanerogamengrenze von ein und derselben Art: *Parietaria judaica* gebildet wird. (In den von mir untersuchten Höhlen nördlicherer Breiten wird sie zwar recht häufig auch von einer bestimmten Art: *Lactuca muralis*, in anderen Fällen aber von *Urtica dioica*, *Geranium Robertianum*, in größerer Höhe öfters von *Viola biflora* oder anderen Pflanzen eingenommen.) Der Intensitätswert, mit dem die Phanerogamengrenze zusammenfällt, beziehungsweise in Kraft tritt,  $\frac{1}{60}$  in Nr. 1,  $\frac{1}{65}$  in Nr. 2,  $\frac{1}{20}$  in Nr. 3,  $\frac{1}{80}$  in Nr. 4 Morton's, hält sich auch hier im Rahmen der von mir bisher hiefür in Höhlen ermittelten Werte, beziehungsweise differiert nur wenig von der Lichtabschwächung  $\left(\frac{1}{70}\right)$ , die auch in unseren schattigsten Wäldern dem Vordringen der Phanerogamen ein Ziel setzt. Unterschreitungen dieses Minimums scheinen in Höhlen im allgemeinen nicht selten vorzukommen (vgl. Nr. 18, Phanerogamengrenze bei  $\frac{1}{90}$ ) und sind vielleicht gerade im Süden aus einem später zu erörternden Grund sogar häufiger. Die bei  $\frac{1}{80}$  noch vorgefundene *Parietaria judaica*<sup>1</sup> hat möglicherweise an und für sich eine große Breite der Anpassung, speziell an niedrige Intensitäten. Für die verwandte *Parietaria erecta* = *P. officinalis* wenigstens liegen Beobachtungen Wiesner's vor, nach denen ihr Lichtgenuß im Mai  $\frac{1}{6}$  —  $\frac{1}{8}$ , im Juni (Blüte)  $\frac{1}{6 \cdot 2}$  —  $\frac{1}{61}$  ist. Der genannte Forscher bemerkt dazu noch ausdrücklich, »daß dieses Licht ihr im Schatten der Holzgewächse, unter denen sie sich aufhält, zufließt, durch Selbstbeschattung aber für die tiefer stehenden Blätter der Pflanze dieser Wert (Minimum) noch beträchtlich tiefer sinken könne«. Die Breite der Anpassung von *Adiantum Capillus Veneris* an verschiedene Beleuchtung muß auf Grund der Beobachtungen Morton's als eine ganz außerordentliche bezeichnet werden. Ich habe seinerzeit in Istrien und Dalmatien, allerdings nur in wenigen Fällen, den Lichtgenuß dieses Farnes bestimmt und hiefür die Werte  $\frac{1}{4}$  —  $\frac{1}{15}$  erhalten. Mit dem von Morton gefundenen Minimum von  $\frac{1}{1700}$  schlägt sie weit den bisher unter den Farnen von *Asplenium trichomanes* mit  $\frac{1}{1380}$  als Minimum gehaltenen Rekord. Nachdem *Adiantum Capillus Veneris* noch bis  $\frac{1}{170}$  fertil angetroffen wurde, dürfte sich ihre normale Entwicklung zwischen den Werten  $\frac{1}{4}$  —  $\frac{1}{170}$  vollziehen, das anormale Minimum (steriler Zustand) dagegen bis  $\frac{1}{1700}$  reichen. Die entsprechenden, von mir ermittelten Werte für *Asplenium trichomanes* sind: fertil von  $\frac{1}{1 \cdot 5}$  —  $\frac{1}{300}$ , steril von  $\frac{1}{300}$  —  $\frac{1}{1380}$ . In fertilem Zustand ist also die Anpassungsbreite von *Asplenium trichomanes*, in sterilem jene von *Adiantum Capillus Veneris*, absolut genommen, größer. Auch *Phyllitis hybrida* ist als sehr anpassungsfähig zu bezeichnen. Das Maximum seines Lichtgenusses läge nach Morton's Angabe (Nr. 1) etwa bei  $L = \frac{1}{1 \cdot 36}$ , das Minimum seiner normalen Entwicklung (fertiler Zustand) bei  $L = \frac{1}{98 \cdot 5}$ , des vegetativen (sterilen) Zustandes bei  $L = \frac{1}{331}$ .

<sup>1</sup> *Parietaria judaica* tritt auch im Binnenlande (Südtirol, Istrien, Krain, Steiermark) vielfach an Mauern auf. *Rubus ulmifolius* und *Reichardia picroides* sind nach Fritsch mediterran, *Rubia peregrina* hat auch atlantische Verbreitung.

In bezug auf die Lage des Maximums wie des anormalen Minimums zeigt dieser Farn einige Ähnlichkeit mit *Cystopteris fragilis*, für den als Lichtgenuß ermittelt wurde  $L = \frac{1}{1 \cdot 1} - \frac{1}{36} \left( \frac{1}{300}, \text{steril} \right)$ .

Auch Morton fand, übereinstimmend mit meinen Beobachtungen, daß mit zunehmender Lichtabschwächung in Höhlen immer häufiger stationäre Jugendformen von Farnen (speziell von *Asplenium trichomanes*) auftreten. Er stellte auch fest, daß die vorgefundenen Vorkeime dieses Farnes sowie von *Adiantum Capillus Veneris* streng euphotometrisch (vertikal zum Höhlenboden) orientiert waren. Die bei  $\frac{1}{1700}$  beobachteten Exemplare von *Adiantum Capillus Veneris* weichen so stark vom Normaltypus ab, daß Morton nach dem Vorschlag Paulins sich veranlaßt sah, dieselben als *Adiantum Capillus Veneris* f. *subintegrum* Morton et Paulin zu bezeichnen. (Vgl. die von mir in der Frauenmauer entdeckte Form *Isopterygium depressum* var. *cavernarum* mihi.) Das in der Vela jama vorgefundene *Eucladium styriacum* Glow. ist nach Glowacki eine ausgesprochene Schatten-, beziehungsweise Höhlenform zu der entsprechenden, von *Eucladium verticillatum* gebildeten Lichtform dieses Mooses. (Analog *Didymodon glaucus* zu *Didymodon rigidulus*). Bei *Phyllitis hybrida* konnte Morton eine ausgesprochene, den morphologischen Unterschieden der Licht- und Schatten- (beziehungsweise Höhlen-)Wedel parallel gehende Verschiedenheit des anatomischen Baues derselben konstatieren, welche darin gipfelt, daß das Mesophyll der Schatten- (beziehungsweise Höhlen-)Wedel keine Differenzierung aufweist, während jenes der Lichtwedel — bei mächtigerer Entwicklung — unverkennbare Ansätze zu dorsiventraler Gliederung erkennen läßt. Nach früheren von mir gemachten Beobachtungen kommt es auch an Lichtwedeln von *Asplenium trichomanes* zu einer charakteristischen Verstärkung des Mesophylls (3 bis 4 Reihen gegenüber 2 der Schattenwedel), wengleich ein weiterer Ausbau in dorsiventraler Richtung in ihnen unterbleibt.

Da diese dritte Mitteilung als vorläufiger Abschluß des morphologischen und systematischen Teiles dieser Untersuchungen gedacht ist, so schien es mir zweckmäßig, an dieser Stelle zur Abrundung des gewonnenen Einblickes in die Zusammensetzung der grünen Höhlenvegetation die in der Literatur ungemein zerstreuten und oft nur schwer oder rein zufällig zu erlangenden einschlägigen Daten zu vereinigen.

Als Bewohner von Höhleneingängen oder des Höhleninneren werden genannt, von Blütenpflanzen:

*Lactuca muralis*, *Chenopodium album*, *Sagina procumbens* (auf Felsen der Grotta del Turco am Ätna in zirka 1300 m Seehöhe, nach Strobl, Öst. bot. Zeitschrift 1882 und 1880), *Parietaria*, *Geranium Robertianum*, *Clematis* (Grotten auf Lampedusa, nach Solla, Öst. bot. Zeitschrift 1884), *Urtica dioica* (im kraterförmigen Zugang zur Eishöhle von Scarisióra, Aranyostal, zirka 1200 m Seehöhe, nach Kerner, Öst. bot. Zeitschrift 1876). Der inzwischen leider verstorbene, um die Botanik und Höhlenforschung verdiente Landesgerichtsrat G. Gaunersdorfer (zuletzt in Wien) fand, nach brieflicher Mitteilung an mich, in mährischen Höhlen (Katharinenhöhle) eine eigenartige, windende *Urtica*-Spezies »ähnlich der *Urtica Kiovensis* Fritsch«, die er als Höhlenportal-Hängenessel (*Urtica cavernarum*) bezeichnete.

Farne: *Hymenophyllum lunbridgense* (als Höhlenbewohner von Giesenhagen angeführt), *Gymnogramme leptophylla* (warme Erdhöhlen bei Meran, nach Luerssen), *Phyllitis hybrida* (Taubenhöhle auf Arbe, 3 m vom Eingang entfernt, nach Morton, Öst. bot. Zeitschrift 1914, Abb. 2), *Phyllitis hemionitis* (Lag.) O. Kuntze (Grotta di St. Liberata auf dem Mt. Argentario [hier üppig] und Grotta di Re Tiberio auf dem Mt. Mauro [hier steril] nach Pampanini, zitiert in Morton, Öst. bot. Zeitschrift 1914), *Scolopendrium vulgare* (nicht gemein, aber sehr üppig an den schattigen Eingängen der in den Wäldern gelegenen Grotten und Höhlen Krains, nach Paulin), in der Rötelseehöhle am Abhang des Erlakogels bei Gmunden, 430 m Seehöhe, Linzer Tagespost vom 27. VIII. 1911), *Scolopendrium vul-*

*gare* var. *cavernicola* (Höhlen bei einem Wasserfall am Ufer des Lago d'Iseo nach Ugolini, zitiert in Morton, Öst. bot. Zeitschrift 1914), *Adiantum Capillus Veneris* (Grotte von Ospos bei Triest), *Asplenium Petrarchae* (Lokvicahöhle bei Buccariza, Öst. bot. Zeitschrift 1884), *Asplenium lepidum* (Grotte von Ospos unweit Muggia, nach D. Hirc, Öst. bot. Zeitschrift 1893 und Golumbaczer Höhle im Banat, nach Luerssen), *Asplenium trichomanes* var. *incisa*, oft steril (Eishöhle bei Gerolstein, nach Luerssen), *Cystopteris fragilis* und *Polystichum pallidum* (Felsen der Grotta del Turco am Ätna, nach Strobl, l. c.), *Cystopteris alpina* (Kalkhöhlen der Schneegruben am Untersberg, nach Luerssen), *Cystopteris montana* (kleine Höhlen am Eingang zur Schlernklamm, nach Luerssen).

Lebermoose: *Lejennia serphyllifolia* und *Metzgeria furcata* (Felsenhöhle im Hradister Wald, nach Děděček, Öst. bot. Zeitschrift 1875), *Jungermannia albicans*, *J. ventricosa*, *J. bicuspidata*, *Alicularia scalaris*, *Sarcosyphus Ehrharti*, *Cephalozia bicuspidata* (Stollen ober St. Christoph am Arlberg, nach Jack, Verhandl. der zool.-bot. Ges. in Wien 1895), *Jungermannia trichophylla*, *J. exsecta* (kleine Kalkhöhlen in Tirol, nach Arnold, Verhandl. der zool.-bot. Ges. 1875, 1896 mit dem Vermerk: Flechten erst außerhalb der Höhlen).

Laubmoose: *Bartramia ithyphylla* (Stollen ober St. Christoph, nach Jack, l. c.), *Anoetangium Hornschuchianum*, *Barbula aciphylla*, *Distichium capillaceum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Br. capillare*, *Mnium orthorrhynchum*, *Timmia norvegica*, *Philonotis fontana*, *Barbula mucronifolia*, *Orthothecium intricatum*, *Amblystegium Sprucei*, *Hypnum Bambergi* var. *dolomiticum*, *Pseudoleskea* sp. (kleine Kalkhöhlen in Tirol, nach Arnold, l. c.), *Seligeria pusilla* (Kalkhöhle bei Turnau, nach Děděček, Öst. bot. Zeitschrift 1877), *Andraea sparsifolia* (eine äußerst schlaffe Form dunkler Felshöhlen, Thurneralpe bei Lienz, 2600 m, 1874 entdeckt und als *Andraea petrophylla* var. *homomalla* bezeichnet, nach Rabenhorst), *Molendoa Hornschuchiana* (Kalkhöhlen oberhalb der Matreier Grube, 2275 m, nach Rabenhorst), *Grimmia incurva* (gern in Höhlen), *Orthotrichum Killiarsii* (Porphyrhöhle der Bocche oberhalb Paneveggio in der Fleims, 2600 m), *Encalypta rhabdocarpa* (Kalkhöhlen), *Tetradontium Brownianum* (Decke kleiner Höhlen, gern Nordlage, var.  $\gamma$  *repandum*: Tuchgewölbe auf der Heuscheuer in Nordböhmen), *Mielichhoferia nitida* (Höhlen, Stollenöffnungen), *Bryum calcareum* (Höhlen bei Paganello, 2050 m), *Mnium hymenophylloides* (auf der Erde von Höhlen), *Neckera oligocarpa* (trockene Porphyrhöhlen im Val Sadola bei Predazzo, 2000 m), *Myurella Careyana* (Kalkhöhlen), *Plagiothecium piliferum* (Brunsvellengrotte im Hagapark bei Stockholm), *Orthothecium binervulum* f. *laxior* (Kalkhöhlen, lockerrasige Höhlenform), *Isothecium myosuroides* var.  $\beta$  *cavernarum* (Höhlen der Bayreuther Sandsteine, Steinkammer bei Bunzlau, steril, kriechend mit zahlreichen Stolonen), *Brachythecium vagans* (Kalk- und Sandsteinhöhlen), *Br. densum* (Buchenreuther Höhle ober Pretzfeld, Arnshöhle ober Kipfenberg), *Euryuchium cirrosum* var.  $\delta$  *Molendoi* (Cortusahöhle im Allgäu), *Plagiothecium neckeroideum* (alpine Höhlen), *Pl. denticulatum* var. *hercynicum* (Sandsteinhöhlen der Rhön), *Pl. Schimperii*  $\beta$  *nanum* (Steinkammer bei Bunzlau), *Amblystegium curvicaule* (Höhlen), *Hypnum Halleri* (Eingang des Eisloches über der Marmormühle im Harz, Quarklöcher am Glatzer Schneeberg), *Amblystegium curvicaule*, *Encalypta contorta*, *Hypnum molluscum*, *H. sulcatum*, *H. uncinatum*, *Amblystegium filicinum*, *A. Sprucei*, *Oncophorus virens*, *Orthothecium rufescens*, *O. intricatum*, *Timmia norvegica*, *Webera cruda*, *Plagiopus Oederi* (in Schatten- und Höhlenformen am Grunde des Paradanatrichters nach Beck von Managetta), *Pterygophyllum luceus* (Klüfte und Höhlen des Urgebirges, nach Giesenhagen).<sup>1</sup>

Algen: *Frustulina saxonica*, *Cosmarium*, Chroocaccaceen, Oscillariaceen, Nostocaceen, Rivulariaceen (als »gelegentliche« Höhlenbewohner von Giesenhagen angeführt. *Hormospora*, *Oscillatoria*, *Vaucheria* (nach brieflicher Mitteilung von Gaunersdorfer in Höhlen gefunden). Die zweifellos wertvolle Beiträge enthaltende »Studie über die Dunkelflora der Slouperhöhlen« von Dr. Stranah

<sup>1</sup> J. Dörfler berichtet (in österr. bot. Zeitschrift 1915, Nr. 1) über folgende, in der Höhle des Zeus (am Berge Ida auf Kreta) in 1400 m Höhe aufgefundenen Moose: *Madotheca rivularis* Nees (*Hepaticae*), *Gymnostomum rupestre* Schleich, steril, *Bryum capillare* L. (»eine höchst eigentümliche Höhlenform«), *Timmia bavarica* Hessl., *Neckera lurgida* Jur., *Amblystegium Sprucei* (Bruch) Br. eur.

königl. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag, 1907, blieb mir leider unzugänglich. Die marine Algenflora der Grotta del Tuono bei Neapel besteht nach Frankenberg in den vorderen hellen Teilen aus: *Halopteris filicina*, *Rhytiphloea tinctoria*, *Bornetia secundiflora*, *Delesseria Hypoglossum*, in den rückwärtigen dunklen Teilen aus: *Phyllophora Heredia*, *Ph. nervosa*, *Peyssonnelia rubra*, *Spondylothamnium multifidum*, *Bonmaisonia asparagoides*, *Palmophyllum flabellatum*. Die Grotten bei der Gajola beherbergen nach demselben Autor: *Nitophyllum uncinatum*, *Callithamnion elegans*, *Peyssonnelia DUBYI*, *Melobesia* (steril), jene zwischen Cap Misenum und Bajä: *Phyllophora nervosa* und *Ph. Heredia*, die Grotte von Nisida: *Phyllophora palmettoides*.

Wiesners umfassende Lichtgenußstudien haben bekanntlich interessante Beziehungen zwischen den Kardinalpunkten des Lichtgenusses ein und derselben Pflanze einerseits und der Änderung der geographischen Breite und Seehöhe ihres Standortes andererseits ergeben. So interessant und zweifellos lohnend es nun wäre, diesen Beziehungen auch bei der grünen Pflanzenwelt der Höhlen nachzugehen, so muß ich mir doch, wenigstens für den ersten Teil, dies derzeit versagen, da meine Beobachtungen über ein Gebiet, das vom 45° 47' nördl. Br. (Adelsberg), bis 51° nördl. Br. (Tetschen) reicht, nicht hinausgehen. Es wäre aber immerhin denkbar, daß man das auffallend niedrige Minimum von *Parietaria judaica* in Morton's Höhle Nr. 4 ( $= \frac{1}{80}$ ), sowie jenes von *Adiantum Capillus Veneris* in Nr. 1 ( $= \frac{1}{1700}$ ) wenigstens zum Teil auf Rechnung der südlichen Lage (Breite von Lussin  $= 44^\circ 32'$ , Jahresmittel  $= 15.4^\circ$  C.) setzen könnte, da nach Wiesner »das Minimum des relativen und absoluten Lichtgenusses um so niedriger gelegen ist, je wärmer die Jahreszeit ist, in welcher eine zu verschiedenen Zeiten innerhalb der Vegetationsperiode wachsende, blühende und fruchtende Pflanze ihre Entwicklung durchmacht«. Ein Teil des einstrahlenden Lichtes wird eben in Wärme umgesetzt. »Die Pflanze sucht in größeren Breiten wie auch in größeren Höhen, die stärkere Beleuchtung auf, damit ihre Organe durch das Licht die zum Gedeihen nötige Wärme erhalten«. <sup>1</sup>

Um so mehr aber gestatten meine Beobachtungen, welche Höhlenlokalitäten von 140 m aufwärts bis zu 2200 m Seehöhe, also innerhalb eines Vertikalabstandes von 2060 m umfassen, der eventuellen Beeinflussung des Lichtgenusses der grünen Höhlenvegetation durch die Erhebung über den Meeresspiegel nachzugehen. Die Zunahme des Lichtgenusses mit der Seehöhe wurde unter anderem von Wiesner für *Corydalis cava* (Lichtgenuß in Wien, 170 m Seehöhe  $= \frac{1}{1.8} - \frac{1}{4}$ , in 500 m Höhe, Hohenberg in Niederösterreich  $= \frac{1}{1.2} - \frac{1}{1.3}$ ), *Anemone nemorosa* (Wien, L  $= \frac{1}{2.5} - \frac{1}{5}$ , Hohenberg  $= \frac{1}{1.3} - \frac{1}{2}$ ) festgestellt.

<sup>1</sup> *Betula verrucosa* Lichtgenuß in Niederösterreich, zirka 48° nördl. Br.  $= 1 - \frac{1}{9}$ , in Drontheim (66° nördl. Br.,  $1 - \frac{1}{4}$ )

*Sorbus Aucuparia*, in Niederösterreich  $1 - \frac{1}{28}$ , Hammerfest (70° 40')  $1 - \frac{1}{1.1}$ .

*Acer platanoides*, in Niederösterreich  $1 - \frac{1}{55}$ ; Tromsö  $1 - \frac{1}{5}$ .

*Anemone nemorosa*, Wien  $\frac{1}{2.5} - \frac{1}{5}$ , Stockholm fast stets  $L = 1$ .

*Taxacum officinale*, Wien  $1 - \frac{1}{12}$ , Trollfjord (70° 20') fast stets  $L = 1$ .

Nach Fritsch ist *Scilla bifolia* in der subalpinen Region freier exponiert als in der Ebene. *Bupleurum longifolium* geht nach Drude (Deutschlands Pflanzengeographie 1896) in den präalpinen Waldungen ans Licht und tritt auch in die alpine Felsenformation ein. *Oxalis Acetosella* wendet nach demselben Autor in der subalpinen Region (Region IV) nur mehr selten die Bewegung seiner Blätter gegen die Sonne an. *Phegopteris Dryopteris* wurde von Fritsch im Anlauftale bei Gastein in zirka 1650 *m* Höhe auf stark besonnten Felsen, also in viel freierer Exposition als in niederen Lagen (wo sein Lichtgenuß nach meinen Beobachtungen zwischen  $\frac{1}{2}$  —  $\frac{1}{57}$  liegt), angetroffen. Kerner erwähnt die freiere Exposition von Farnen in der Solsteinkette bei Innsbruck und das Vorkommen von *Corydalis fabacea* auf sonnigen Halden des Monte Baldo weit über der Holzgrenze. Ein ähnliches Verhalten habe ich in mehreren Fällen für *Asplenium viride* (in der Krummholzregion) feststellen können. *Majanthemum bifolium*, eine so typische Schattenpflanze des Waldbodens, wächst, neben *Botrychium Lunaria*, fast völlig frei exponiert auf Almwiesen des Polster bei Eisenerz in zirka 1550 *m* Höhe. Auch *Asperula odorata* traf ich in der oberen Buchenwaldregion, bis zirka 1400 *m*, auffällig exponiert.

Kästner bemerkt, daß Arten wie: *Thalictrum aquilegifolium*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Aruncus silvester*, *Senecio Fuchsii*, *Actaea spicata*, *Lunaria rediviva*, *Melandryum rubrum*, *Lilium Martagon*, *Phyteuma spicatum*, *Prenanthes purpurea*, *Orchis maculata*, *Cirsium heterophyllum*, *Arnica montana* in tieferen Lagen (Frankenberg in Sachsen) im allgemeinen dunklere Standorte haben als zum Beispiel im höher gelegenen Erzgebirge.

Auf Grund dieser sich immer mehrenden Fälle war von vornherein zu erwarten, daß auch die grüne Höhlenvegetation von dieser Gesetzmäßigkeit keine Ausnahme machen würde. Dies hat sich auch, wie ich im folgenden an einigen Beispielen zeigen will, als vollkommen richtig herausgestellt. Vergleicht man die niedrigsten Intensitäten, bei denen eine und dieselbe Pflanze in Höhlen in verschiedener Höhenlage angetroffen wurde, so kommt man zu ganz interessanten Ergebnissen. Allerdings müssen diese Intensitäten an und für sich noch nicht mit dem jeweiligen Minimum des relativen Lichtgenusses der Pflanze identisch sein. Sie sind aber diesem Werte in hohem Grade zweifellos dann genähert, wenn ich die betreffende Pflanze bei geringeren Werten in der freien Natur nicht vorfinde (und das ist ja die Regel, da es eben nirgends sonst zu so bedeutenden Abschwächungen der Lichtintensität kommt, wie in Höhlen, und nicht selten in ihnen die Minima tiefer liegen als im Freien). Zum Vergleich des Lichtgenusses von Höhlenpflanzen in verschiedenen Höhlen ziehe ich nachfolgende Arten heran: *Viola biflora*: Bis 1300 *m* Höhe in Höhlen noch bis  $\frac{1}{40}$  blühend, bis  $\frac{1}{60}$  vegetierend angetroffen. In 1560 *m* Höhe blühend nur mehr bis  $\frac{1}{16}$ .

*Glechoma hederacca*: Vegetierend in 600 *m* Höhe bis  $\frac{1}{68}$ , in 1300 *m* Höhe bis  $\frac{1}{61}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{25}$ .

*Geranium Robertianum*: Blühend in 950 *m* Höhe bis  $\frac{1}{54}$ , in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{55}$ , in 1300 *m* Höhe bis  $\frac{1}{16}$ .

*Dentaria encucaphyllos*: Blühend in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{40}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{6.5}$ .

*Chrysosplenium alternifolium*: Blühend in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{34}$ , in 1300 *m* Höhe bis  $\frac{1}{30}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{10}$ .

*Adenostyles glabra*: Blühend in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{34}$ , nicht blühend in 1550 *m* Höhe bis  $\frac{1}{12}$ .

*Sambucus nigra*: In 900 *m* Höhe bis  $\frac{1}{52}$ , in 1300 *m* Höhe bis  $\frac{1}{30}$ .

*Urtica dioica*: Blühend in 950 *m* Höhe bis  $\frac{1}{36}$ , vegetierend in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{60}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{24}$ .

*Campanula rotundifolia*: Vegetierend in 650 *m* Höhe bis  $\frac{1}{45}$ , blühend in 950 *m* Höhe bis  $\frac{1}{36}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{24}$ .

*Arabis alpina*: Blühend in 750 *m* Höhe bis  $\frac{1}{18}$ , in 1300 und 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{16}$ , vegetierend in 750 *m* Höhe bis  $\frac{1}{25}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{25}$ , in 2200 *m* Höhe bis  $\frac{1}{16}$ .

*Cystopteris fragilis*: In 950 *m* Höhe bis  $\frac{1}{370}$ , in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{150}$ , in 1300 *m* Höhe bis  $\frac{1}{60}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{40}$ , durchwegs steril.

*Asplenium trichomanes*: In 950 *m* Höhe bis zirka  $\frac{1}{300}$  (fertil), in 1200 *m* bis  $\frac{1}{112}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{84}$ , durchwegs fertil.

*Asplenium Ruta muraria*: In 500 *m* Höhe bis  $\frac{1}{52}$ , in 850 *m* Höhe bis  $\frac{1}{35}$ , in 1200 *m* Höhe bis  $\frac{1}{18}$ .

*Fegatella conica*: In 600 *m* Höhe bis  $\frac{1}{400}$ , in 950 *m* Höhe bis  $\frac{1}{370}$ , in 1100 *m* Höhe bis  $\frac{1}{170}$ , in 1560 *m* Höhe bis  $\frac{1}{40}$ , in 2200 *m* Höhe bis  $\frac{1}{16}$  (durchwegs ohne Fruktifikationsorgane).

In allen diesen und wohl auch anderen Fällen tritt also mit zunehmender Erhebung über den Meeresspiegel eine Erhöhung der unteren Grenze des relativen Lichtgenusses der jeweiligen Pflanze ein, mag sie nun blühend oder nur vegetierend angetroffen werden. Dieses Ansteigen des (wahrscheinlichen) Minimums ist naturgemäß bei verschiedenen Pflanzen verschieden, es vollzieht sich aber auch bei ein und derselben Art durchaus nicht etwa streng proportional den jeweiligen Höhenunterschieden. Die zum Beispiel für *Glechoma hederacea* ermittelten Werte

$$\left( 600 \text{ m} = \frac{1}{68}, 1300 \text{ m} = \frac{1}{61}, 1560 \text{ m} = \frac{1}{25} \right)$$

verhalten sich (wenn man sie auf eine beliebige absolute Intensität bezieht) wie 1:1·114:2·72. Das Ansteigen innerhalb der ersten Höhenetappe, entsprechend einem Intervall von 700 *m*, vollzieht sich also viel langsamer als innerhalb der zweiten, nur 260 *m* Höhenunterschied umfassenden. Ganz ähnlich verhält sich *Chrysplenium alternifolium*. Hier ist das Verhältnis in 1100, 1300, 1560 *m* Höhe wie 1:1·13:3·4, also wiederum eine langsame Erhöhung in der ersten Etappe des Aufstieges, eine weit raschere in der folgenden, bei annähernd gleichem Höhenintervalle. Für *Cystopteris fragilis* stellt sich das Verhältnis in 950, 1100, 1300, 1560 *m* Höhe wie 1:2·4:6·16:9·25 entsprechend den Höhenintervallen 150, 200, 260 *m*. Am auffallendsten aber vielleicht ist die Zunahme bei *Fegatella conica*.

Hier lauten die Zahlen in 600, 950, 1100, 1560, 2200 *m* wie 1:1·081:2·35:10:25 (Intervalle 350, 150, 460, 640 *m*). Wahrscheinlich verhalten sich alle Pflanzen, die in Höhlen, wie die angeführten, aus der Niederung, beziehungsweise tieferen Lagen bis zu subalpinen und alpinen Höhen ansteigen, so, daß ihr Lichtgenußminimum erst (bis zu etwa Höhen von 1300 *m*) allmählich ansteigt, dann aber, meist in einer Höhenlage um 1500 bis 1560 *m* plötzlich anschnellt. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß in dieser Höhe die Pflanzen eben sonst, außerhalb der Höhle, aus dem Walde in die hellere Region des Krummholzes oder der alpinen Matte treten. Jedenfalls findet Wiesner's Entdeckung, daß der relative (wie auch der absolute) Lichtgenuß in unseren Gegenden mit der Seehöhe — bis zu etwa 2000 *m* — kontinuierlich ansteigt, durch meine angeführten Beobachtungen eine neue Bekräftigung.

In größeren Höhen allerdings (in welche sich meine Studien aber nicht erstrecken) treten Abweichungen von dieser Regel, wie Wiesner gefunden hat, auf, auf welche noch später einzugehen sein wird. Was die Art des Ansteigens des Lichtgenusses innerhalb des Intervalles bis zu 2000 *m* betrifft, so sei noch besonders darauf aufmerksam gemacht, daß auch — nach Wiesner — die Erhöhung des Lichtgenusses mit zunehmender Breite in ähnlicher Weise erfolgt. Anfangs ein allmähliches, später ein rapides Ansteigen des Minimums. So steigt das Minimum des absoluten Lichtgenusses von *Betula nana* von Christiania (59° 55') über Tromsö (69° 38') bis zur Adventbay (78° 12') von 0·338 über 0·386 auf 0·750, also innerhalb der ersten zehn Breitengrade weit langsamer als innerhalb der nächsten neun. Wiesner hat dies noch schärfer dahin präzisiert, daß er sagt »gegen die nördliche Verbreitungsgrenze einer Art zu steigt das Minimum ihres Lichtgenusses rapid«.

Die arktische, beziehungsweise bis in die polare Region vordringende Pflanze benötigt eben schließlich zu ihrer Existenz die ganze bei freier Exposition zur Verfügung stehende Lichtmenge, das heißt das Gesamtlicht. Minimum und Maximum des relativen und (absoluten) Lichtgenusses fallen in einem Punkte zusammen, die von Süd nach Nord fortschreitendere Verengung der Breite des Lichtgenusses hat ihren Endwert erreicht. Wo also Minimum und Maximum des Lichtgenusses zusammenfallen, wo die nordische Pflanze konstant beim Wert  $L = 1$  angetroffen wird, da ist auch zugleich die Nordgrenze ihrer Verbreitung. Denn darüber hinaus gibt es für die nordische Pflanze sichtlich mehr keinen Gewinn. Für sie bedeutet  $L = 1$  die Grenze des Erreichbaren, da ja die absolute Lichtintensität weiter nach Norden zu immer merklicher abnimmt. So ist der relative Lichtgenuß von *Betula nana* an ihrer Polargrenze (Adventbay 78° 12') = 1; *Taraxacum officinale* (Lichtgenuß in Wien  $1 - \frac{1}{12}$ ) kommt im Trollfjord (70° 20') nur bei völlig oder fast völlig freier Exposition (entsprechend  $L = 1$ ) vor. Da aber, wie Wiesner bemerkt, »sie sich dort auch auf nicht ganz ebenem Boden findet, so ist dort, wie es scheint, noch nicht ganz genau die Breite erreicht, welche ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze entspricht. *Ancemone nemorosa* (Wien,  $L = \frac{1}{2\cdot5} - \frac{1}{5}$ ) wurde schon in der Umgebung von Stockholm von Wiesner fast immer in völlig freier Exposition ( $L = 1$ ) angetroffen.

Angesichts dieser sichergestellten Relation erhebt sich nunmehr die Frage, ob nicht in analoger Weise auch in der fortschreitenden Einengung der Breite des Lichtgenusses mit Zunahme der Seehöhe, beziehungsweise in dem Zusammenfallen von Minimum und Maximum daselbst ein Anzeichen der Nähe der oberen Verbreitungsgrenze einer Pflanze oder gar die Erreichung dieser Grenze erblickt werden könne. Wiesner äußert sich hierüber in seinem »Lichtgenuß der Pflanzen« p. 204, »daß sich über die Lage dieser Grenze zurzeit wegen ungenügender Beobachtungen noch nichts sagen lasse«. Die Verhältnisse liegen eben hier viel komplizierter. Die Tatsache, daß die absolute Lichtstärke mit der Erhebung sich fortwährend steigert, gestattet der aus der Ebene in die subalpine und alpine Region aufsteigenden Pflanze eine viel größere Anzahl von Möglichkeiten, sich das Licht, beziehungsweise einen Wärmeanteil desselben in erforderlichem Maße nutzbar zu machen. Es ist zum Beispiel

für die Erreichung dieses Zweckes nicht einmal unbedingt notwendig, das der relative Lichtgenuß sich in ununterbrochener Weise mit der Erhebung steigere. Denn selbst ein geringfügiges Sinken desselben bedeutet (bei der fortdauernden Zunahme der absoluten Lichtintensität) noch immer einen Gewinn für die Pflanze. Dies mag vielleicht nach meinen Beobachtungen bei *Geranium Robertianum* zutreffen, das in 950 *m* Höhe noch bei  $\frac{1}{54}$ , in 1100 *m* bei  $\frac{1}{55}$  (in 1300 *m* allerdings wieder nur bei  $\frac{1}{16}$ ) blühend angetroffen wurde. Es ist ferner aus denselben Gründen noch immer ein Fortschritt, wenn die Pflanze auf ein und demselben Minimum des relativen Lichtgenusses, sagen wir dem Wert  $L = 1$ , mit zunehmender Höhe verharret. Im hohen Norden ist eben der Wert von  $L = 1$  im absoluten Maße einer Steigerung nicht fähig, wohl aber hier. Ein solches Konstantwerden des relativen Lichtgenußminimums (bei fortdauerndem Ansteigen des absoluten Minimums) beobachtete Wiesner beispielsweise im Yellowstonegebiet in Nordamerika an dem Grase *Hordeum jubatum*. Das relative Lichtgenußminimum dieser Pflanze, deren Lichtgenuß in Chicago, 180 *m* Seehöhe, zwischen  $1 - \frac{1}{9}$  liegt, steigt bis zu 2000 *m* Höhe, wo das Minimum  $\frac{1}{5}$  erreicht, nur schwach an (die Steigerung in den Höhen 180, 220, 515, 950, 1346, 1946 *m* ist durch die Verhältniszahlen 1 : 1·125 : 1·5 : 1·5 : 1·63 : 1·8 gekennzeichnet), um dann von 1946 bis 2205 *m* konstant zu bleiben. Genau so verhielt sich *Lepidium virginicum*, eine Ruderalpflanze, deren Minimum des relativen Lichtgenusses anfänglich kontinuierlich wuchs, zwischen 1946 und 2491 *m* Höhe aber stationär blieb. Bei *Pinus Murrayana* endlich beobachtete Wiesner wieder ein anderes Verhalten, welches sich darin äußert, daß mit der Seehöhe das Minimum des relativen Lichtgenusses dieser Pflanze nicht steigt, sondern erst konstant bleibt, und in größeren Höhen (zirka 3000 *m*) sogar etwas sinkt, daß aber das Minimum des absoluten Lichtgenusses sich dabei einem konstanten Wert nähert. Er erklärt dies damit, daß die Pflanze der schädigenden Wirkung der direkten Strahlung, deren Intensität mit der Höhe sich auffällig steigert (während jene des diffusen Lichtes abnimmt) auszuweichen bestrebt ist. Daß die Lage der oberen Verbreitungsgrenze einer Pflanze in innigen Beziehungen zu den Veränderungen steht, welche die Breite ihres Lichtgenusses, beziehungsweise die Lage ihres Minimums in verschiedenen Höhen aufweisen, kann nach dem Gesagten gar keinem Zweifel unterliegen. Sichere Schlüsse auf die Lage dieser Grenze setzen aber in erster Linie Beobachtungen über die Veränderungen des absoluten Minimums bei der jeweiligen Art voraus, was wenigstens für meine Untersuchungen nicht durchaus zutrifft. Für viele Pflanzen tieferer Lagen, welche bis in die subalpine Region aufsteigen, mag die Erreichung des relativen Lichtgenußminimums 1 zugleich die obere Grenze ihrer Verbreitung bedeuten. Für die bodenständige hochalpine Pflanzenwelt ist vielleicht erst das Konstantwerden des absoluten Minimums das Anzeichen ihrer oberen Höhengrenze. Ausgesprochene Schattenpflanzen, wie etwa *Prenanthes purpurea*, dessen Lichtgenuß (in der Umgebung Wiens)  $\frac{1}{10} - \frac{1}{30}$  beträgt (Wiesner), oder zahlreiche andere Pflanzen, die im Waldesschatten und in Höhlen leben und völlig freie Exposition nicht vertragen, werden natürlich schon bei einer weit geringeren Einengung ihrer Lichtgenußbreite, bei Werten unterhalb des relativen Lichtgenußminimums 1 ihre obere Höhengrenze erreichen. Was die Temperaturänderung mit der Zunahme der Seehöhe betrifft, so wird bekanntlich allgemein eine Erniedrigung der Temperatur um 0·65° C. für je 100 *m* Höhenzunahme angenommen. Eine Erhebung um 1000 *m* ist im allgemeinen hinsichtlich der Wärmeabnahme einer Verschiebung um 10 Breitengrade in nördlicher Richtung gleichzusetzen. Beides ist für die Pflanze Ursache zur Erhöhung ihres Lichtgenußminimums, wobei aber von einem Anwachsen desselben um einen sich gleichbleibenden, dem Höhen- oder Breitenintervall streng proportionalen Betrag, wie schon erwähnt, nicht die Rede sein kann.

Nicht ohne Interesse ist es auch zu verfolgen, welche Änderungen die Anpassungsfähigkeit der grünen Phanerogamen, als Ganzes betrachtet, wie sie sich in der Lage der sogenannten Phanerogamen-

grenze (Minimum ihres Lichtgenusses) ausdrückt, mit zunehmender Höhe oder geographischer Breite erfährt. Die Phanerogamengrenze liegt in unseren Wäldern nach Wiesner bei etwa  $\frac{1}{70}$  (Fichtenwald in Mutters in Tirol, 850 *m* Seehöhe, *Oxalis Acetosella*). Grasanflug ist noch bei etwa  $\frac{1}{75}$  (absolute Intensität = 0·018, Friesach in Kärnten 637 *m*) anzutreffen. Wo der Wald noch tiefer schattet, wie bei uns bisweilen bis zu  $\frac{1}{90}$ , gibt es keine grüne Phanerogamenvegetation mehr. In den Tropen (Java) wurde dagegen von Wiesner Grasanflug, gebildet von *Orthopogon Burmanii* R. Br., noch bei  $\frac{1}{100}$  (absolute Intensität = 0·015) beobachtet. Tiefer beschattete Räume des Tropenwaldes ( $\frac{1}{120}$ , Palmendickicht) sind auch hier der grünen Phanerogamenvegetation verschlossen. Die Phanerogamengrenze liegt also in den Tropen bei einer tieferen relativen und absoluten Lichtintensität als zum Beispiel in Mitteleuropa (Friesach 47° nördl. Br.). Ob nicht etwa auch schon im subtropischen, beziehungsweise mediterranen Gebiete eine merkliche Depression derselben gegenüber unseren Gegenden eintritt, bleibt zu untersuchen. (Das Verhalten von *Parietaria* in Morton's Höhle Nr. 47 würde eine solche Möglichkeit immerhin andeuten.) Die Veränderung der Phanerogamengrenze mit der Höhe geht aus folgenden, an der grünen Höhlenvegetation gemachten Beobachtungen hervor: In Höhlen zwischen 600 bis 700 *m* Seehöhe bildete eine Lichtabschwächung im äußersten Fall bis auf  $\frac{1}{70}$  die Grenze der Phanerogamenvegetation (*Lactuca*, *Glechoma*). Zwischen 700 bis 900 *m* sank dieser Wert bereits auf  $\frac{1}{65}$  (ein einziger Ausnahmefall in Nr. 18, *Lactuca*  $\frac{1}{90}$ ), zwischen 1100 bis 1300 *m* auf  $\frac{1}{60}$  (*Urtica*, *Viola biflora*), bei 1560 *m* Höhe endlich gar auf  $\frac{1}{24}$  (*Urtica*, *Adoxa*, *Campanula rotundifolia*), bei 2200 *m* Höhe endlich auf  $\frac{1}{16}$  (*Arabis alpina*).

Auch hier zeigt sich wieder ein anfängliches langsames, später rapides Ansteigen der verglichenen Werte (1 : 1·07 : 1·16 : 2·8 : 4·3 in 700, 900, 1300, 1560, 2200 *m* Höhe). Absichtlich wurden in diese Vergleichszahlen die Werte aus Eishöhlen nicht aufgenommen. Denn in ihnen wirken Lichtverminderung und Temperaturerniedrigung (die Temperatur liegt durchwegs unter Jahresmittel) gleichsinnig einem tieferen Eindringen der Pflanzenwelt entgegen. Der verdoppelte (aus der Erhebung über den Meeresspiegel und der lokalen Eisbildung resultierende) Wärmeausfall muß notwendigerweise ein rasches Ansteigen des Minimums der grünen Phanerogamenvegetation bewirken, ist also in seinen Folgen für die Lage der Phanerogamengrenze gleichbedeutend mit einer Verschiebung in vertikaler Richtung nach oben oft um mehrere hundert Meter. So liegt die Phanerogamengrenze in Nr. 29, 1300 *m* Höhe, schon bei  $\frac{1}{15}$ , in Nr. 34, 1560 *m* Höhe, bei  $\frac{1}{10}$ , Werte, die in Höhlen ohne Eisbildung erst in viel größeren Höhen kaum erreicht werden ( $2200 \text{ m}, \frac{1}{16}$ ). *Glechoma hederacca*, die in 1300 *m* (Eishöhle) bei  $L = \frac{1}{15}$ , in 1560 *m* (Eishöhle) bei  $\frac{1}{10}$  nicht mehr blühend angetroffen wurde, blüht in 1560 *m* (Höhle ohne Eisbildung), bei  $\frac{1}{15}$  noch! In extremen Fällen mag dieser Wärmeausfall — bei dauernder Anwesenheit großer Schnee- und Eismassen auch in den vorderen Höhlenteilen — so groß sein, daß die Pflanze ihn auch nicht einmal mehr durch Besiedelung der

vordersten hellsten Teile wettmachen kann und die gesamte grüne Phanerogamenvegetation sozusagen aus der Höhle hinausgedrängt wird (siehe Ötscher-Eishöhle, 1470 m).<sup>1</sup>

Nach diesen Erörterungen über die Beziehungen zwischen Lichtgenuß und Seehöhe, wie sie uns an Höhlenpflanzen entgegentreten, lasse ich eine auch vom rein pflanzengeographischen Standpunkt nicht uninteressante Zusammenstellung über das von mir beobachtete Ansteigen von Pflanzen in Höhlen folgen.

Es wurden in Höhlen beobachtet bis zu:

600 m	<i>Impatiens noli langere</i> , <i>Hedera Helix</i> (steril).	1100 m	<i>Lilium Martagon</i> . <i>Galium silvaticum</i> . <i>Galeobdolon tuteum</i> . <i>Arabis arenosa</i> . <i>Carex praecox</i> . <i>Phegopteris Robertiana</i> . <i>Encalypta vulgaris</i> . <i>Gymnospermum rupestre</i> .
700 m	<i>Oxalis Aetosella</i> .	1200 m	<i>Asplenium Ruta muraria</i> .
720 m	<i>Corylus Avellana</i> . <i>Viburnum Lantana</i> .	1300 m	<i>Sambucus nigra</i> . <i>Geranium Robertianum</i> . <i>Parnassia palustris</i> . <i>Aconitum Napellus</i> . <i>Senecio silvaticus</i> . <i>Stellaria media</i> . <i>Cystopteris montana</i> . <i>Asplenium viride</i> . <i>Marchantia polymorpha</i> . <i>Eurynuchium piliferum</i> .
750 m	<i>Lonicera Xylospermum</i> .	1435 m	<i>Mnium riparium</i> .
800 m	<i>Mochringia muscosa</i> .	1470 m	<i>Mnium stellare</i> . <i>Orthotrichum cupulatum</i> .
900 m	<i>Euphorbia Cyparissias</i> . <i>Cirsium arvense</i> . <i>Myosotis silvestris</i> . <i>Fragaria vesca</i> . <i>Arctium Lappa</i> . <i>Sedum album</i> . <i>Rumex Acetosus</i> . <i>Stellaria Holostea</i> .	1550 m	<i>Adenostyles glabra</i> . <i>Eurynuchium proclongum</i> .
950 m	<i>Achillea Millefolium</i> . <i>Chenopodium bonus Henricus</i> . <i>Rubus Idacus</i> . <i>Berberis vulgaris</i> . <i>Lactuca muralis</i> .	1560 m	<i>Urtica dioica</i> . <i>Chrysosplenium alternifolium</i> . <i>Glechoma hederacea</i> .
1080 m	<i>Taraxacum officinale</i> .		
1100 m	<i>Rosa canina</i> . <i>Urtica urens</i> . <i>Chelidonium majus</i> . <i>Campanula Trachelium</i> . <i>Campanula rapunculoides</i> .		

<sup>1</sup> Man vergleiche damit das Verhalten echt hochalpiner Pflanzen, wie etwa *Ranunculus glacialis*, den ich noch auf der 3031 m hohen Rötelspitze am Stifserjoch, wo das Jahresmittel der Temperatur (aus Vergleichen mit dem 3100 m hohen Sonnblick abgeleitet) — 6.6° C., die mittlere Temperatur der dort halbwegs schneefreien Monate Juli und August + 1.1° C. beträgt, blühend antraf, der aber sogar noch in mehr als 4000 m Höhe, auf der Schulter des Matterhorns, seine jährliche Entwicklung mit Rücksicht auf die gesteigerte kräftige Insolation vollständig durchzumachen vermag.

1560 m	<i>Stellaria nemorum.</i> <i>Ranunculus montanus.</i> <i>Dentaria enneaphyllos.</i> <i>Viola biflora.</i> <i>Campanula rotundifolia.</i> <i>Adoxa Moschatellina.</i> <i>Rhododendron hirsutum.</i> <i>Saxifraga rotundifolia.</i> <i>Saxifraga stellaris.</i> <i>Cystopteris fragilis.</i> <i>Asplenium trichomanes.</i> <i>Isoplethium depressum.</i> <i>Solorina saccata.</i>	2200 m	<i>Arabis alpina.</i> <i>Saxifraga sp.</i> <i>Fegalella conica.</i> <i>Eurynchium crassinervium.</i> <i>Bryum ventricosum.</i> <i>Hylocomium squarrosum.</i> <i>Dislichium capillaceum.</i> <i>Ditrichum flexicaule.</i> <i>Timmia norvegica.</i> <i>Pseudoleskea calenulata.</i> <i>Tortula subulata.</i>
--------	---	--------	--

Von diesen angeführten Arten bleiben nicht unwesentlich hinter der sonst — im Freien — erreichten Höhengrenze zurück:

*Hedera Helix.* Außerhalb der Höhlen von mir bis 1100 m blühend beobachtet. Geht nach Sendtner im Karwendel bis 1260 m, nach Dalla Torre an der Seiseralpe bis 1300 m. Blüht und fruchtet nach Drude außerhalb der Kulturstätten nur selten.

*Berberis vulgaris.* Außerhalb von mir bis 1100 m beobachtet, steigt nach Drude bis 1400 m an.

*Corylus Avellana.* Außerhalb von mir bis 1100 m beobachtet, ist nach Drude in der oberen Bergwald- und subalpinen Region (Region IV) selten.

*Euphorbia Cyparissias.* Außerhalb von mir bis 1560 m beobachtet, geht aber sicherlich noch höher. Darauf deutet das langsame Ansteigen des Minimums, Wien 170 m bei  $\frac{1}{12}$ , blühend (Wiesner), 900 m bei  $\frac{1}{8}$  (Höhle), 1560 m bei  $\frac{1}{7}$  (vor der Höhle).

*Chenopodium bonus Henricus.* Außerhalb von mir bis 1560 m beobachtet bei  $L = \frac{1}{7}$  (in 950 m, Höhle, bei  $\frac{1}{8}$  noch blühend). Geht in der Adamellogruppe nach Reishauer bis 2000 m.

*Taraxacum officinale.* Außerhalb von mir bis 1560 m beobachtet. Tritt nach Schroeter aber bis zu 3000 m Höhe verschleppt auf. Der Lichtgenuß der Pflanze in Wien (48° nördl. Br., 170 m Seehöhe) ist nach Wiesner  $1 - \frac{1}{12}$ . In 1560 m Höhe (vor der Höhle) wurde sie von mir noch bei  $\frac{1}{7}$  beobachtet. In so hohen Lagen wie in den von Schroeter angegebenen, ist ihr Lichtgenuß als alpine »Lägerpflanze« zweifellos schon dem Werte  $L = 1$  (relatives Minimum) stark genähert. Ebenso fand im Trollfjord (70° nördl. Br.) Wiesner ihren Lichtgenuß fast konstant = 1. Unter Zugrundelegung der früher erwähnten Relation, daß die Wärmeabnahme für je 1000 m Erhebung einer Verschiebung um 10 Breitengrade in nördlicher Richtung gleichkomme, müßte, da dann den 22 Graden Breitenunterschied Wien—Trollfjord ein Höhenunterschied von 2200 m entspräche, die Pflanze schon rund in 2400 m Seehöhe den Wert  $L = 1$  erreichen. Interessant ist die von Wiesner gemachte Beobachtung, daß in salzburgischen Tälern, mit nord-südlicher Erstreckung, in größerer Höhe *Taraxacum* bei stark südlicher Beleuchtung die Rosettenblätter aufrichtet und durch Meridionalstellung derselben den Charakter einer Kompaßpflanze annimmt.

Vergleichsweise sei hier auch noch auf *Anemone nemorosa* hingewiesen, deren Lichtgenuß gleichfalls mit der Seehöhe wie der geographischen Breite steigt. Wiesner fand sie in der Breite

von Stockholm fast konstant bei  $L = 1$ . Dem Breitenunterschied Wien-Stockholm ( $12^\circ$ ) entsprechend, dürfte nach obiger Relation bei einer Erhebung um rund 1200 *m* über die Seehöhe von Wien (170 *m*), also in zirka 1400 *m* Höhe der Lichtgenuß 1 der Pflanze zu erwarten sein. Die obere Verbreitungsgrenze liegt in der Tat, nach Dalla Torre-Sarnthein, in Tirol zwischen 1400 bis 1500 *m*. In Wien

(170 *m*) ist nach Wiesner  $L = \frac{1}{2.5} - \frac{1}{5}$ , in Hohenberg (550 *m*)  $\frac{1}{1.3} - \frac{1}{2}$ .

*Oxalis Acetosella*. Außerhalb von mir bis 913 *m* beobachtet. Geht nach Drude bis in die subalpine Region, von Vierhapper im Lungau bis 1600 *m* beobachtet.

*Parnassia palustris*. Außerhalb von mir bis 1560 *m* beobachtet. Findet sich nach Drude auch auf Kalktriften der Alpen; von Vierhapper am Speiereck noch in 2000 bis 2150 *m* Höhe beobachtet.

*Fragaria vesca*. Geht im Lungau nach Vierhapper bis 1800 *m*.

*Achillea Millefolium*. Geht im Lungau nach Vierhapper bis 1750 *m*.

*Stellaria media*. Geht in der Adamellogruppe nach Reishauer bis 2000 *m*.

*Stellaria nemorum*. Von Vierhapper im Lungau noch bis 1750 *m* beobachtet.

*Urtica dioica*. Geht in der Adamellogruppe nach Reishauer bis 2200 *m*.

*Urtica urens*. Geht in der Adamellogruppe nach Reishauer bis 2000 *m*.

*Chelidonium majus*. Voralpen bis 1650 *m*, nach Hegi, Flora von Mitteleuropa.

*Lactuca muralis*. Obere Grenze zirka 1400 *m*, Monte Baldo 1700 *m*, nach Dalla Torre-Sarnthein, Flora von Tirol.

*Rubus Idaeus*. Nach Vierhapper im Lungau bis 1750 *m*.

*Moehringia muscosa*. Nach Vierhapper bis in die Krummholzregion.

*Asplenium Ruta muraria*. Steigt nach Prantl bis 2000 *m* an.

*Asplenium viride*. Nach Diels bis 3000 *m*.

*Cystopteris fragilis*. Nach Hegi bis 2400 *m*.

*Phegopteris Robertiana*. Nach Hegi bis 2000 *m*.

Dieses Zurückbleiben hinter der sonst erreichten Höhengrenze ist — in den meisten Fällen — wohl nur eine Folge des Umstandes, daß Höhlen in den Zwischenlagen von 1560 *m* aufwärts bis 2200 *m* in meinen Aufzeichnungen fehlen und wohl überhaupt selten sind. Ein fast untrüglicher Beweis für die Fähigkeit des weiteren Aufsteigens vieler der genannten Pflanzen ist die noch in bedeutender Erhebung niedrige Lage ihres Minimums, die speziell bei Ruderalpflanzen auffällig in Erscheinung tritt. (So bei *Chenopodium bonus Henricus* in 1560 *m* Höhe noch  $\frac{1}{7}$ , *Urtica dioica* in 1560 *m* Höhe noch  $\frac{1}{24}$ , *Stellaria media* in 1300 *m* Höhe noch  $\frac{1}{30}$ !)

Ungefähr bis zu gleichen Höhen wie sonst ansteigend wurden in Höhlen angetroffen:

*Sambucus nigra*. Obere Grenze im Ötztal im Mittel 1300 *m*, nach Dalla Torre-Sarnthein; im Saugraben des Schneeberges noch bei 1450 *m* nach Beck, Flora von Niederösterreich.

*Asplenium trichomanes*. Obere Grenze zirka 1600 *m*, nach Hegi, Flora von Mitteleuropa.

In höheren Lagen als sonst (außerhalb) wurden in Höhlen angetroffen:

*Adoxa Moschatellina* (bei 1560 *m*). Geht nach Sauter in Salzburg nur bis 1300 *m*.

*Eurynchium praelongum* (1550 *m*). Sonst als »über 530 *m* Höhe selten« angegeben.

*Eurynchium piliferum* (1300 *m*). »Über 1000 *m* selten«.

*Eurynchium crassinervium* (2200 *m*). »In Steiermark 200 bis 900 *m*«.

*Isopterygium depressum* (1560 *m*). »In Steiermark 300 bis 1000 *m*«.

*Encalypta vulgaris* (1100 *m*). Steigt selten zu subalpinen oder alpinen Höhen an.

*Orthotrichum cupulatum* (1470 *m*). Steiermark bis 1200 *m*. Spärlich in der Alpenregion.

*Mnium stellare* (1470 *m*). »Über 1400 *m* selten«.

*Hylocomium squarrosum* var. *calvescens* (2200 m). »Feuchte und nasse Stellen in tiefschattigen Bergwäldern und zwischen Felsblöcken der oberen Berg- und Voralpenregion«.

*Pseudoleskea catenulata* (2200 m). Zwischen 300 bis 2000 m.

Schließlich wäre noch die auffallend tiefe Lage mancher (alpinen und subalpinen) Pflanzen in Höhlen zu erwähnen. So zum Beispiel *Viola biflora*, *Arabis alpina*, *Rhododendron hirsutum* in 750 m Höhe (Nr. 38). Es handelt sich hier (die genannten Pflanzen finden sich daselbst auch in der Umgebung der Höhle) lediglich um eine durch den Hallstättersee hervorgerufene Depression der Hochgebirgsformation, wie eine solche auch anderorts vielfach nachgewiesen ist. (Am Achensee bis auf 1000 m nach Kerner, am Klönsee bis auf 800 m nach Rambert.) Das Vorkommen von *Adenostyles glabra* und *Saxifraga rotundifolia* in und außerhalb der nur 750 m hoch gelegenen Herdengelhöhle ist an und für sich weniger befremdend und vielleicht unschwer aus der Wirkung isolierter Felskuppen im Bergwald zu erklären. (Vergleiche das außerordentlich tiefe Herabsteigen echt alpiner Pflanzen vor der Wildfrauenhöhle in nur 900 m Höhe auf Felsen.) Es ist eine allbekannte Tatsache, daß sowohl mit der Zunahme der Breite als auch der Seehöhe in der Flora der Prozentsatz an Blütenpflanzen und deren Artenreichtum rasch abnimmt. Von den zirka 1500 Arten der Alpenflora sind kaum 300 = 20% Blütenpflanzen. Dies kommt naturgemäß auch in der Flora der Höhlen mit zunehmender Erhebung zum Ausdruck. In folgender Tabelle sind die Mittelwerte aus je sieben Höhlen verschiedener Höhenlagen für den Anteil der Blütenpflanzen, Farne und Moose zusammengestellt.

Höhenlage	Blütenpflanzen	Farne	Moose
500—950 m	49 %	17 %	34 %
1100—1300	48	18	34
1400—2200	33	14	53

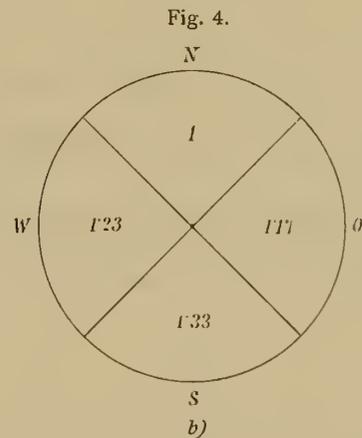
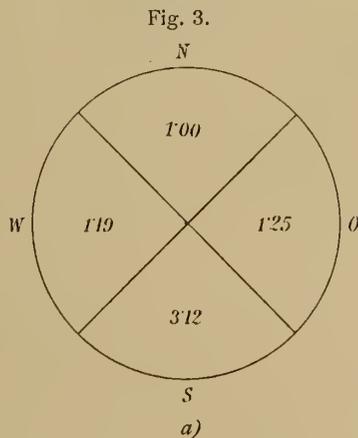
Nicht berücksichtigt sind dabei die Flechten, die in allen untersuchten 63 Höhlen zusammen kaum 0.5% der Innenvegetation ausmachen, sowie die Algen, auf welche, anfänglich wenigstens, nicht besonders Bedacht genommen wurde. Letztere sind überall so ziemlich gleichmäßig vertreten und dürfte ihre Beteiligung im Durchschnitte mit etwa 10% der jeweiligen grünen Innenvegetation einer Höhle nicht zu hoch anzuschlagen sein. Morton's vier Höhlen ergeben sogar im Mittel eine Beteiligung derselben mit 20%.

	Artenzahl				Algen (Prozentsatz)	Algen (Mittel)
	Blütenpflanzen	Farne	Moose	Algen		
Nr. 1	4	4	1	3	= 15 %	} = 20 %
> 2	1	4	2	1	= 12 %	
> 3	5	2	1	4	= 33 %	
> 4	4	1	2	2	= 11 %	

Es nehmen, in den von mir untersuchten Höhlen, die Blütenpflanzen von 1300 m Höhe an rasch ab. Der Anteil der Farne bleibt bis zu dieser Höhe ziemlich konstant und nimmt dann nur

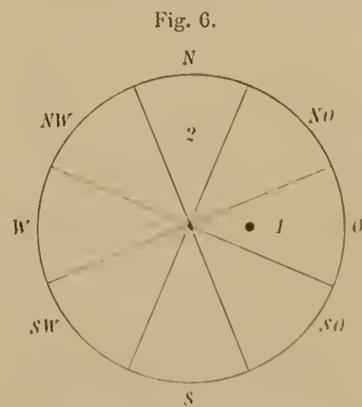
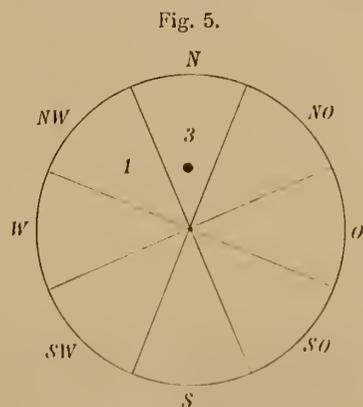
unerheblich ab, jener der Moose dagegen über 1300 *m* erheblich zu. Die absolute Artenzahl der Blütenpflanzen betrug in 1550 bis 1560 *m*, also über der Waldgrenze, noch 14, gegen 21 in 1100 *m* und 30 in 950 *m* Höhe.

Die Bedeutung der Exposition des Höhlenportals habe ich, hinsichtlich der Art der dadurch geschaffenen Beleuchtung des Höhleninnern: bei Nordlage rein diffuse Beleuchtung, bereits im zweiten Teil dieser Publikationen gewürdigt. Immerhin aber war ich vielleicht bisher geneigt, diesen Faktor hinsichtlich seiner Bedeutung für die Zusammensetzung der grünen Höhlenvegetation zu unterschätzen. Eine Bevorzugung, beziehungsweise Meidung gewisser Himmelsrichtungen, wie sie sich für nicht wenige Pflanzen bei diesen Untersuchungen herausgestellt hat, ist sicherlich ein für ihre allgemeine »Lichtstimmung« nicht bedeutungsloses Anzeichen. Nordstandorte sind in unseren Breiten nach Wiesner insofern ungünstig, als sie zur Zeit der größten Intensität des gesamten Tageslichtes, das ist mittags, die geringste diffuse Lichtstärke haben. Die auf die vertikalen Flächen mittags entfallenden Lichtintensitäten sind folgende: *a*) bei unbedecktem, *b*) bei völlig bedecktem Himmel.



Nun ist der Boden der Höhlen, welcher das Licht erhält, zwar horizontal, aber die auf Vorderlicht eingestellten euphotometrischen assimilierenden Flächen (Blätter, Wedel) sind tatsächlich in eine Vertikalebene eingerückt.

Eine entschiedene Bevorzugung gewisser Expositionen zeigen folgende Pflanzen in Höhlen:



1. *Rhododendron hirsutum* (4 Beobachtungen).

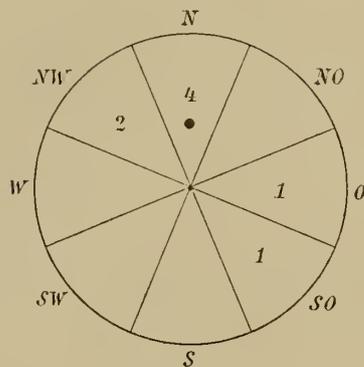
Stebler und Volkart bemerken, daß diese Pflanze oft weite Flächen der Nordabhänge bedeckt, an der Südseite desselben Berges aber gänzlich fehlt. Ich habe dies auch für den Polster bei Eisenerz (1911 *m*) bestätigt gefunden. Das Minimum für  $L = \frac{1}{18}$ , durch • gekennzeichnet, liegt im Nordsektor.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Auch für *Rhododendron ferrugineum* gibt Hayek (Österr. bot. Zeitschrift 1899, Flora von Vorau) an: »Am Wechsel, an der Nordseite der den Kamm bedeckenden Felstrümmer.«

2. *Saxifraga rotundifolia* (3 Beobachtungen).

Minimum,  $L = \frac{1}{16}$  im Ostsektor.

Fig. 7.

3. *Arabis alpina*.3. *Arabis alpina* (8 Beobachtungen).

Minimum,  $L = \frac{1}{34}$  im Nordsektor.

4. *Viola biflora* (6 Beobachtungen).

Minimum,  $L = \frac{1}{60}$  im Ostsektor.

Fig. 8.

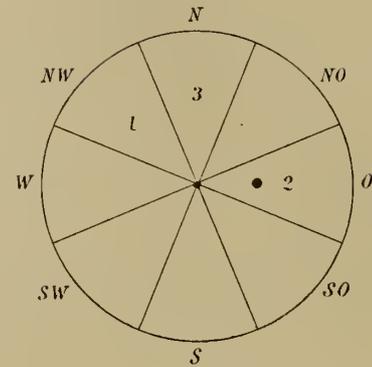
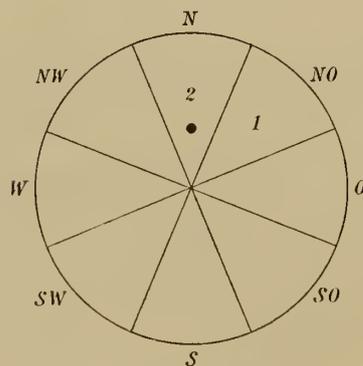
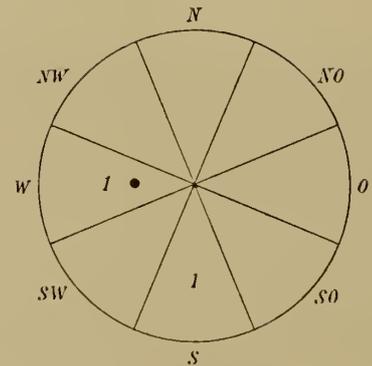
4. *Viola biflora*.

Fig. 9.

5. *Aquilegia vulgaris*.5. *Aquilegia vulgaris* (3 Beobachtungen).

Minimum,  $L = \frac{1}{12}$  im Nordsektor.

Fig. 10.

6. *Sedum album*.

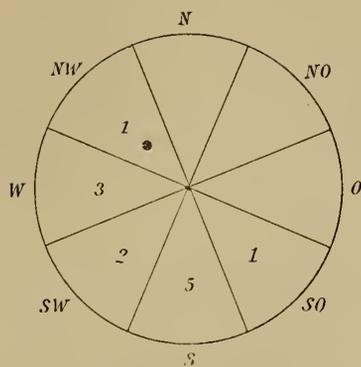
Diese 5 genannten Pflanzen besiedeln ausschließlich jene Höhlen, deren Portale sich im Raume NW, N, NO, O (eine auch SO) öffnen, bevorzugen also ersichtlich kältere Lagen mit überwiegend diffuser Beleuchtung. Ihnen stehen andere gegenüber, die sich genau entgegengesetzt <sup>2</sup>verhalten. Hierher gehören:

6. *Sedum album* (2 Beobachtungen).

Minimum des Lichtgenusses,  $L = \frac{1}{10}$  im Westsektor. Lichtgenuß in Friesach (Kärnten), 630 m,

nach Wiesner =  $1 - \frac{1}{11}$  blühend, bis  $\frac{1}{38}$  vegetierend.

Fig. 11.

*Asplenium Ruta muraria.*

7. *Asplenium Ruta muraria* (12 Beobachtungen).

Minimum des Lichtgenusses  $L = \frac{1}{52}$  im Nordwestsektor.

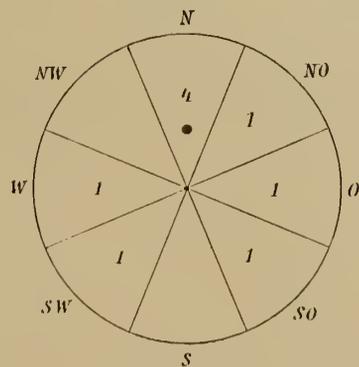
Dieser Farn wurde auch außerhalb der Höhlen, an ihrem Portale, niemals in O-, NO- oder N-Lage beobachtet.

Nur südseitig wurde in Höhlen auch *Pteridium aquilinum* (einmal) beobachtet, desgleichen *Euphorbia Cyparissias*. Für *Sedum acre* ist von Wiesner nachgewiesen, daß es ohne direktes Licht nicht zur Blüte gelangt. Auch *Sedum album* blühte in Höhlen nur in Südlagen (bei  $\frac{1}{7}$ ). Nur in Nordlagen wurde bis jetzt in Höhlen *Scolopendrium vulgare* angetroffen. Weniger wählerisch sind andere Pflanzen, wie zum Beispiel:

8. *Phegopteris Robertiana* (6 Beobachtungen).

Minimum des Lichtgenusses,  $L = \frac{1}{52}$ , im Nordwestsektor. Immerhin scheint er schwächer beleuchtete Lagen häufiger aufzusuchen. Hallier gibt an, daß er Nordlagen bevorzugt.

Fig. 13.

*Adenostyles glabra.*

9. *Adenostyles glabra* (9 Beobachtungen).

Minimum des Lichtgenusses,  $L = \frac{1}{34}$  im Nordsektor. Wurde außerhalb der Höhlen nur einmal in Südlage aufgefunden, dagegen 6mal N, 3mal NO, 2mal O, 1mal NW, 1mal W, 1mal SO.

Gleichmäßig über alle Expositionen sind verteilt:

10. *Lactuca muralis*.

Bezeichnend für diese Schattenpflanze ist die Verteilung der Lichtabschwächungen, bis zu welchen sie herab in den einzelnen Lagen angetroffen wurde. Sie geht in Nordlagen bis zu  $\frac{1}{30}$ , in Nordost-

Fig. 12.

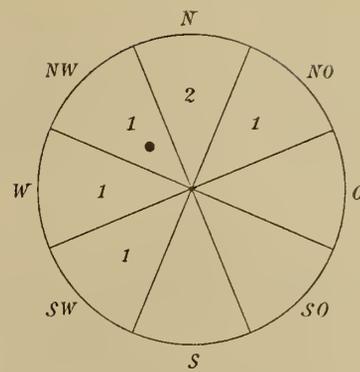
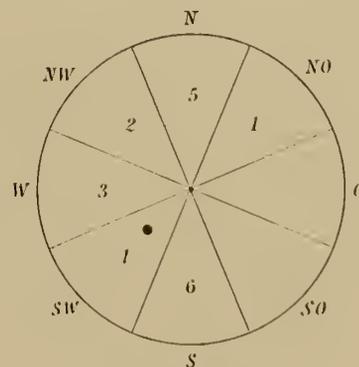
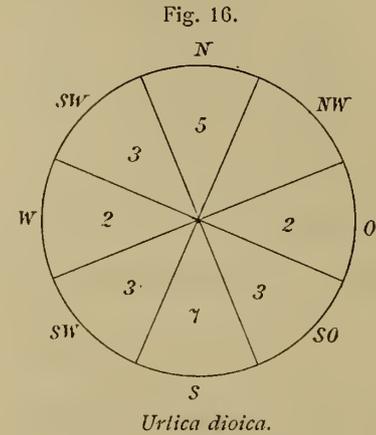
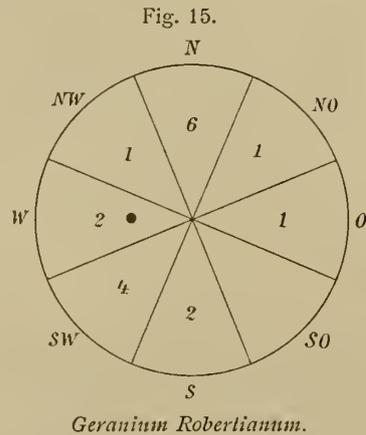
*Phegopteris Robertiana.*

Fig. 14.

*Lactuca muralis.*

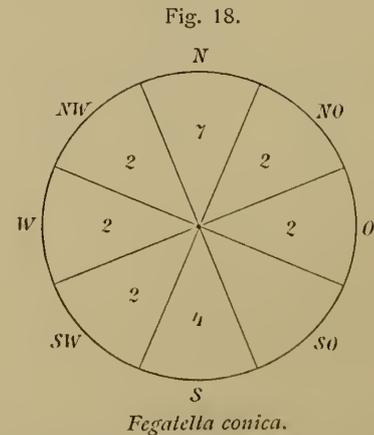
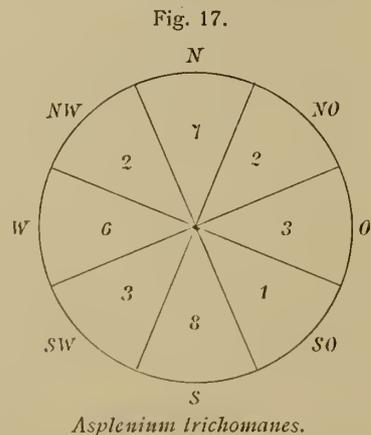
lagen bis zu  $\frac{1}{10}$ , in Südlagen bis zu  $\frac{1}{65}$ , in Südwestlagen bis zu  $\frac{1}{70}$ , in Westlagen bis zu  $\frac{1}{54}$  (einmal sogar, wengleich diese Pflanze vielleicht nicht mehr als vollwertig zu nehmen ist, bis  $\frac{1}{90}$ ) dringt also gerade in Höhlen, deren vordere Teile wenigstens stärker beleuchtet und erwärmt sind, am tiefsten ein.



11. *Geranium Robertianum* (17 Beobachtungen).

Geht in Nordlagen bis  $\frac{1}{34}$ , in Nordostlagen bis  $\frac{1}{15}$ , in Nordwestlagen bis  $\frac{1}{52}$ , in Westlagen bis  $\frac{1}{54}$ , in Südwestlagen bis  $\frac{1}{40}$ , in Südlagen bis  $\frac{1}{48}$ . Verträgt nach Kästner volles Tageslicht und andauernde Trockenheit nicht. Lichtgenuß nach Wiesner  $\frac{1}{1 \cdot 35} - \frac{1}{25}$ .

12. *Urtica dioica* (25 Beobachtungen).



13. *Asplenium trichomanes* (32 Beobachtungen).

14. *Fegatella conica* (21 Beobachtungen).

Vergleicht man die Lagen N, S, O, W allein nach ihrem absoluten Artenreichtum an Blütenpflanzen und Farnen, so gelangt man zu folgenden Ergebnissen: In 7 Nordhöhlen (Nr. 15, 28, 30, 32, 35, 37, 38) wurden 27 verschiedene Arten von Blütenpflanzen und 4 von Farnen angetroffen; in 7 Südhöhlen (Nr. 3, 16, 17, 19, 20, 33, 45) 26 verschiedene Arten von Blütenpflanzen und 4 von Farnen; in 6 Westhöhlen (Nr. 18, 44, 46, 47, 48, 50 b) 32 verschiedene Arten von Blütenpflanzen und 4 von Farnen; in 4 Osthöhlen (Nr. 2, 39, 42, 53) 20 verschiedene Arten von Blütenpflanzen

und 5 von Farnen. Der Artenreichtum an Blütenpflanzen ist also in Westhöhlen am größten, wohl deshalb, weil hier sowohl Kühle als Dämmerlicht liebende Schattenpflanzen, wie auch starke Beleuchtung und Wärme verlangende Xerophyten noch mittlere, relativ zusagende Existenzbedingungen vorfinden. Vertreter beider Gruppen, soweit sie nicht gerade extremen Bedingungen angepaßt sind, finden sich hier zusammen. (So *Lactuca muralis*, *Hedera Helix sterilis*, *Rubus Idaeus*, *Geranium Robertianum*, aber auch *Sedum album*, *Reseda lutea*, *Stellaria media*, *Arctium Lappa*, *Achillea Millefolium*, *Chelidonium maius*).

Süd- wie Nordhöhlen beherbergen dagegen mehr ausgesprochene, in sich geschlossene Vegetationsformationen, erstere xerophytischer, letztere hygrophytischer Natur in sich gegenseitig meist ausschließenden Vertretern. So wurden zum Beispiel bis jetzt nur in Südhöhlen: *Euphorbia Cyparissias*, *Fragaria vesca*, *Asperula cynanchica*, eine *Orobanche*-Spezies, *Malva Alcea*, *Rumex Acetosa*; nur in Nordhöhlen: *Rhodothamnus Chamaccystus*, *Campanula pusilla*, *Valeriana saxatilis*, *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*, *Rhododendron hirsutum* (auch NW), *Aquilegia vulgaris* (auch NO) beobachtet. Die Osthöhlen nähern sich in bezug auf ihren Vegetationscharakter stark den Nordhöhlen, ohne aber wahrscheinlich exklusive Vertreter zu besitzen. Das bis jetzt in ihnen allein beobachtete Vorkommen von *Parnassia palustris* und *Aconitum Napellus* dürfte mit Rücksicht auf die vergleichsweise geringe Zahl von Osthöhlen, die bis jetzt vorliegen, nicht allzu hoch zu bewerten sein. Was die Verteilung der Farne betrifft, so wurden die meisten von ihnen, 13 Arten, in Nordhöhlen (Morton's Höhlen eingeschlossen) beobachtet; davon bis jetzt nur in ihnen: *Polypodium vulgare*, *Aspidium lobatum*, *Scolopendrium vulgare*, *Adiantum Capillus Veneris*, *Ceterach officinarum*, *Phyllitis hybrida*, *Phegopteris Dryopteris*, *Aspidium filix mas*. In Südhöhlen traf ich 9 Arten, davon ihnen eigentümlich: *Pteridium aquilinum*, *Aspidium spinulosum*, *Cystopteris alpina*, *Phegopteris polypodioides*, in Osthöhlen 4 Arten (nur hier *Cystopteris montana*), in Westhöhlen 4 Arten, die sämtlich aber auch in anderen Lagen vorkommen. *Asplenium trichomanes* trat in allen Expositionen auf, desgleichen *Cystopteris fragilis*. *Asplenium viride* war auf Nord-, Ost- und Südlagen, *Asplenium Ruta muraria* auf Süd- und Westlagen beschränkt.

Es erübrigt noch zu untersuchen, welcher Grad geringerer oder größerer Selbständigkeit der grünen Vegetation der Höhlen — als organische Einheit betrachtet — unter unseren Pflanzenvereinen zukommt, sowie in welcher Weise sie das Vegetationsbild der Umgebung, sei es, indem sie sich in dasselbe infügt, oder in mehr weniger auffälliger Weise davon abweicht, beeinflusst. Zu diesem Zwecke ist es nötig, die Zusammensetzung der Flora des Höhleninnern mit jener der Außenwelt zu vergleichen. Insbesondere gilt dies für die unmittelbare Portalausvenvegetation, die ja mit der Innenvegetation sozusagen eine unlösbare organische Einheit bildet. Denn erstlich ist eine scharfe räumliche Abgrenzung beider bei der Konfiguration des Portales, besonders wenn dasselbe von überhängenden Wänden gebildet wird, von vornherein sehr schwierig und mehr weniger der Auffassung des Einzelnen überlassen, und zweitens geht die Außenvegetation häufig ganz allmählich in die Innenvegetation über. Da die Aufnahme der Portalausvenflora durchwegs, wenn auch nicht erschöpfend, so doch in ihren charakteristischen Vertretern durchgeführt wurde, so ist ein zahlenmäßiger Vergleich derselben mit der Innenflora nach Herkunft und Arten ganz wohl möglich. Für die weitere Umgebung der jeweiligen Höhlenlokalität möge im allgemeinen die Charakterisierung der Höhenregion, beziehungsweise des Florenreiches genügen. Zur Bezeichnung der Höhenregionen wurden die Ziffern Drude's (I = nordatlantische Region, II = südbaltische Region, III = mitteldeutsche Hügellandsregion, IV = obere Bergwald- und subalpine Region, V = Hochgebirgsregion, welche Regionen hier ausschließlich in Betracht kommen), verwendet. Nur in seltenen Fällen stimmen die weitere Umgebung der Höhle, ihre unmittelbare Außenvegetation und der Bestand an grünen Blütenpflanzen des Höhleninnern in ihrem Florencharakter, beziehungsweise in ihren Arten mehr weniger völlig überein. Am häufigsten und vollkommensten scheint dies noch am ehesten in tieferen und mittleren Lagen (Region III, IV) der Fall zu sein. Als Beispiel hiefür seien die Höhlen Nr. 26 und 50 angeführt.

Außenflora	Portalaußenvegetation	Innenvegetation
Nr. 26, Region IV Höhe 600 m. Exposition NO.	100 0/0 der Region IV davon zirka 5 0/0 südöstliche Elemente.	100 0/0 der Region IV davon keine südöstlichen Elemente.
Nr. 50, Region IV Höhe 850 m. Exposition SW.	100 0/0 der Region IV davon zirka 33 0/0 pontische Elemente.	100 0/0 der Region III und IV keine pontischen Elemente.
Nr. 35, Region V. Höhe 1560 m. Exposition N.	100 0/0 der Region IV und V.	100 0/0 der Region IV und V.

In diesen Fällen fügt sich das Vegetationsbild des Höhleninnern mit seinem bodenständigen, der jeweiligen Höhenlage entsprechenden Flor mehr weniger harmonisch der Pflanzendecke der Umgebung ein und kann füglich als ein Ausschnitt aus derselben bezeichnet werden. In größeren Höhen, siehe Nr. 35, kann eine derartige Übereinstimmung nur dann zustande kommen, wenn die Höhlenlokalität wenig oder gar nicht begangen wird und damit der Einschlag der tieferen Lagen entstammenden Ruderalemente wegfällt. Im allgemeinen aber ist mit zunehmender Höhe fast stets eine Verschiebung, beziehungsweise Vermengung der Regionen in dem Sinn zu beobachten, daß die Portalaußenvegetation wie die Innenvegetation der Höhle auf die Flora tieferer Lagen zurückgreift, wodurch diese relativ gefördert erscheint und oft eine ausgesprochene Elevation erfährt, die ihr unter anderen Umständen versagt wäre. In diesen Fällen nimmt die Portalaußenvegetation eine besonders ausgesprochene Mittelstellung gegenüber der Umgebungs- und Innenvegetation ein. (Vergleiche die Höhlen Nr. 1 und 2.)

Außenflora	Portalaußenvegetation	Innenvegetation
Nr. 1, Region V Höhe 1200 m. Exposition SO.	33·5 0/0 der Region V 66·5 0/0 der Region I bis IV.	100 0/0 der Region I bis IV.
Nr. 2, Region V Höhe 1560 m. Exposition O.	39 0/0 der Region IV, V 61 0/0 der Region I bis III.	20 0/0 der Region IV 80 0/0 der Region I bis III.
Nr. 11, Region V Höhe 1435 m. Exposition W.	78 0/0 der Region IV, V 22 0/0 der Region III.	50 0/0 der Region IV 50 0/0 der Region III.

Die Höhle Nr. 1 liegt trotz der geringen Seehöhe schon in alpiner Umgebung, da dortselbst durch ein enges Felsental und Lawinengänge die alpine Region stark herabgedrückt wird. Nr. 2 und Nr. 11 sind die Ost-, beziehungsweise Westportale ein und derselben Höhle (Durchgangshöhle der Frauenmauer). Ersteres ist für Tiere leicht, letzteres kaum zugänglich. Man beachte die demnach grundverschiedenen Prozentsätze an Pflanzen niederer Lagen (meist Ruderalemente) in und vor beiden! In solchen Höhlen der Hochlage wie 1 oder 2 sieht man sich also aus der alpinen Umgebung schon am Höhlenportal plötzlich gewissermaßen in die Vegetation des subalpinen Bergwaldes und nach weiteren wenigen Schritten einwärts in die Region des Hügellandes oder der Ebene versetzt, was besonders dann regelmäßig eintritt, wenn wie schon erwähnt, die Höhle leicht zugänglich und daher mit tierischen

Exkrementen gedüngt ist, sowie eine beträchtlichere Tiefenerstreckung und damit weitgehende Lichtabschwächungen aufweist, welche die Existenz von Schattenpflanzen tieferer Lagen ermöglichen. Schatten- und Ruderalpflanzen sind es also, die das abweichende fremdartige Gepräge der Innenflora solcher Höhlen bestimmen. So wie die Ruderalpflanzen der Ebene eine Elevation, eine Wiedererstehung in der »Lägerflora« der alpinen Matte erfahren, so die Schattenpflanzen (im Verein mit ersteren) in der alpinen Höhle. Wenn daher Drude sagt: »Die Region V (= alpine Region) hat wahrscheinlich überhaupt keine Schattenpflanzen, die Schattenpflanzen der Ebene oder des Waldes treten in ihr ins freie Licht«, so bedarf dieser Satz, dessen Stichhaltigkeit für die offenen Formationen der Krummholzvegetation, der alpinen Matte und der Felsenpflanzen ohne weiteres zugegeben sei, doch hinsichtlich der Höhlenvegetation einer Einschränkung, beziehungsweise Berichtigung. Letztere hat vielmehr das ganz ausgesprochene Gepräge von Schatten-, beziehungsweise Tieflandsinseln inmitten einer charakteristischen Licht-Hochflora. Immerhin befolgen auch diese Pflanzen, wie gezeigt wurde, das Gesetz, daß der Lichtgenuß mit der Seehöhe steigt, sind also gewissermaßen in geringerem Grad Schattenpflanzen als in tieferen Lagen. Seltener ist der Fall, daß Höhlen Veranlassung zu einem Herabsteigen der alpinen Vegetation Anlaß geben. Bekannt ist in dieser Hinsicht die »Umkehr der Pflanzenregionen« in der Paradana, die von Beck ausführlich beschrieben und begründet wurde. Hier tritt man aus der subalpinen Vegetation (Region IV) des Trichterrandes nach etwa 30 m Tiefe Abstieges, 10 m von den Schneemassen des Dolinengrundes entfernt, in die Region der alpinen Flora (Region V). Diese Umkehr ist hauptsächlich durch die Abnahme der Temperatur gegen den Trichtergrund zu, die im Mai 0·4° C. pro Meter beträgt, bedingt. Streng genommen handelt es sich aber hier nur um einen Vorraum zu der eigentlichen Eishöhle, beziehungsweise um eine Vegetation, die sich etwa der Portalausflora einer Vorderlichthöhle an die Seite stellt, während im eigentlichen Höhleninnern eine Ansiedlung von Alpenpflanzen wohl wegen der bedeutenden Lichtabschwächung (die Trichtervegetation [empfängt immerhin relativ starkes Oberlicht!]) sowie der Temperaturerniedrigung ausgeschlossen ist. Hieher gehört auch als ein charakteristisches Beispiel der Beeinflussung der Umgebungsvegetation einer Höhle durch letztere die von L. Richter angeführte Beobachtung, der in dem Kessel vor der Dobschauer Eishöhle in nur 900 m Höhe »ein Mixtum von Alpen-, Voralpen- und Bergpflanzen, wie: *Saxifraga adscendens*, *Arabis arenosa*, *Adenostyles albifrons*, *Campanula carpatica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Vaccinium Myrtillus*, *Senecio abrotanifolius*, *Hieracium* sp. blühend »den kalten Luftströmungen der Höhle ausgesetzt« fand.

In Höhlen niederer Lagen (etwa der Region II und III Drudes) kann naturgemäß von einer Gegensätzlichkeit, beziehungsweise Verschiebung der Regionen in und vor der Höhle nicht im entferntesten in dem Maße die Rede sein, wie bei Höhlen der Hochlage. Denn durch diese tieferen Regionen sind eine ganze Anzahl von Pflanzen (auch aus I) gleichmäßig verbreitet und sämtlich als vollwertige Bürger derselben anzusehen. In solchen Höhlen gipfeln die Gegensätze von Innen- und Außenflora nicht in der Herkunft aus verschiedenen Regionen, sondern lediglich in der Verschiedenheit von biologischen Typen, die der gleichen Höhenregion entstammen. Besonders auffällig tritt dies bei Höhlen mit Süd- oder Südwestexposition des Einganges zutage. Auf den Felsen ihrer Portalausenseite siedeln dann typische Xerophyten (häufig mit zahlreicheren Vertretern des pontischen Florengebietes inmitten einer baltischen oder, in höheren Lagen, subalpinen Umgebung), während das Höhleninnere eine Schar von Hygrophyten, meist des baltischen Waldes, in sich vereinigt.

Mit diesen Ausführungen ist auch die Stellung der grünen Höhlenflora in pflanzengeographischer Hinsicht im allgemeinen gekennzeichnet. Sie zu einer selbständigen Formation erheben zu wollen, ist zum mindesten, nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens, verfrüht, vielleicht auch mit Rücksicht auf ihre engen Beziehungen zur Ruderal-, beziehungsweise Schattenflora überhaupt unnötig. Damit soll aber nicht ihr origineller Charakter in biologischer Beziehung verkleinert werden. Wenn W. v. Knebel in seiner Höhlenkunde mit Bezug auf die Ausstattung einer eigenen Höhlenflora sagt, die sogenannte Höhlenflora besteht aus Troglophilen, nicht aber aus

Troglobien, eine echte, der Höhlenfauna an die Seite zu stellende Höhlenflora sei bis jetzt nicht bekannt, da in Höhlen vorkommende Pilzarten keineswegs auf diese allein beschränkt seien, so ist diesbezüglich auf seinen eigenen einschränkenden Zusatz zu verweisen, »daß die Höhlen in dieser Hinsicht noch viel zu wenig erforscht seien, als daß ein abschließendes Urteil hierüber gefällt werden könnte«. Wenn er weiters aber ausführt, daß »noch weniger jene (grünen) Pflanzen zur Höhlenflora zu rechnen sind, die sich oftmals am Eingang der Höhlen finden (hiezuh gehören zahlreiche Schattenpflanzen, welche ebensogut auch außerhalb der Höhlen in dunklen Felsspalten oder im Waldesschatten gedeihen können)«, so ist dieser Auffassung entschieden entgegen zu treten. Nicht nur daß es Pflanzen gibt, welche man, wie den Vorkeim des Leuchtmooses (*Schistostega osmundacea*), nur in Höhlen und Klüften und niemals außerhalb derselben findet, nicht nur, daß aus Höhlen bis nun schon neue Pflanzenarten (siehe *Aphanocapsa cinerea* Lemm. nov. sp.), deren Auffindung außerhalb derselben noch aussteht, bekannt wurden: Die in unseren Höhlen in größeren Tiefen herrschenden minimalen Beleuchtungsverhältnisse, welche alles Ähnliche (Lichtabschwächung im Walde und in Klammen) weit hinter sich lassen und höchstens von dem Dämmerlicht der tieferen Meeresschichten überboten werden, zeitigen eine Reihe von Anpassungserscheinungen, einen Habitus der Vegetation dieser »Stätten minimalsten Lichtgenusses«, der in seinen Extremen eben nirgends wiederkehren kann. Hieher gehört: 1. die bisweilen in Höhlen beobachtete Herabdrückung des Minimums des Lichtgenusses der Phanerogamen unter die sonst, zum Beispiel im Walde ermittelte untere Grenze (zum Beispiel *Lactuca muralis* in Nr. 18); 2. die außerordentlich tiefen, sonst nirgends beobachteten Minima von Algen Moosen, Farnen; 3. die Ausbildung morphologisch (und wohl auch anatomisch) scharf ausgeprägter Höhlenrassen und Höhlenformen, wie: *Isopterygium depressum* var. *cavernarum mihi*, *Eucladium styriacum* Glowacki, *Didymodon glaucus* Glowacki, *Adiantum Capillus Veneris* f. *subintegrum* Morton et Paulin, *Phyllitis scolopendium* var. *cavernicola* Ugolini.

Diese zuletzt angeführten Rassen, das Leuchtmoos und noch vielleicht so manche andere Pflanze könnte man jedenfalls mit gutem Recht als obligate Höhlenpflanzen (vergleichbar den Troglobien) bezeichnen, wogegen der Grundstock der grünen Höhlenvegetation, zumal in ihren vorderen Teilen, allerdings nur aus fakultativen Höhlenpflanzen (zum Beispiel *Asplenium trichomanes*, *Geranium Robertianum*, *Lactuca muralis* u. a.), (vergleichbar den Trogliphilen) besteht.

Das originelle Gepräge der grünen Höhlenvegetation äußert sich aber noch in einer Reihe anderer Züge, die im folgenden kurz zusammengefaßt werden sollen.

1. Höhlenlokalitäten sind geradezu Brennpunkte des (innerhalb der Grenzen des anomalen Lichtgenusses liegenden) rein vegetativen Zustandes vieler Pflanzen. Moose bleiben in ihnen häufig schon auf der Ausläufer (= Stolonen) bildenden Form stehen (bei gleichzeitiger Unterdrückung der Bäumchenform, siehe *Thamnum alopecurum* in Nr. 26 u. a.) und sind in Höhlen fast durchwegs steril. Farne kommen manchmal schon über das Stadium der Vorkeime oder die ersten Ansätze der Wedelbildung nicht hinaus (stationäre Jugendformen, vgl. *Asplenium trichomanes*). Heterophylle Blütenpflanzen, wie *Campanula rotundifolia* bringen, bei entsprechender Lichtabschwächung, hier nur die primäre Blattform zur Entwicklung. Wieder andere scheinen bei sehr weitgehender Verdunklung mit der Ausbildung einiger wenigen, auf die Keimblätter folgenden Mittelblätter (Primärblätter) abzuschließen. (Besonders an *Geranium Robertianum* häufig beobachtet.) Die Mehrzahl aller Samenpflanzen gelangt in den rückwärtigen dämmerigen Höhlenteilen überhaupt nicht zur Blüte. (Umgekehrt vermögen aber auch nicht wenige Blütenpflanzen in Höhlen, bei ausschließlich diffuser und stark abgeschwächter Beleuchtung ihren normalen Entwicklungsgang vollständig zu durchlaufen (siehe Fortsetzung p. 26).

2. Höhlen sind, vermöge der geschützten, von Temperaturextremen weniger beeinflussten Lage ihres Innern, geradezu Sammelpunkte einer immergrünen Vegetation von Sporenpflanzen. Der Mangel einer Schneedecke, die andauernd schwache, oft diffuse Beleuchtung, die spät erreichte Wärme-konstante zeitigen eine Verschiebung der Vegetationsperioden speziell bei der Phanerogamen-

vegetation, die hier zwar vielleicht später erwacht, später blüht und reift, dafür aber bis tief in den Spätherbst hinein assimiliert und grünt.

3. Höhlen sind vermöge ihrer klimatischen Eigenart (Eishöhlen) nicht selten Reliktenstandorte. (Vergleiche das Vorkommen der hochnordischen *Arnellia fennica* in einer Eishöhle am Matajur nach Loitlesberger, Fortsetzung p. 28.)<sup>1</sup>

4. Höhlen sind in hohem Grade flechtenfeindliche Standorte, die zur Auflockerung, beziehungsweise zum Zerfall des Flechtenorganismus führen und meist nur sorediale Flechtenanflüge beherbergen.

5. Höhlen bewirken in hohem Grad eine Elevation der Tieflandsflora (Ruderal- und Schattenpflanzen) und damit eine Verschiebung der Höhenregionen der Vegetation. Sie schaffen dergestalt oft ausgesprochene Tieflandsenklaven inmitten einer subalpinen oder alpinen Vegetation, eine Wirkung, in der ihnen nur die »Läger« der alpinen Matte oder die Felsenformationen (die gleichfalls eine Verschiebung der Regionen, sowohl nach oben als nach unten, bewirken) einigermaßen nahe kommen.

Weitere eingehende Studien über den Lichtgenuß der grünen Höhlenvegetation dürften (bei steter Zugrundelegung beziehungsweise Ermittlung der absoluten Lichtintensitäten des Standortes) nach meinem Dafürhalten dazu berufen sein, unsere Kenntnisse über das Empfindungs- und Unterscheidungsvermögen der Pflanze für Lichtreize wesentlich zu fördern, beziehungsweise zu erweitern. Daß diese Fähigkeiten der Pflanze in hohem Maße eigen sind und sie hierin dem Menschen beispielsweise weit überlegen ist, hat bekanntlich schon Wiesner gezeigt, der feststellte, daß das Ergrünen von *Lepidium sativum* (im Versuche) noch bei einer Intensität von  $\frac{1}{2500}$  (entsprechend 0·0004 der Bunsen-

schen Einheit) eintritt, daß etiolierte Keimlinge von *Vicia sativa* noch auf Lichtunterschiede reagieren, welche Bruchteilen von Millionsteln der Bunsen'schen Einheit entsprechen, während das menschliche Auge im äußersten Fall nur noch einen Reizzuwachs zu registrieren vermag, der  $\frac{1}{120}$  des schon vor-

handenen Reizes beträgt (also um 0·00833 von ihm verschieden ist). Die Gültigkeit des Weber-Fechner'schen psychophysischen Gesetzes: »Die relative Unterschiedsempfindlichkeit ist unabhängig von der absoluten Reizgröße« auch für die Pflanze ist seit 1884 von W. Pfeffer in bezug auf die Reizbarkeit der Bakterien und Spermatozoiden der Farne für chemische Substanzen nachgewiesen und seither auch für die Reaktionen der verschiedensten Pflanzen auf Licht- und Schwerkraftreize festgestellt.

Es liegt nicht der geringste Grund vor, anzunehmen, daß die grüne Vegetation der Höhlen eine Ausnahme von diesem Gesetze mache. Im Gegenteil. Das gerade in Höhlen so außerordentlich tief liegende Minimum des Lichtgenusses von Sporenpflanzen ( $\frac{1}{1380}$  nach meinen Beobachtungen für *Asple-*

*nium trichomanes*,  $\frac{1}{1700}$  nach Morton für *Adiantum Capillus Veneris*,  $\frac{1}{1800}$  und darunter für Algen) spricht für eine außerordentlich tief liegende Reizschwelle (wie sie sonst kaum im Experiment nachzuweisen ist); die Tatsache, daß zum Beispiel *Asplenium trichomanes* bis zu Intensitäten von etwa  $\frac{1}{300}$

herab fertil, dann aber nurmehr steril angetroffen wird, welcher Umschwung natürlich bei einem ganz bestimmten, aber derzeit nicht näher ermittelten Werte der Lichtintensität, bei einem zweifellos sehr kleinem Reizunterschied sich vollzieht, der Umstand, daß das Lichtgenußminimum der Höhlenpflanzen wie jener der Außenwelt mit der Seehöhe ansteigt, und manches andere mehr berechtigen zur

<sup>1</sup> A. Zmuda (Krakau), der die Höhlen der Tatra (1200 bis 1800 m Höhe) untersuchte, fand — nach brieflicher Mitteilung — daselbst bis jetzt zirka 150 Arten von Moosen. »Dieselben gehören einem mehr südlichen Typus an, der heute weder in Polen noch sonst in der Tatra anzutreffen ist und sich in den Höhlen wegen der gleichmäßigen Temperatur und Feuchtigkeit als Relict wärmerer klimatischer Zeiten bis heute erhielt«.

Annahme, daß die Unterschiedsempfindlichkeit der grünen Pflanzen im Dämmerlicht der Höhlen trotz Herabsetzung der absoluten Reizgröße keine geringere ist als bei Pflanzen offener, kräftig beleuchteter Standorte.

Die Bearbeitung der anatomischen Charaktere der grünen Höhlenflora behalte ich mir für einen späteren Zeitpunkt vor.

Am Schlusse dieser Mitteilungen sei behufs leichterer Übersicht und Orientierung eine Zusammenstellung der behandelten Höhlenlokalitäten (inklusive der Höhlen Morton's), nach verschiedenen Gesichtspunkten geordnet, angefügt.

### I. Gesteinsart.

Kalk	Die Höhlen Nr. 1 bis 5, 7 bis 53, 1 bis 4 (Morton's).
Konglomerat	Die Höhle (Erdschlund) Nr. 10.
Gneis	Die Höhle Nr. 6.
Quadersandstein.	Die Höhlen Nr. 54 bis 63.
<b>II. Beschaffenheit des Höhleninneren.</b>	
Trockenhöhlen	Die Höhlen Nr. 1, 3, 4, 5, 7, 8, 15 bis 17, 19, 20, 30, 33, 38, 42 bis 48, 50, 54, 56, 57, 60; 3, 4 (Morton).
Feuchte, beziehungsweise Wasserhöhlen	Die Höhlen Nr. 2, 6, 9, 10 bis 14, 18, 21 bis 28, 32, 35 bis 37, 39 bis 41, 49, 51 bis 53, 55, 58, 59, 61 bis 63; 1, 2 (Morton).
Eishöhlen	Die Höhlen Nr. 29, 31, 34.
<b>III. Exposition des Portales.</b>	
N	Die Höhlen Nr. 15, 24, 25, 28, 30, 32, 35, 37, 38, 49, 52, 55, 57, 58, 61; 1, 2 (Morton).
NO	Die Höhlen Nr. 13, 26, 27, 40.
O	Die Höhlen Nr. 2, 39, 42, 53, 59.
SO	Die Höhlen Nr. 1, 12, 14, 21.
S	Die Höhlen Nr. 3, 7, 9, 16, 17, 19, 20, 29, 31, 33, 45, 51, 56, 60, 63.
SW	Die Höhlen Nr. 8, 22, 23, 36, 50 a, 62; 3, 4 (Morton).
W	Die Höhlen Nr. 11, 18, 44, 46 bis 48, 50 b, 54.
NW	Die Höhlen Nr. 4, 5, 6, 34, 43.

NB. Die Höhlen Nr. 10 und 41 sind Oberflächhöhlen.

## IV. Höhenlage.

2 m	Nr. 1 (Morton)	530 m	Nr. 36, 40	700 m	Nr. 6	1100 m	Nr. 21, 22, 28, 37, 51
110 m	Nr. 2 (Morton)	550 m	Nr. 24, 25	720 m	Nr. 8		
140 m	Nr. 63	560 m	Nr. 54, 55, 57, 58	750 m	Nr. 10, 16, 17, 32, 38	1200 m	Nr. 1
150 m	Nr. 62	570 m	Nr. 56, 59, 60			1300 m	Nr. 29, 39
250 m	Nr. 61	600 m	Nr. 26, 42	800 m	Nr. 27, 33	1435 m	Nr. 11
300 m	Nr. 4 (Morton)	620 m	Nr. 3, 7	850 m	Nr. 50 a, b	1470 m	Nr. 31
450 m	Nr. 3 (Morton)	630 m	Nr. 15	900 m	Nr. 4, 5, 19, 20, 23	1550 m	Nr. 12
500 m	Nr. 43 bis 48	650 m	Nr. 9, 13, 52	913 m	Nr. 30	1560 m	Nr. 2, 34, 35
520 m	Nr. 41	680 m	Nr. 14	1080 m	Nr. 53	2200 m	Nr. 49

## V. Florenbezirk (der Umgebung).

Baltisch	Der Höhlen Nr. 5 bis 10, 14 bis 17, 23, 30, 32, 33, 36, 40 bis 44, 47, 48, 51 bis 63. 24 bis 26 (mit südöstlichem Einschlag).
Subalpin	Der Höhlen Nr. 13, 18 bis 22, 27 bis 29, 38, 39.
Alpin	Der Höhlen Nr. 1, 2, 4, 11, 12, 31, 34, 35, 37, 49.
Pontische Insel im baltischen Bezirk	Der Höhlen Nr. 3, 45, 46, 50.
Mediterran	Der Höhlen 1 bis 4 Morton's.

## VI. Kronland.

Steiermark	Die Höhlen Nr. 1 bis 12, 14 bis 23, 27 bis 30, 42 bis 53. Nr. 6 im Gleinalpenzug, Nr. 10 im Konglomerat, die übrigen in den Kalkalpen.
Oberösterreich	Die Höhlen Nr. 13, 33 bis 41 (Kalkalpen).
Niederösterreich	Die Höhlen Nr. 31, 32 (Kalkalpen).
Salzburg	Die Höhle Nr. 52.
Krain	Die Höhlen Nr. 24 bis 26 (um Adelsberg).
Böhmen	Die Höhlen Nr. 54 bis 63 (Elbesandsteingebirge).
Istrien (Inseln)	Die Höhlen 3, 4 (Morton's), (Lussin).
Dalmatien (Inseln)	Die Höhlen 1, 2 (Morton's), (Arbe).

## Literaturverzeichnis.

- Drude. Deutschlands Pflanzengeographie. Ein geographisches Charakterbild der Flora von Deutschland und den angrenzenden Alpen- und Karpathenländern. I. Teil, Stuttgart 1896.
- Falkenberg. Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Mitteilungen der zoologischen Station in Neapel. 1. Band, 2. Heft.
- Goebel. Organographie der Pflanzen. I. und II. Teil, Jena 1898 und 1901.
- Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Pichlers Witwe und Sohn, Wien (noch im Erscheinen begriffen).
- Kästner. Beitrag zur Ökologie einiger Waldpflanzen aus der Umgebung von Frankenberg in Sachsen. I. und II. Teil, 1911 und 1913.
- Lichtgenußstudien an einigen Waldpflanzen aus der Flora der Umgebung von Frankenberg. 1913.
- Knebel. Höhlenkunde mit Berücksichtigung der Karstphänomäne. Braunschweig, F. Vieweg und Sohn 1906.
- Lämmermayr. Naturstudien und Lehrwanderungen in der Umgebung einer deutschen Alpenstadt. Monatshefte für den naturwissenschaftlichen Unterricht von B. G. Teubner, Leipzig 1912. 6. Heft.
- Lichtgenußstudien (Farne, Bärlappe, *Gentiana asclepiadica*), Jahresbericht des k. k. Staatsrealgymnasiums in Graz, 1914.
- Luerssen. Die Farnpflanzen. Leipzig 1889. (In Rabenhorst, Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 3. Bd.)
- Mitteilungen des Deutschen und Österreichischen Alpenvereins 1905, Nr. 14, »Der Preber«.
- Morton. Beiträge zur Kenntnis der Pteridophytengattung *Phyllitis*, Österr. bot. Zeitschrift 1914, Heft 1/2.
- Die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnergebiet. Österr. bot. Zeitschrift 1914, Nr. 7.
- Rabenhorst. Kryptogamenflora, IV. Bd., Laubmoose.
- Reishauer. Die Vegetationsdecke der Adamellogruppe. Zeitschrift des Deutschen und Österreichischen Alpenvereins, 1905.
- Schroetter. Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
- Stranah. Studie über die Dunkelflora der Slouperhöhlen. Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag 1907. (Blieb mir unzugänglich.)
- Vierhapper. Zur Kenntnis der Verbreitung der Bergkiefer in den österreichischen Zentralalpen. Österr. bot. Zeitschrift 1914, Nr. 9/10.
- Walter. Lehrbuch der Geologie von Deutschland. Leipzig 1910 und 1912.
- Wiesner. Biologie der Pflanzen. Wien 1889.
- Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.
- Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften. Wien 1911.
- Ferner:
- Österreichische botanische Zeitschrift (Jahrgänge 1874 bis 1877, 1880, 1882, 1884, 1893, 1899, 1915, Beiträge von Dědčec, Hirc, Kerner, Solla, Strobl, Hayek, Dörfler).
- Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Jahrgänge 1875, 1895/96 (Beiträge von Arnold, Jack).
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [92](#)

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

Artikel/Article: [Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen, I.Teil \(mit 18 Textfiguren\). 107-148](#)