Höhlentiere

Erhard CHRISTIAN

Abstract: Cave animals. — The subterranean fauna of Austria includes animals that are often found in the entrance sections of caves, but spend only part of their life there. Many of these subtroglophilic species, e.g. the moths Scoliopteryx libatrix and Triphosa dubitata, undergo diapause in caves during winter, a few others do so during summer. Troglophilic species such as the springtail Heteromurus nitidus maintain populations both above and below ground; they are able to reproduce and complete their entire life cycle in the cave. Troglobionts and their aquatic equivalents, the stygobionts, are obligate dwellers of the subterranean realm. Several troglophiles and many troglobionts exhibit morphological traits referred to as troglomorphy, i.e. they are small-eyed or eyeless, depigmented, and have long legs and antennae. Troglo- and stygobionts of the Austrian fauna include, for example, a number of endemic hydrobiid snails; two land snails of the genus Zospeum; the palpigrades Eukoenenia spelaea and E. austriaca; the pseudoscorpions Roncus carinthiacus and Neobisium aueri, the latter endemic to the Northern Calcareous Alps; mites of the genus Troglocheles; bathynellid and niphargid crustaceans; the diplurans Torocampa hoelzeli and Plusiocampa spp.; springtails of the genera Deuteraphorura, Onychiuroides and Pseudosinella; the ground beetles Orotrechus carinthiacus, O. haraldi, Anophthalmus spp. and Aphaenopidius kamnikensis; and cholevid beetles such as Aphaebius spp. and Lotharia angulicollis. In terms of blind ground beetles, the narrow zone of the Southern Calcareous Alps of Austria shares some of the subterranean biodiversity of adjacent Slovenia. Large parts of Austria, however, i.e. the area north of the rivers Gail and Drava, retain the faunal devastation caused by the Pleistocene glaciations. Caves in this region host only a few blind carabids: Duvalius meixneri in the Central Styria Karst and members of the endemic genus Arctaphaenops in the Northern Calcareous Alps, namely A. angulipennis angulipennis, A. angulipennis styriacus, A. gaisbergeri, and A. muellneri.

Das Wort "unterirdisch" ist ebenso zweideutig wie seine lateinische Entsprechung "subterran". Zoologen wenden es vorwiegend auf Tiere an, die sich tatsächlich unter der Erde, also unter dem Erdboden aufhalten. Doch manchmal meinen sie "unter der Erdoberfläche", und so bekommen auch Bodenbewohner wie Regenwurm und Maulwurf dieses Prädikat. Boden- und Subterranbiologie sind aber separate Wissenschaftszweige mit eigenen Vereinigungen, Zeitschriften und Handbüchern.

Gegenstand der Subterranbiologie sind die Lebewesen und die Lebensbedingungen in nahezu oder gänzlich lichtlosen, luft- oder wassergefüllten Gesteinshohlräumen vom Zentimeterbereich aufwärts. Eine ihrer Teildisziplinen befasst sich mit den Wasser- und Landorganismen, die in Höhlen auftreten, also in Gesteinshohlräumen, die dem Menschen physisch zugänglich sind. Sie ist seit über 100 Jahren unter dem Namen Biospeläologie bekannt. Ein anderes traditionsreiches Forschungsgebiet ist die Grundwasserbiologie, die gleichzeitig einen Sektor der Hydrobiologie darstellt.

Seit den 1980er Jahren ist bekannt, dass Höhlentiere auch in oberflächennahen, engräumigen Subterranbiotopen regelmäßig auftreten. Diese SSHs (shallow subterranean habitats), zu denen der Epikarst gehört (siehe

Plan & Spötl, Seite 38 in diesem Band), sind aus ökologischer und evolutionsbiologischer Sicht nicht weniger interessant als die schon länger untersuchten befahrbaren Höhlen (Culver & Pipan 2014).

Dieser Artikel über die rezente Höhlenfauna Österreichs beschränkt sich auf eine repräsentative Auswahl von Tieren, die sich zeitweise oder ständig in unterirdischen Räumen aufhalten. Den Fledermäusen ist ein eigener Beitrag gewidmet (siehe Bürger, Seite 255 in diesem Band). Die erwähnten Höhlen sind in der Karte (Abb. 1) eingezeichnet.

Höhlentier – was ist das?

Der ausgestorbene Höhlenbär war schon seit vier Jahrzehnten bekannt, als die wissenschaftliche Beschäftigung mit den wirbellosen Tieren der Unterwelt einsetzte. Ferdinand Schmidt beschrieb 1832 den ersten "echten" Höhlenkäfer, Leptodirus hochenwartii, aus der Adelsberger Grotte (Postojnska jama, Slowenien) und lockte damit Zoologen aus ganz Europa in die Krainer Höhlen. Mitte des 19. Jahrhunderts waren bereits so viele höhlenbewohnende Tierarten verbucht, dass der Wiener Entomologe Ignaz Rudolph Schiner (1854) vorschlug, sie nach einem ökologischen Gesichtspunkt, nämlich nach ihrem Verhältnis zum unterirdischen

Höhlen und Karst in Österreich (Hrsg. C. Spötl, L. Plan, E. Christian), Oberösterreichisches Landesmuseum, 2016: 233-254

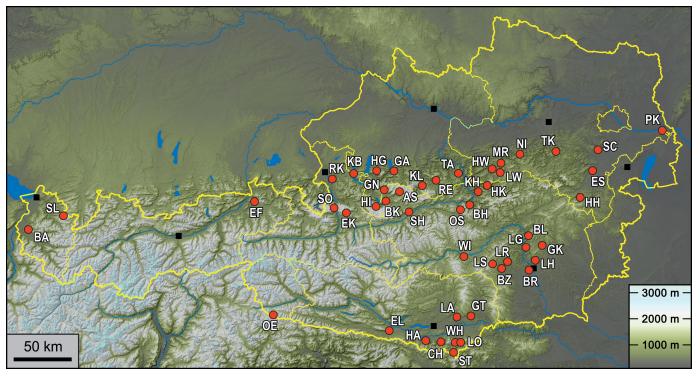


Abb. 1: Lage der im Text genannten Höhlen. AS..Almberg Eis- und Tropfsteinhöhle & Salzofenhöhle, BA..Baschghöhle, BH..Bärenhöhle im Hartelsgraben, BK..Bärenhöhle am Starkenstein & Koppenbrüllerhöhle, BL..Bärenloch bei Mixnitz, BR..Bründlhöhle, BZ..Bärenhöhle (im Zigöllerkogel), CH..Christinenschacht & Hansenloch, EF..Estendorferschacht & Fritz-Otto-Höhle, EK..Eiskogelhöhle, EL..Eggerloch, ES..Eisensteinhöhle, GA..Gassel-Tropfsteinhöhle, GK..Grasslhöhle & Katerloch, GN..Großes Loserloch, Biwakhöhle & Naglsteghöhle, GT..Griffener Tropfsteinhöhle, HA..Hafnerhöhle & Hundhöhle, HG..Hochlecken-Großhöhle, HH..Hermannshöhle, HI..Hirlatzhöhle, HK..Hochkarschacht, HW..Herdengelhöhle & Wilhelminenhöhle, KB..Klausbachhöhle, KH..Kraushöhle, KL..Kreidelucke, LA..Lamprechtskogelhöhle, LG..Lurgrotte, LH..Ludwig-Hammer-Höhle, LO..Lobnigschacht, LR..Leitenhöhle & Raudnerhöhle, LS..Leitnerhöhle (bei Salla), LW..Lechnerweidhöhle, MR..Mausrodlhöhle, NI..Nixhöhle (bei Frankenfels), OE..Obstanser Eishöhle, OS..Odelsteinhöhle, PK..Pfarrerklammhöhle, RE..Rettenbachhöhle, RK..Reckenkeller, SC..Schelmenloch, SH..Schottloch am Liadaeck, SL..Schneckenloch, SO..Scheukofen, ST..Steinerhöhle & Steiner Lehmhöhle, TA..Tropfsteinhöhle in den Arzmäuern, TK..Türkenloch (bei Kleinzell), Kalter Brunnen & Wendelgupfhöhle, WH..Wartburghöhle, WI..Windloch (bei Judenburg).

Fig. 1: Location of caves mentioned in the text.

Lebensraum zu ordnen (wenngleich der Begriff Ökologie noch unbekannt war: Ernst Haeckel hat ihn 12 Jahre danach geprägt).

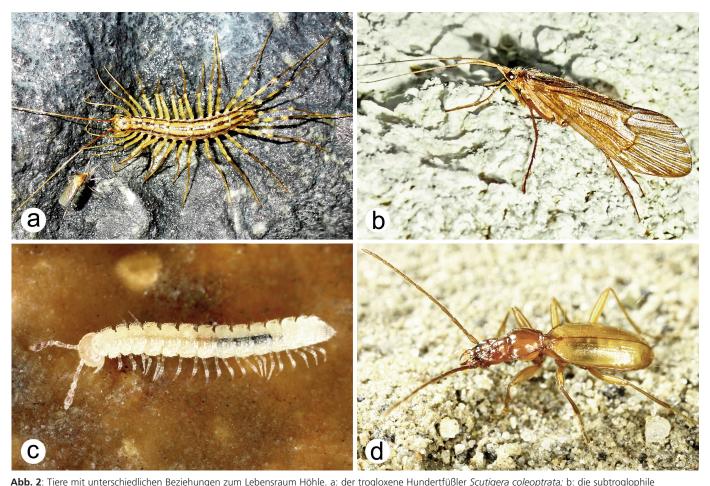
An erster Stelle führte Schiner die "Troglobien" an, die "ausschliessend nur in unterirdischen Grotten leben und die ausserhalb derselben bisher noch nirgendwo, oder nur dann getroffen werden, wenn ausserordentliche Umstände (wie z.B. Hochwässer bei dem Olme) deren Vorkommen am Tageslichte rechtfertiget". Für die obligatorischen Höhlenbewohner ist heute der Ausdruck Troglobionten gebräuchlich. Ihnen stellte er die Troglophilen gegenüber, die man gelegentlich im Freien, häufiger aber in Höhlen trifft. Schließlich erwähnte er jene Tiere, deren "Vorkommen in den Grotten [...] ein nur ganz zufälliges" ist (Schiner 1854). Für diese Höhlenfremdlinge erfand er kein eigenes Wort; sie wurden später als Trogloxene bezeichnet. Wortbildungen auf -xen, -phil und -biont haben sich in der Ökologie allgemein als nützlich erwiesen. Arten mit einer Vorliebe für Fledermauskot sind demnach guanophil.

Schiners Einteilung der cavernicolen (höhlenbewohnenden) Tiere, leicht modifiziert und um die Kategorie der Subtroglophilen erweitert, ist heute am gebräuchlichsten (Abb. 2). Die Kenntnis der einschlägigen Vokabeln erleichtert das Verständnis der biospeläologischen Literatur.

Trogloxen (gr. trogle Höhle, xénos fremd) sind Lebewesen ohne regelhafte Beziehung zu unterirdischen Räumen. Die Zufallsgäste wurden früher nicht immer von den Subtroglophilen unterschieden.

Subtroglophile Tiere (lat. sub unter, ein wenig; gr. philos Freund) neigen zu bestimmten Tages- oder Jahreszeiten oder in bestimmten Lebensabschnitten zu einem befristeten Höhlenaufenthalt. Die übrige Zeit leben sie oberirdisch. Dazu gehören viele Fledermausarten und die meisten Insekten, die im Eingangsteil der Höhle überwintern.

Troglophil (oder eutroglophil; gr. eu echt, gut) sind Arten mit Populationen unter und ober Tage. Sie können sich in der Höhle (aber auch außerhalb) fortpflanzen, die Individuen können (aber müssen nicht) zwi-



Köcherfliege Stenophylax permistus; c: der troglophile Doppelfüßler Brachydesmus subterraneus; d: der troglobionte Laufkäfer Anophthalmus schatzmayri (auch bekannt unter dem Namen A. mariae), c und d aus dem Eggerloch in Villach.

Fig. 2: Animals with different relationships to the cave habitat. a: Scutigera coleoptrata (a trogloxenic centipede); b: Stenophylax permistus (a subtroglophilic caddisfly); c: Brachydesmus subterraneus (a troglophilic millipede); d: Anophthalmus schatzmayri (a troglobiont ground beetle, also known as A. mariae), the latter two from Eggerloch in Villach, Carinthia.

Photos: Erhard Christian (above), Gernot Kunz (below).

schen Höhle und Oberwelt wechseln. Ein bekanntes Beispiel ist die Spinne *Meta menardi*. Troglophilie ist bei manchen Arten schwächer, bei anderen stärker ausgeprägt und kann innerhalb einer Art regional variieren.

Die Troglobionten (gr. bíos Leben) werden oft als die echten oder eigentlichen Höhlentiere bezeichnet, weil sie nur in subterranen Lebensräumen vorkommen. Obligatorische Bewohner unterirdischer Gewässer nennt man auch Stygobionten, nach dem Fluss Styx der griechisch-mythologischen Unterwelt. Anpassungen an die dort herrschenden Bedingungen verwehren ihnen den Weg zurück ans Licht. Die bekanntesten Troglobionten Österreichs sind die Laufkäfer der Gattung Arctaphaenops und der Pseudoskorpion Neobisium aueri. Der von Schiner (1854) erwähnte Grottenolm Proteus anguinus kommt im heutigen Staatsgebiet nicht vor. Sein natürliches Verbreitungsgebiet reicht vom unteren Isonzo über Istrien und den Krainer Karst bis in die südliche Herzegowina.

Wie sehen Höhlentiere aus?

Die Gestalt der subtroglophilen und schwach troglophilen Tiere verrät nichts über deren Verhältnis zur Höhle. In Populationen mit lange währender Bindung an den lichtlosen Lebensraum können sich aber körperliche Merkmale herausbilden, die ein charakteristisches Erscheinungsbild ergeben. Daran beteiligt sind regressive Entwicklungen wie die Rückbildung der Augen und der Hautfarbstoffe und progressive Entwicklungen wie die Verlängerung der Gliedmaßen und die Vermehrung von nichtoptischen Sinnesorganen. Dieser Prozess macht sich bei Höhlentieren aus den unterschiedlichsten Gruppen in ähnlicher Weise bemerkbar: sie werden im Lauf der Zeit troglomorph (gr. morphé Gestalt). Manche Autoren erweitern den Begriff Troglomorphie auf entwicklungsbiologische und physiologische Merkmale, durch die sich viele Subterranarten von ihren oberirdischen Verwandten unterscheiden, z.B. Langlebigkeit, eine geringere Zahl von Nachkommen pro Fortpflan-



Abb. 3: Troglomorphie von Laufkäfern: *Trechus austriacus* (schwach troglophil, nicht troglomorph), *Laemostenus schreibersii* (ausgeprägt troglophil, mäßig troglomorph: lange Beine und Fühler, kleine Augen) und *Arctaphaenops angulipennis* (troglobiont, stark troglomoph: lange Beine und Fühler, augenlos, bleich). Troglomorphie kann die Verwandtschaftsverhältnisse verschleiern: *Arctaphaenops* ist mit *Trechus* enger verwandt als mit *Laemostenus*. **Fig. 3**: Troglomorphy of ground beetles: *Trechus austriacus* (weakly troglophilic, not troglomorphic). *Laemostenus schreibersii* (distinctly troglophilic, moderately

Fig. 3: Troglomorphy of ground beetles: *Trechus austriacus* (weakly troglophilic, not troglomorphic), *Laemostenus schreibersii* (distinctly troglophilic, moderately troglomorphic: long legs and antennae, small eyes), and *Arctaphaenops angulipennis* (troglobiont, distinctly troglomophic: long legs and antennae, eyeless, pale). Troglomorphy can veil the phylogenetic relationships: *Arctaphaenops* and *Trechus* are more closely related than either is to *Laemostenus*. Photos: Ortwin Bleich, Stefan Heim (right).

zungsperiode, das Überspringen von Larvenstadien und ein an ungleichmäßig verteilte Nahrung angepasster Stoffwechsel.

Selbstverständlich kann sich Troglomorphie stärker oder schwächer äußern (Abb. 3). Sie ist durch vergleichende Messung der Augengröße, der Beinlänge etc. leicht in Zahlen zu fassen. Subterranbiologen werten eine deutlich troglomorphe Gestalt oft als Indiz für eine troglobionte Lebensweise.

Wie kommt es zu einem troglomorphen Erscheinungsbild? Bei den progressiven Entwicklungen ist die Fachwelt einig, dass sie durch Selektion im unterirdischen Lebensraum gefördert werden. Dies entspricht der intuitiven Einschätzung, dass Tiere mit großer Reichweite und scharfen nichtoptischen Sinnen in permanenter Dunkelheit im Vorteil sind. Erfolgen aber auch Rückbildungen unter dem Druck der Selektion? Zu dieser Frage gibt es experimentelle Untersuchungen. Sie zeigen, dass beide Möglichkeiten – regressive Evolution mit und ohne Selektion – in der Natur verwirklicht sind, sogar innerhalb einer Art. Beim mexikanischen Höhlenfisch Astyanax mexicanus ist Selektion an der Verkleinerung

der Augen beteiligt (durch einen höheren Fortpflanzungserfolg kleinäugiger Individuen). Die Rückbildung des Hautpigments ist aber am besten mit der selektionsfreien Anhäufung von Mutationen zu erklären, die sich hemmend auf die Synthese der Farbstoffe auswirken.

Höhlentiere aus Österreich

Josef Vornatscher (Abb. 4) war ab den frühen 1940er Jahren vier Jahrzehnte lang die herausragende Persönlichkeit der österreichischen Biospeläologie (und neben vielen anderen Aktivitäten auch Präsident des Verbandes Österreichischer Höhlenforscher von 1954 bis 1980). Ein großes Vorhaben verwirklichte er mit dem Katalog der rezenten Höhlentiere Österreichs (Strouhal & Vornatscher 1975). Der Katalog enthält Daten aus dem Nachlass seines Lehrers Hans Strouhal, der u.a. mit zwei Monografien über die Fauna der Villacher Höhlen hervorgetreten ist (Strouhal 1939, 1940). Natürlich beruhen manche Tiernamen auf einem mittlerweile überholten taxonomischen Kenntnisstand, andere sind durch Änderungen in der Nomenklatur veraltet. Sie werden in diesem Artikel stillschweigend aktualisiert.

Diverse Würmer

Die umgangssprachlich als Würmer bezeichneten Tiere bilden keine geschlossene Verwandtschaftsgruppe. Manche sind nicht einmal wurmförmig.

Als Strudelwürmer oder Planarien (Turbellaria) fasst man die nichtparasitischen, für ihre enorme Regenerationsfähigkeit bekannten Plattwürmer zusammen. Süßwasserplanarien kriechen langsam am Boden des Gewässers. Aus dem auf der Bauchseite gelegenen Mund können sie den Schlund ausstülpen und damit tierische Nahrung aufnehmen. In Höhlenwässern treten neben stygoxenen Arten auch weiße, augenlose, bis über 1 cm lange Stygobionten auf (Breuss 2004), die in Österreich noch wenig untersucht sind. Janetschek (1952) meldete aus dem Schneckenloch bei Schönenbach (Vbg.) Amyadenium sp. ("sp." steht für species, anstelle des unbekannten Artnamens). Neuherz (1974) fand in der Lurgrotte (Stmk.) elf Arten, von denen er drei für stygobiont hielt. Alle älteren Angaben sollten überprüft werden.

Viele Fadenwürmer (Nematoda) leben parasitisch, und nicht wenige können auch beim Menschen schwere Krankheiten hervorrufen. Nichtparasitische Arten sind in allen Land- und Wasserökosystemen zu finden, auch im Grundwasser in einer Tiefe von 3600 m (Borgonie et al. 2011). In der Höhle ernähren sich die farblosen, dünnen und meist weniger als 2 mm langen Würmer räuberisch oder von Mikroorganismen. Hier treten sie im Wasser wie an Land in fast allen Mikrohabitaten auf, auch im mikrobiellen Schleim auf nassem Holz, wo sie oft mit Bärtierchen, Milben und Ruderfußkrebsen vergesellschaftet sind. In einem solchen Schleim aus der Hermannshöhle bei Kirchberg am Wechsel (NÖ) fand Eder (1979) u.a. Cephalobus troglophilus, einen aus faulendem Holz der ungarischen Baradla-Höhle bekannten Nematoden.

Die überwiegend marinen Schnurwürmer (Nemertini) haben einen langen, ausstülpbaren Rüssel und ernähren sich räuberisch. Subterrane Nemertinen sind weltweit sehr selten. Aus Höhlen liegen Nachweise aus Deutschland und Bosnien-Herzegowina vor. *Prostoma communopore*, die einzige stygobionte unter den drei in Österreich nachgewiesenen Arten, hat im Gegensatz zu oberirdischen Schnurwürmern weder Pigment noch Lichtsinnesorgane. Sie wurde von Senz (1996) nach einem ca. 6 mm langen Exemplar aus dem Grundwasser beim Kalten Brunnen in Kleinzell (NÖ) beschrieben.

Aus der Gruppe der Ringelwürmer (Annelida) findet man trogloxene Regenwürmer (Lumbricidae) und Kleinringelwürmer (Enchytraeidae) sporadisch in Höhlen an organischem Material. *Aeolosoma hemprichi* (Aeolosomatidae) gehört laut Neuherz (1974) zu den stygophilen Arten der **Lurgrotte**. Der nur 0,7 mm lange



Troglochaetus beranecki (Nerillidae) ist im Grundwasser weit verbreitet. In österreichischen Höhlen wurde die stygobionte Art noch nicht nachgewiesen.

Schnecken

Zwei Familien prägen die subterrane Schneckenfauna Österreichs: die aquatischen Zwergdeckelschnecken (Hydrobiidae) und die terrestrischen Zwerghornschnecken (Carychiidae).

Die einheimischen Zwergdeckelschnecken leben vorwiegend in Quellen und im Grundwasser. Ihre Ausbreitungsmöglichkeiten sind so gering, dass von den rund 40 Arten Österreichs drei Viertel nur innerhalb der Landesgrenzen vorkommen (Reischütz & Reischütz 2009, Fischer 2015). Einige endemische Arten wie Belgrandiella aulaei (Abb. 5 links unten) kennt man lediglich aus zwei, drei Quellen. In der Karstquelle Kalter Brunnen im Ortsgebiet von Kleinzell (NÖ) ist die Biodiversität der Zwergdeckelschnecken mit sechs Arten aus sechs verschiedenen Gattungen außergewöhnlich hoch (Abb. 5 links oben). Seltener sind Nachweise aus Höhlen. Die mit über 3 mm Höhe relativ große, in kalten Quellen weit verbreitete Bythinella austriaca - vielleicht verstecken sich mehrere Arten hinter diesem Namen - wurde u.a. aus der Kreidelucke bei Hinterstoder (OÖ) gemeldet. Aus dem Spaltensystem eingeschwemmte Leerschalen, aber auch lebende Individuen einer Hauffenia-Art wurden in der Rettenbachhöhle bei Windischgarsten (OÖ) gefunden. Für Bythiospeum tschapecki ist die Grazer Bründlhöhle der Typusfundort (der Fundort jenes Indi-

Abb. 4: Josef Vornatscher (1898-1984) war auch ein bedeutender Hydrobiologe. Hier demonstriert er Krebse bei einer Studentenexkursion in den Marchauen (um 1980).

Fig. 4: Josef Vornatscher (1898-1984), the leading figure of Austrian biospeleology in the 20th century, was also a hydrobiologist of distinction. Here he is showing crustaceans to students at an excursion in the March wetlands, Lower Austria (around 1980).

Photo: Walter Hödl.



Abb. 5: Zwergdeckelschnecken (links): Die Gehäuse der meisten Arten aus dem Kalten Brunnen in den niederösterreichischen Voralpen sind kleiner als 2 mm (oben); *Belgrandiella aulaei* aus einer Quelle bei Molln (OÖ) gleitet über eine Luftblase (unten).

Zwerghornschnecken (rechts): Die subterrane Landschnecke *Zospeum isselianum* von einem Fundort in Kärnten erreicht eine Gehäusehöhe von 1,5 mm. **Fig. 5**: Hydrobiid snails (left): most of the species from Kalter Brunnen, a spring near Kleinzell in the pre-Alps of Lower Austria, have shells smaller than 2 mm (above); *Belgrandiella aulaei* from a spring near Molln, Upper Austria, sliding over an air bubble (below).

Carychiid snails (right): the subterranean land snail *Zospeum isselianum* from a site in Carinthia has a shell up to 1.5 mm high. Photos: Erhard Christian, Alexander Mrkvicka, Francisco Welter-Schultes.

viduums, das der Artbeschreibung zugrunde liegt). Die Typen von Bythiospeum bormanni und Belgrandiella styriaca stammen aus dem Bärenloch bei Mixnitz (Stmk.). Alzoniella hartwigschuetti wurde in der Wilhelminenhöhle bei Lunz am See und einigen weiteren Höhlen der niederösterreichischen Voralpen nachgewiesen.

Die Arten wurden früher nur nach der Form des Gehäuses unterschieden. Mit dieser Methode können auch leere Schalen vom Spülsaum des Gewässers mehr oder weniger treffsicher bestimmt werden. Verwandtschaftsverhältnisse lassen sich damit aber nicht aufklären. Durch die Einbeziehung von Merkmalen des Weichkörpers (z.B. Haase et al. 2000) und von molekularen Daten ist mit weiteren Änderungen im System der Zwergdeckelschnecken zu rechnen.

Viel geringer ist in Österreich die Artenzahl der terrestrischen troglobionten Schnecken. Nur die augenlosen, fast transparenten Höhlenzwerghornschnecken Zospeum isselianum (Abb. 5 rechts) und Zospeum kupitzense

erreichen von Süden her die Karawanken und die Steiner Alpen. Nach einem alten Hinweis auf ein Vorkommen bei Bad Vellach konnte Maier (1975) den ersten Fundort einer Zospeum-Art in Österreich dokumentieren, die Steiner Lehmhöhle unterhalb des Seebergsattels (Ktn.). Seither wurden Höhlenzwerghornschnecken auch an Stellen nachgewiesen, wo sie aus Gesteinsspalten ins Freie gespült wurden. Möglicherweise ist der Epikarst ihr primärer Lebensraum.

Größere Schnecken der heimischen Fauna haben höchstens eine lose Beziehung zu Höhlen, z.B. die Glanzschnecke Oxychilus draparnaudi, die Chitin verdauen kann und gelegentlich an toten Insekten frisst. Auffällig ist der meist kontrastreich gemusterte Tigerschnegel *Limax maximus*, eine bis über 10 cm lange Nacktschnecke, die sich gern im Eingangsbereich von Höhlen aufhält.

Spinnen

Spinnen sind die ökologisch bedeutendsten räuberischen Gliederfüßler in den tagnahen Höhlenabschnitten.

Amaurobius ferox (Abb. 6a) gehört zu einer Familie mit dem bezeichnenden Namen Finsterspinnen. Obwohl das Weibchen eine Körperlänge von 1,5 cm erreicht (Männchen sind wie bei den meisten Spinnen etwas kleiner), entdeckt man im Schein der Höhlenlampe eher das Netz als die düster gefärbte Spinne. Die bläulich schimmernden Stränge im Netz bestehen aus extrem feinen, gekräuselten Seidenfäden, in denen sich kleine Tiere verfangen. Höhlenbewohnende Spinnen aus anderen Familien erzeugen für den Beutefang Fäden mit Leimtröpfchen.

Kleiner und zarter ist die Höhlenspinne *Nesticus cellulanus*. Sie baut ein dreidimensionales Netz mit einer etwas dichter gewebten Decke und nach unten ziehenden Fangfäden. Die Weibchen befestigen den Eikokon an ihren Spinnwarzen und tragen ihn bis zum Auskriechen der Jungen (Abb. 6b).

Der fast 3 cm große, tropfenförmige Kokon von Meta menardi hängt an einem Seidenstrang frei im Höhlenraum. Im Gegenlicht sieht man darin vor dem Schlüpfen der Jungen eine gelbe Masse von zwei- bis dreihun-

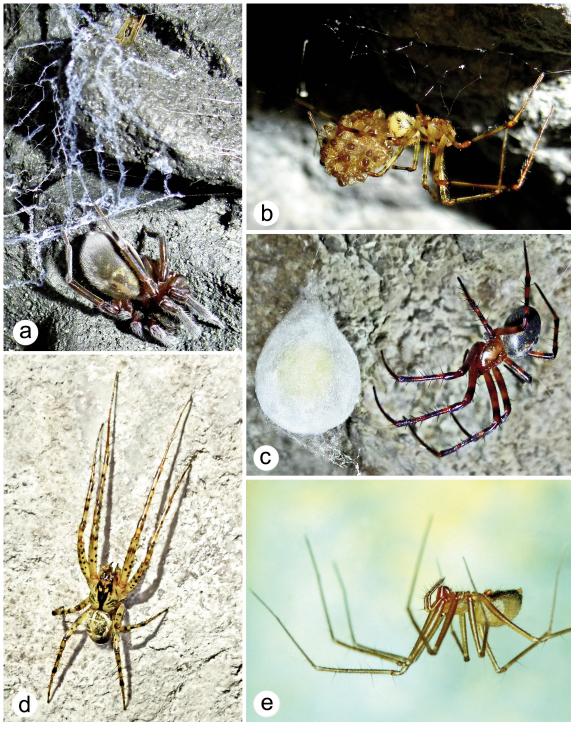


Abb. 6: Troglophile Spinnen. a: Amaurobius ferox mit Kräuselnetz; b: Nesticus cellulanus, Weibchen mit Eiern, aus denen gerade die Jungen schlüpfen; c: Meta menardi, das Weibchen bewacht seinen Eikokon; d: Metellina merianae, Männchen; e: Troglohyphantes sp., Weibchen.

Fig. 6: Troglophilic spiders. a: Amaurobius ferox in its bluish, furry web; b: Nesticus cellulanus, female with hatching spiderlings; c: Meta menardi, female guarding her egg cocoon; d: Metellina merianae, male; e: Troglohyphantes sp., female.
Photos: Erhard Christian, Barbara Knoflach (e).





Abb 7: Oben: *Eukoenenia spelaea* aus pleistozänem Flussschotter bei Purgstall (NÖ); unten: *Eukoenenia austriaca* aus dem Eggerloch (Villach, Ktn.).

Fig. 7: Top: *Eukoenenia spelaea* from Pleistocene river gravel near Purgstall, Lower Austria; bottom: *Eukoenenia austriaca* from Eggerloch (Villach, Carinthia). Photos: Gernot Kunz.

dert Eiern (Abb. 6c). Die Jungspinnen bleiben noch einige Zeit im Kokon, dessen Zentrum dann dunkel erscheint.

Weil in der Höhle selten Insekten fliegen, treibt M. *menardi* beim Netzbau wenig Aufwand. Tatsächlich fängt sie Asseln, Tausendfüßler und diverse Insekten im Umherstreifen. Die Beute wird oft als Proviant im Netz deponiert. Während die meisten einheimischen Spinnen nur ein Jahr leben, wird M. *menardi* zwei bis drei Jahre alt.

Um Verwechslungen mit *Nesticus cellulanus* zu vermeiden, wird die Bezeichnung Höhlenspinne oft durch Höhlenkreuzspinne oder Höhlenradnetzspinne ersetzt. *M. menardi* ist aber keine Radnetz- und damit auch keine Kreuzspinne, sondern eine Streckerspinne (Familie Tetragnathidae). Einen akzeptablen deutschen Namen bekam sie bei der Kür zur Europäischen Spinne des Jahres 2012. *M. menardi* ist seither die Große Höhlenspinne.

Die ähnlich häufige Kleine Höhlenspinne Metellina merianae (Abb. 6d) erreicht kaum 11 mm Körperlänge.

Sie ist durch den matten Hinterleib von einer jungen Meta menardi leicht zu unterscheiden.

Mit einer Körperlänge bis zu 2 cm ist die Hausspinne Eratigena atrica (früher Tegenaria atrica) ohnehin eindrucksvoll, durch ihre langen Beine wirkt sie aber noch imposanter. Der deutsche Name besagt, dass sie ähnlich wie Amaurobius ferox häufig in Gebäuden auftritt. In der Höhle baut E. atrica ein Trichternetz mit einer Wohnröhre, die tief in einen Felsspalt ziehen kann.

Selbst in völlig lichtlosen Höhlenteilen kann man den vergleichsweise unscheinbaren Deckennetzspinnen begegnen. Neben einigen Troglophilen der Gattungen Lepthyphantes, Porrhomma und Troglohyphantes (Abb. 6e) hat diese Familie mit Troglohyphantes typhlonetiformis die einzige troglobionte Spinne Österreichs hervorgebracht. Sie ist aus Höhlen in Slowenien und aus dem Lobnigschacht bei Eisenkappel (Ktn.) bekannt (Thaler 1999).

Tasterläufer

Taster- oder Palpenläufer (Palpigradi) sind sehr seltene Spinnentiere, deren Lebensweise nur bruchstückhaft bekannt ist (Christian 2004). Die bleichen, augenlosen Tiere sind meistens kleiner als 2 mm, aber an den langen, fühlerartigen Vorderbeinen, der engen Taille und dem fadenförmigen Anhang am Körperende erkennt man sie mit freiem Auge. Tasterläufer bewohnen alle Kontinente außer die Antarktis mit rund 100 bekannten und sicherlich sehr vielen noch unbekannten Arten. In wärmeren Regionen leben Tasterläufer auch im Boden, doch in Mitteleuropa – an der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der ganzen Gruppe – kommen nur zwei subterrane Arten vor. Eukoenenia spelaea (Abb. 7 oben) ist von Frankreich über den ganzen Alpenbogen bis in die Karpaten verbreitet, Eukoenenia austriaca (Abb. 7 unten) von der Lombardei und Slowenien bis Wien. Einige fragwürdige Unterarten wurden nach Individuen von österreichischen Fundorten beschrieben (Weinstockstollen in Innsbruck, Eggerloch in Villach und Raudnerhöhle bei Stiwoll, Stmk.). Beide Arten galten lange als obligatorische Höhlenbewohner, doch sie besiedeln auch SSHs, E. austriaca z.B. den eiszeitlichen Donauschotter unter den Katakomben des Wiener Stephansdoms (Christian 1998). Die 16 Tasterläufer-Fundorte Österreichs sind über alle Bundesländer außer Vorarlberg und Burgenland verstreut. Von manchen ist nur ein einziges Exemplar bekannt. In Höhlen findet man die Tiere an feuchten Stellen und auf der Wasseroberfläche von Pfützen und Sinterbecken.

Pseudoskorpione

Pseudoskorpione sind in österreichischen Höhlen ein seltener Anblick. Neobisium hermanni trägt den Typus-





Abb. 8: Die troglobionten Pseudoskorpione Österreichs. Links: ein juveniles Exemplar von *Roncus carinthiacus* aus den Südlichen Kalkalpen (Eggerloch), rechts: *Neobisium aueri* aus den Nördlichen Kalkalpen (Großes Loserloch bei Bad Aussee, Stmk.). Körperlänge beider Tiere ca. 4 mm.

Fig. 8: The two troglobiont pseudoscorpion species of Austria. Left: a juvenile *Roncus carinthiacus* from the Southern Calcareous Alps (Eggerloch, Carinthia), right: *Neobisium aueri* from the Northern Calcareous Alps (Großes Loserloch near Bad Aussee, Styria). Body length of both animals ca. 4 mm. Photos: Gernot Kunz, Erhard Christian.

fundort Hermannshöhle (NÖ) im Namen. Die schwach troglomorphe Art wurde auch aus der Eisensteinhöhle (NÖ), aus steirischen Höhlen (Windloch bei Judenburg, Lurgrotte bei Peggau, Biwakhöhle bei Altaussee), aus der nördlich von Kufstein knapp jenseits der Grenze zu Bayern liegenden Kleinen Spielberghöhle, aus dem SSH "Eiskeller" auf der Matzen bei Ferlach (Ktn.) sowie über Tage aus den Lienzer Dolomiten bekannt. Die weite Verbreitung spricht für Troglophilie.

Troglobiont sind hingegen *Roncus carinthiacus*, der nur in Kärnten vorkommt und nach seiner Entdeckung im **Eggerloch** auch in der **Hundhöhle** bei St. Johann im Rosental nachgewiesen wurde (eine Meldung aus den Karnischen Alpen ist fragwürdig), und *Neobisium aueri*, der einzige echte Höhlenpseudoskorpion der Nördlichen Kalkalpen (Abb. 8).

Bis zum ersten Fund von *N. aueri* in der Almberg Eisund Tropfsteinhöhle (Stmk.) hat niemand damit gerechnet, dass in den Nordostalpen ein Pseudoskorpion existiert, der im Körperbau an die extrem troglomorphen Arten der südeuropäischen Höhlen herankommt. Max Beier, der die Art beschrieben und einem der drei Entdecker, dem Höhlenforscher Alfred Auer, gewidmet hat (Beier 1962), dachte anfangs an einen üblen Scherz. Durch die gründlichen faunistischen Untersuchungen Karl Gaisbergers gilt als nahezu sicher, dass *Neobisium aueri* nur in Höhlen des Toten Gebirges und des benachbarten Warschenecks (OÖ, Stmk.) lebt (Gaisberger 1984). In diesem kleinen Verbreitungsge-

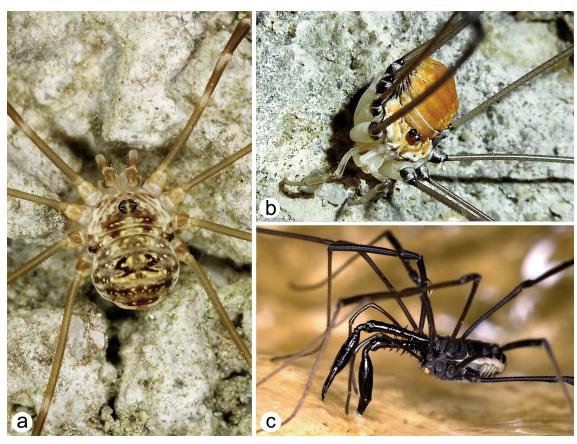
biet sind inzwischen mehr als zwei Dutzend Fundorte dokumentiert.

Weberknechte

Wenn in einer Höhle die flach ausgestreckten Beine von hunderten Weberknechten die Wand wie mit einem Netz überziehen, dann darf man auf das Höhlenlangbein Amilenus aurantiacus tippen. Freilich sitzen die subtroglophilen Tiere nicht immer so dicht gedrängt. Sie suchen zur Überwinterung Felsspalten, Höhlen, Stollen und Keller auf, wo sie sich zum letzten Mal häuten. Im Frühling verlassen sie geschlechtsreif das Winterquartier. Weibchen und Jungtiere tragen auf dem Hinterleib eine schwarze Zeichnung, die man mit etwas Fantasie als "52" lesen kann (Abb. 9a). Auf dem dunklen Rücken der Männchen hebt sich das Muster weniger deutlich ab.

Bei Leiobunum limbatum verdient eigentlich nur das Männchen den Namen Ziegelrückenkanker (Abb. 9b). Das Weibchen hat einen cremefarbenen oder rötlichen Hinterleibsrücken mit Flecken in verschiedenen Grautönen. Die bis über 7 mm großen Weberknechte überspannen mit ihren acht Beinen eine handtellergroße Fläche. In der Höhle sitzen oft mehrere beisammen. Fühlt sich ein Ziegelrückenkanker bedroht, so kann er durch rasches Wippen die ganze Gruppe alarmieren. Die primär felsbewohnende Art besiedelt auch Mauern und Hauswände, manchmal bis ins Stadtzentrum. Im Osten Österreichs überwintern nur die Eigelege, weiter im

Abb. 9: Weberknechte aus österreichischen Höhlen. a: Amilenus aurantiacus (subtroglophil); b: Leiobunum limbatum (subtroglophil); c: Ischyropsalis hadzii (troglobiont). Fig. 9: Harvestmen (Opiliones) from Austrian caves. a: Amilenus aurantiacus (subtroglophilic); b: Leiobunum limbatum (subtroglophilic); c: Ischyropsalis hadzii (troglobiont). Photos: Christian Komposch, Erhard Christian (b).



Westen schlüpft ein Teil der Nachkommenschaft noch im Herbst.

Mehr als körperlange Kieferklauen verleihen den Scherenkankern der Gattung Ischyropsalis ein bizarres Aussehen (Abb. 9c). Mit diesen Werkzeugen können sie auch gepanzerte Tiere knacken. Der in Europa weit verbreitete Schneckenkanker Ischyropsalis hellwigi bricht sogar Schneckenhäuser auf. Er ist trogloxen, während die anderen Arten der österreichischen Fauna Beziehungen zum Lebensraum Höhle haben (Komposch & Gruber 2004). Von Ischyropsalis kollari existieren Nachweise aus Höhlen von Tirol bis Niederösterreich. Ischyropsalis helvetica ist vom Tessin bis Nordtirol verbreitet, Ischyropsalis carli von der Ostschweiz über Vorarlberg (z.B. Baschghöhle bei Übersaxen) bis zum Ötztal. I. hadzü gilt als troglobiont. Die in den Karawanken und Steiner Alpen endemische Art wurde auf Kärntner Seite im Hansenloch und im Christinenschacht auf der Matzen und in der Wartburghöhle, einer der durch Bergwerksstollen verbundenen Obir-Tropfsteinhöhlen bei Eisenkappel nachgewiesen.

Milben

Keine Gruppe der Spinnentiere kommt an die Individuenzahl und an die gestaltliche und ökologische Vielfalt der Milben heran. Weltweit sind fast 50.000 Arten beschrieben, doch die Dunkelziffer ist nach der Schät-

zung von Experten mindestens zehnmal höher. In Höhlen sind Milben die weitaus häufigsten Achtbeiner, wenn sie auch wegen ihrer geringen Dimensionen nur durch Zufall wahrgenommen werden. Eine Ausnahme ist die im Hungerzustand bis 4 mm große Fledermauszecke *Ixodes vespertilionis* (Abb. 10a). Wie kaum ein anderer Fledermausparasit ist *I. vespertilionis* oft auch in Abwesenheit des Wirtes auf der Höhlenwand zu sehen.

Hornmilben sind in unterirdischen Räumen mit reichem Angebot an organischen Resten nicht selten, doch lagen keine Daten vor, bis Bruckner (1997) diese Gruppe in der **Hermannshöhle** (NÖ) untersuchte. Er meldete zehn Arten, darunter *Pantelozetes cavaticus*, die am engsten an Höhlen gebundene Hornmilbe Mitteleuropas. Sie ernährt sich von Mikroorganismen des Fledermausguanos.

Etwas besser ist die Datenlage bei den Raubmilben. Die meisten Nachweise (nicht nur in Österreich) betreffen *Paracarpais niveus* (Abb. 10b). Schon Strouhal & Vornatscher (1975) verzeichneten für *Eugamasus loricatus* (so der alte Name) ein Dutzend Höhlenfundorte. Auch diese bis 1,8 mm lange Milbe findet sich gern bei Guano ein, allerdings um dort andere Kleintiere zu verzehren. Die nur 0,4 mm große Raubmilbe *Amblyseius caviphilus* (Abb. 10c) wurde nach Exemplaren beschrieben, die der Autor dieser Zeilen im Uferstollen II bei Hainburg und im **Schelmenloch** bei Sooß (beide NÖ) gesammelt

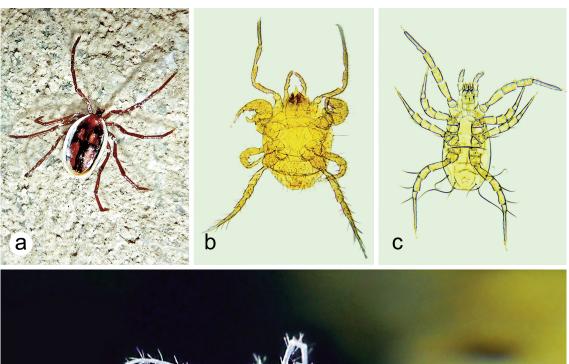


Abb. 10: Milben aus Höhlen. a: Ixodes vespertilionis, eine Fledermauszecke; b: Männchen der Raubmilbe Paracarpais niveus; c: Amblyseius caviphilus aus einem Kokon von Meta menardi; d: eine troglobionte Art der Gattung Troglocheles aus der Wartburghöhle (Obir, Ktn.).

Fig. 10: Mites and ticks from caves. a: Ixodes vespertilionis, a bat tick; b: male of the gamasid mite Paracarpais niveus; c: Amblyseius caviphilus from a cocoon of Meta menardi; d: a troglobiont Troglocheles species from Wartburghöhle (Obir, Carinthia).
Photos: Erhard Christian (a-c), Lukas Plan (d).

hatte. Bis heute ist sie nur von dort bekannt. An beiden Fundorten lebten die Milben in verlassenen Kokons der Großen Höhlenspinne. Ob bloß ein merkwürdiger Zufall im Spiel war, ist ungeklärt.

d

Die Gattung Troglocheles aus der Familie Rhagidiidae hat in Wales, auf der Schwäbischen Alb, in den Alpen und in den Pyrenäen subterrane Arten hervorgebracht. Aus Österreich kennt man derzeit neben einer bodenund einer SSH-bewohnenden Art (beide hochalpin in den Ötztaler Alpen) auch troglobionte Arten. Die blinden, schneeweißen und langbeinigen Milben laufen auf feuchten Höhlenwänden ebenso flink wie auf der Wasseroberfläche (Abb. 10d). Außer im Burgenland und in Wien wurden sie in allen Bundesländern beobachtet. Nach aktuellem Kenntnisstand sind Troglocheles strasseri (Bärenhöhle im Hartelsgraben, Stmk.) und T. vornatscheri (Herdengelhöhle bei Lunz am See, NÖ) gesichert. Eine Art aus dem Umkreis von T. strasseri wurde aus dem Estendorferschacht und der Fritz-Otto-Höhle im Wilden Kaiser (Tirol) gemeldet. Ältere Angaben sollten überprüft werden. Dabei könnten neue, d.h.

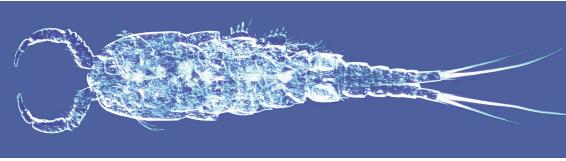
unbeschriebene Arten zutage kommen, wie im Fall der Population im **Türkenloch** bei Kleinzell (NÖ), die ein Fachmann in den 1930er Jahren *T. strasseri* zugeordnet hatte. Vor einigen Jahren sandte der Verfasser *Troglocheles*-Exemplare aus dieser Höhle an den führenden Spezialisten, der sie mit dem heutigen Wissen als Repräsentanten einer neuen Art, *T. christiani*, erkannte (Zacharda et al. 2011).

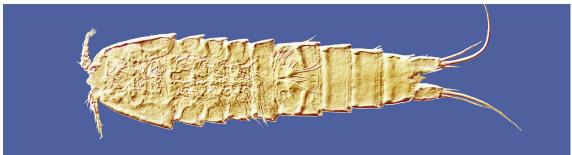
Stygobionte Milben treten im Grundwasser und in Quellen auf. Nachweise in Höhlen sind rar. Aus einem Sinterbecken der **Hermannshöhle** (NÖ) wurde die 0,4 mm große Wassermilbe Soldanellonyx chappuisi bekannt.

Ruderfußkrebse

In vielen ober- und unterirdischen Wässern sind die Ruderfußkrebse oder Hüpferlinge (Copepoda) die individuenreichste Gruppe der Krebstiere. Für Österreich verzeichnet Gaviria (1998) 109 Arten (ohne die wenigen, die an Fischkiemen parasitieren), von denen er 15 % als stygobiont ausweist. Die meisten stygobionten

Abb. 11: Ruderfußkrebse. Oben: Männchen von Speocyclops cerberus (stygobiont): unten: Weibchen von Moraria poppei (stygophil). Körperlänge beider Tiere knapp 0,5 mm. Fig. 11: Copepods. Above: male of Speocyclops cerberus (stygobiont); below: female of Moraria poppei (stygophilic). Body length of the two animals almost 0.5 mm. Photo: Erhard Christian.





und stygophilen Ruderfußkrebse sind aus dem Porengrundwasser bekannt, vor allem aus den gut untersuchten Donauauen bei Wien. In den letzten Jahren wurde der Epikarst als ein bedeutender Lebensraum für Copepoden erkannt. Aus diesem oberflächennahen Hohlraumsystem können die millimeterkleinen Krebse mit dem Tropfwasser in die Höhle gelangen.

In österreichischen Höhlen wurden einige an Subterranwässer gebundene Arten nachgewiesen: *Diacyclops cohabitatus* in der **Mausrodlhöhle** bei Lunz am See (NÖ), *D. clandestinus* und *D. languidus maisi* in der steirischen **Lurgrotte**. *Speocyclops cerberus* (Abb. 11 oben) galt als Endemit der **Kraushöhle** bei Gams (Stmk.), ehe die Art in der **Leitenhöhle** bei Voitsberg (Stmk.) und in einer Karstquelle im Trentino zum Vorschein kam. Zu den fast wurmförmigen, am oder im Substrat schlän-

gelnden Ruderfußkrebsen gehören Elaphoidella plesai (Lurgrotte) und E. proserpina (Mausrodlhöhle, Wilhelminenhöhle, NÖ). Sechs Parastenocaris-Arten kennt man aus österreichischen Grundwässern, eine noch unbestimmte Art dieser Gattung liegt aus der Lurgrotte vor (Fabio Stoch, pers. Mitt.). Die auch in oberirdischen Gewässern weit verbreitete Moraria poppei (Abb. 11 unten) besiedelt mikrobiellen Schleim in der Hermannshöhle.

Brunnenkrebse

Brunnenkrebse (Bathynellacea) leben in Europa ausschließlich in unterirdischen Wässern. Die erste Art, Bathynella natans, wurde 1880 in einem Prager Brunnen entdeckt. Manche Zoologen hielten sie für ein Phantom, weil das einzige erhalten gebliebene Präparat beschädigt war und nur eine vage Beschreibung zugelassen hatte. Die Zweifel zerschlugen sich, als auch in Basel ein Brunnenkrebs zutage kam – das war allerdings 33 Jahre später. Erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erwiesen sich die Brunnenkrebse als eine im Grundwasser weit verbreitete Tiergruppe.

Den ersten Nachweis für Österreich erbrachte Josef Vornatscher, der 1940 mehrere dieser schlanken, kurzbeinigen und kaum 2 mm langen Krebse im *Teich* der **Hermannshöhle** erbeutete. Ursprünglich als *Bathynella chappuisi* bestimmt, wurden die schneeweißen, blinden Stygobionten in den folgenden Jahrzehnten unter dem Namen *Bathynella natans* geführt. Während aus österreichischem Porengrundwasser drei andere Arten bekannt wurden, bekamen die in Höhlen beobachteten Brunnenkrebse ohne fachmännische Bestimmung durchwegs den Namen *B. natans*. Diese Meldungen (z.B. **Odelsteinhöhle** bei Johnsbach, **Bärenhöhle** bei Köflach,

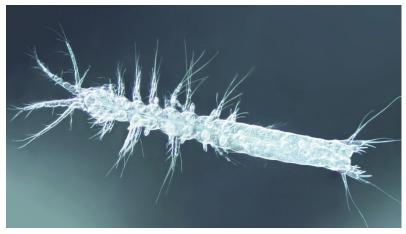


Abb. 12: Ein noch unbenannter Brunnenkrebs der Gattung *Pseudantrobathynella* lebt in Tropfwasserbecken der Hermannshöhle bei Kirchberg am Wechsel, NÖ.

Fig. 12: A new species of the bathynellid genus *Pseudantrobathynella* inhabits drip water pools in Hermannshöhle, Lower Austria.

Photo: Erhard Christian.

beide Stmk.) belegen bloß das Vorkommen von Brunnenkrebsen. Dass der Artname einer Überprüfung bedarf, zeigte die Nachbestimmung der vermeintlichen B. natans aus der Hermannshöhle. Fachleute aus Südkorea fanden heraus, dass diese Population zu einer neuen Art der Gattung Pseudantrobathynella gehört (Abb. 12).

Asseln

Die stygobionte Gattung *Proasellus* ist im Grundwasser besser dokumentiert als in Höhlen (*P. cavaticus z.B.* im **Schneckenloch**, Vbg.; *P. strouhali* in der **Mausrodlhöhle**, NÖ). Die Tiere sind blind und bleich. Bei der Bestimmung ist Vorsicht geboten, weil auch die oberirdisch weit verbreitete Wasserassel *Asellus aquaticus* in unterirdischen Populationen troglomorph sein kann, manchmal bis zum völligen Schwund der Augen und des Pigments.

Häufiger erblickt man die Landassel Mesoniscus alpicolus (Abb. 13). Die Art ist refugiocaval verbreitet (Janetschek 1952): sie tritt im Gebirge auch im Boden und unter Steinen auf, in tiefen Lagen aber nahezu ausschließlich in Höhlen. Neuherz (1975) fand im offenen Raum der Lurgrotte hauptsächlich erwachsene Individuen, während sich trächtige Weibchen und Jungtiere im Blockwerk aufhielten. M. alpicolus ist beim Nahrungserwerb nicht wählerisch und frisst in der Höhle sogar die Farbe der Vermessungspunkte von der Wand. Der charakteristisch geformte Kot – Stäbchen mit einer Längsrille – ist dann rot gefärbt.

Zu den Zwergasseln gehören der troglophile Androniscus stygius tschameri (Typusfundort Eggerloch) und der wahrscheinlich troglobionte, aus der Grasslhöhle bei Weiz (Stmk.) beschriebene Trichoniscus styricus.

Flohkrebse

Fast alle heimischen Flohkrebse haben einen seitlich abgeplatteten Körper und bevorzugen die Seitenlage auf dem Gewässerboden. Höhlenflohkrebse der Gattung Niphargus sind in unterirdischen Wässern und seltener am Grund tiefer Seen zwischen den Pyrenäen und dem Kaspischen Meer mit mehr als 300 beschriebenen Arten verbreitet. Die 2 bis 35 mm großen Krebse (Abb. 14) können ein Lebensalter von über 10 Jahren erreichen. Oberirdische Arten wie der Bachflohkrebs werden dagegen nur 1-2 Jahre alt.

Die Bestimmung der Höhlenflohkrebse ist oft unsicher, weil die diagnostischen Körpermerkmale außergewöhnlich stark variieren. Sogar die Angaben zur Artenzahl in Österreich schwanken zwischen 9 und 17. Im Grundwasser der Lobau bei Wien koexistieren sechs *Niphargus*-Arten auf einer Fläche von 0,8 km² (Danielopol &



Abb. 13: Darminhalt schimmert durch die pigmentlose Körperdecke der blinden Assel *Mesoniscus alpicolus*.

Fig. 13: Gut contents shining through the colourless integument of the blind woodlouse *Mesoniscus alpicolus*.

Photo: Erhard Christian.



Abb. 14: *Niphargus aggtelekiensis* s.l. aus der Lurgrotte (Stmk.). Die gelben Krusten sind kristalline Ablagerungen.

Fig. 14: *Niphargus aggtelekiensis* s.l. from Lurgrotte, Styria. The animal is partly encrusted with yellow crystals.

Photo: Helmuth Goldammer.

Pospisil 2001). Strouhal & Vornatscher (1975) verzeichnen aus österreichischen Höhlen lediglich vier Arten, wobei *N. tatrensis* am häufigsten genannt wird. In einer auf Körpermerkmalen beruhenden Studie konnten Fišer et al. (2010) zeigen, dass *N. tatrensis* nur in den Sudeten und Westkarpaten vorkommt. Die vermeintlichen *N. tatrensis* aus Österreich stellten sie zu der aus der Baradla-Höhle im Nordosten Ungarns beschriebenen Art *N. aggtelekiensis*. Eine laufende Untersuchung mit Berücksichtigung molekularer Daten verspricht neue Erkenntnisse. Bis dahin ist es ratsam, diese Populationen als *N. aggtelekiensis* s.l. (sensu lato = im weiten Sinne) zu bezeichnen (Fabio Stoch, pers. Mitt.).



Abb. 15: Als Schreckreaktion rollt sich *Polyphematia moniliformis* zu einer Spirale. Der Artname spielt darauf an: Das lateinische Wort *monile* bedeutet Halsband. **Fig. 15**: When disturbed, *Polyphematia moniliformis* rolls itself up. The Latin word *monile*

means necklace, hence the name of the species. Photo: Erhard Christian.

Tausendfüßler

Unter den Tausendfüßlern spielen in österreichischen Höhlen nur die Doppelfüßler (Diplopoda) eine ökologische Rolle als große Moderfresser mit entsprechendem Nahrungsumsatz. *Polyphematia moniliformis* (Abb. 15) ist die dominante troglophile Art im Osten des Landes. Zu ihr gehören vermutlich die fossilen Überreste aus einer ca. 200.000 Jahre alten Sedimentschicht in der niederösterreichischen Hermannshöhle (Bosák et al. 2014). Weiter im Westen zwischen Enns und Salzach treten Syngonopodium aceris (z.B. Gassel-Tropfsteinhöhle, OÖ) und S. cornutum (z.B. Salzofenhöhle, Stmk.) auf, in Kärnten Symphyosphys serkoi (z.B. Griffener Tropf-



Abb. 16: Eine troglobionte *Plusiocampa*, aufgenommen in der Lurgrotte bei Peggau, Stmk **Fig. 16**: A specimen of a troglobiont *Plusiocampa* species, photographed in Lurgrotte near Peggau, Styria.

Photo: Gernot Kunz.

steinhöhle) und Tylogonium nivifidele (Steinerhöhle). Tylogonium hoelzeli wurde aus dem SSH "Eisboden" auf der Matzen (Ktn.) bekannt. Brachydesmus subterraneus (Abb. 2c) bildet im Eggerloch (Ktn.) eine große Population, der kleine Rolltausendfüßler Trachysphaera fabbrii kommt z.B. in der Lurgrotte (Stmk.) vor. Erhard Fritsch (in Fritsch & Gaisberger 1998) meldete Typhloiulus seewaldi, den einzigen troglobionten Doppelfüßler unserer Fauna, aus der Hirlatzhöhle (Dachstein, OÖ) und damit erstmals für Österreich. Der Typusfundort, das Hollerloch im Untersberg, liegt nämlich bereits auf bayrischem Territorium.

Von den räuberischen Hundertfüßlern (Chilopoda) sind einige Steinläufer (*Lithobius-*Arten) aus Höhlen verbucht. Der wärmeliebende Spinnenläufer *Scutigera coleoptrata* (Abb. 2a) ist ein wiederholt beobachteter, gleichwohl trogloxener Gast in unterirdischen Räumen des Leithagebirges und der Hainburger Berge, z.B. in der **Pfarrerklammhöhle** bei Hundsheim (NÖ).

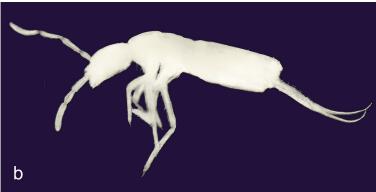
Doppelschwänze

Doppelschwänze (Diplura) der Familie Campodeidae erkennt man leicht an den beiden fadenförmigen Anhängen am Körperende (Abb. 16). Die einige Millimeter großen, blinden und flügellosen Sechsbeiner leben teils im Boden, teils in unterirdischen Biotopen. Aus der Hafnerhöhle bei St. Johann im Rosental beschrieb Neuherz (1984) die troglobionte Torocampa hoelzeli, die auch im Christinenschacht (beide Ktn.) angetroffen wurde. Alle anderen Höhlen-Dipluren Österreichs gelten als Arten der umfangreichen Gattung Plusiocampa, die in den Nordostalpen ungenügend erforscht ist. Eine genaue Zahl der troglobionten Doppelschwänze lässt sich daher nicht angeben. Plusiocampa strouhali wurde nach Exemplaren aus dem Eggerloch (Villach, Ktn.) beschrieben, P. strouhali cavicola, eine vermutlich eigenständige Unterart, aus dem Türkenloch bei Kleinzell (NÖ). Von der troglophilen P. caprai liegen Meldungen aus Tirol vor (Weinstockstollen in Innsbruck und Fritz-Otto-Höhle im Wilden Kaiser). Nennungen von Dipluren aus anderen Höhlen sind fragwürdig. Mit großer Wahrscheinlichkeit existieren in Österreich etliche unbekannte subterrane Arten.

Springschwänze

Auch die Springschwänze (Collembola) sind flügellose Sechsbeiner aus der Insektenverwandtschaft. Im Unterschied zu den einheitlich gebauten Doppelschwänzen zeigen sie eine beachtliche Vielfalt an Erscheinungsformen: schlank oder plump, mit gestrecktem oder kugeligem Hinterleib, mit oder ohne Augen, bunt gemustert, einfarbig pigmentiert oder farblos. Durch einen Schlag mit der Sprunggabel (das Tier in Abb. 17b hat sie nach









c: Bonetogastrura
cavicola;
d: Pygmarrhopalites
pygmaeus.
Fig. 17: Cave Collembola.
a: Deuteraphorura quadrisilvaria; b: Pseudosinella
vornatscheri; c: Bonetogastrura cavicola;
d: Pygmarrhopalites
pygmaeus.
Photos: Gernot Kunz (a),
Erhard Christian, Andy
Murray, under CC-sa-2.0
(d).

Abb. 17: Höhlencollembolen. a: *Deuteraphorura quadrisilvaria*; b: *Pseudosinella vornatscheri*:

hinten geklappt) können viele Collembolen erstaunlich weit springen. Doch selbst diese namensgebende Fähigkeit ist nicht bei allen ausgebildet: Bei manchen ist die Sprunggabel fast spurlos verschwunden (Abb. 17a).

Aus Osterreich sind knapp 500 Arten bekannt, mehr als das Zwanzigfache der Doppelschwänze. Die meisten leben im Boden, aber alle größeren Untergruppen haben auch subterrane Arten hervorgebracht. In vielen Höhlen sind Collembolen die individuenreichste Gruppe der luftatmenden Tiere. Trotz ihrer Kleinheit – sie messen zwischen 0,4 und knapp 3 mm – sind sie Höhlenforschern nicht unbekannt: Bei den bleichen Tierchen auf der Wasseroberfläche eines Sinterbeckens handelt es sich vorwiegend um Collembolen. In Abbildung 17c versucht eine ganze Schar auf den Flügeln ertrunkener Buckelfliegen Fuß zu fassen. An Guano versammeln sich troglophile Springschwänze wie der weit verbreitete Heteromurus nitidus manchmal in großer Zahl.

Höhlencollembolen fressen organische Reste (Detritus), dürften aber hauptsächlich die darauf wachsenden Mikroorganismen verdauen. Eigenartig ist der Nahrungserwerb von *Gnathofolsomia palpata*, die mit weichen Fransen an den Mundwerkzeugen Detritus wie mit einem Staubwedel zusammenfegt. Die in den Nördlichen Kalkalpen endemische Art wurde in der Eiskogelhöhle (Sbg.), in der Bärenhöhle am Starkenstein (Stmk.) und in der Klausbachhöhle in der Drachenwand (OÖ) gefunden (Deharveng & Christian 1984).

Die Familie Onychiuridae (Abb. 17a) stellt in österreichischen Höhlen eine ganze Reihe troglobionter Arten, die früher zur Gattung Onychiurus gezählt wurden. Hier seien nur einige genannt (mit Angabe der Typusfundorte): Deuteraphorura arminiaria (Hermannshöhle, NÖ), D. austriaria (Koppenbrüllerhöhle, OÖ), D. mildneri (SSH "Eiskeller" auf der Matzen, Ktn.), D. quadrisilvaria (Katerloch, Stmk.) und D. trisilvaria (Wilhelminenhöhle, NÖ), Onychiuroides cavernicolus (Türkenloch bei Kleinzell, NÖ), O. papillaeferus (Wendelgupfhöhle, NÖ) und O. vornatscheri (Bärenhöhle im Hartelsgraben, Stmk.). Hymenaphorura reisingeri ist ein Endemit der Mittelsteiermark (Raudnerhöhle, Leitenhöhle, Ludwig-Hammer-Höhle). Cribrochiurus cribrosus kommt verstreut in Höhlen der Schweiz und Westösterreichs vor (z. B. in der Obstanser Eishöhle, Osttirol), auch im Gebiet der pleistozänen Vergletscherung. Wahrscheinlich hat die Art auf eisfreien Graten und Gipfeln überlebt (Christian 2002).

Höhlen-Onychiuriden sind augen- und pigmentlos, aber diese Eigenschaften haben sie nicht im Lauf des subterranen Lebens erworben, sondern von ihren bodenbewohnenden Vorfahren geerbt. Bei den blinden, bleichen *Pseudosinella-*Arten (Abb. 17b) kann man hingegen von Troglomorphie sprechen. Sie stammen von oberirdischen Arten ab, die Augen und Pigment besessen haben. Beispiele für endemische Troglobionten sind *Pseudosinella salisburgiana* (Typusfundort **Eisriesenwelt**, Sbg.), *P. vornatscheri* (Typusfundort **Nixhöhle** bei Frankenfels, NÖ) und zwei Arten, die im **Scheukofen**

Abb. 18: Ein Weibchen der Höhlenheuschrecke *Troglophilus cavicola* im Schelmenloch bei Sooß (NÖ), dem Typusfundort der Art.

Fig. 18: A female cave cricket, *Troglophilus* cavicola, in Schelmenloch near Sooß, Lower Austria. This cave south of Vienna is the type locality of the species.

Photo: Erhard Christian.



(Hagengebirge, Sbg.) gemeinsam auftreten, *P. christiani* und *P. passaueri*. Nach der Beschreibung aus der **Almberg Eis- und Tropfsteinhöhle** (Stmk.) und Funden in zehn weiteren Höhlen des Toten Gebirges hielt man *P. aueri* für lokal endemisch, bis Weißmair & Hauser (1993) diese Art auch in der **Rettenbachhöhle** im Sengsengebirge (OÖ) nachweisen konnten.

Springschwänze haben in der Regel eine konstante, arttypische Augenzahl, maximal acht auf jeder Seite des Kopfes. Auch Bonetogastrura cavicola (Abb. 17c) hat in manchen Höhlen einheitlich 8+8 Augen. In anderen Höhlen treten aber Tiere auf, bei denen einzelne Augen - oft asymmetrisch - verschwunden sind. Die Populationen differieren im Ausmaß der Augenrückbildung. Es scheint, als hätten sie auf dem Weg zum Höhlentier unterschiedlich lange Strecken zurückgelegt. B. cavicola ist in Europa weit verbreitet, kommt aber in den Alpen nur im pleistozän unvergletscherten Gebiet vor. Innerhalb des österreichischen B. cavicola-Areals liegt das kleine Verbreitungsgebiet der stärker troglomorphen, in der Augenzahl ebenfalls variablen Bonetogastrura spelicola (Typusfundort Wendelgupfhöhle, NÖ), die auch im SSH "Permafrostboden Brandeben" bei Puchenstuben (NÖ) auftritt.

Kugelspringer sind Collembolen mit aufgewölbtem Rumpf und wohlausgebildeter Sprunggabel. In österreichischen Höhlen dominiert der mit freiem Auge gerade noch sichtbare *Pygmarrhopalites pygmaeus* (Abb. 17d).

Heuschrecken

Höhlenheuschrecken haben einen gebuckelten Körper, mächtige Taster an den Mundwerkzeugen und Fühler von mindestens doppelter Körperlänge (Abb. 18). Da sie stets flügellos sind, können sie nicht wie andere Langfühlerschrecken durch reibende Bewegungen der Vorderflügel zirpen.

Troglophilus cavicola wurde vom Direktor der k.k. Hof-Naturalienkabinette Carl v. Schreibers 1831 im Schelmenloch bei Sooß (NÖ) entdeckt und von dessen Mitarbeiter Vincenz Kollar 1833 bekannt gemacht. Ihm zu Ehren wurde der deutsche Name Kollars Höhlenschrecke eingeführt. Hermann Krauss beschrieb 1879 Troglophilus neglectus (Krauss' Höhlenschrecke) nach Exemplaren aus dem Dinarischen Gebirge. Die Art wurde 1922 in der Lamprechtskogelhöhle bei Völkermarkt (Ktn.) zum ersten Mal im heutigen Bundesgebiet nachgewiesen.

Die Hauptverbreitungsgebiete der beiden Höhlenheuschrecken reichen weithin überlappend vom südlichen Mitteleuropa bis nach Griechenland. Das Verbreitungsbild in Österreich (Moog 1982) suggeriert eine nacheiszeitliche (Rück-?) Eroberung der Ostalpen aus dem Süden. In den 1980er Jahren lagen die nördlichsten Nachweise von T. cavicola im Wienerwald, jene von T. neglectus in der südlichen Steiermark. Seither wurden Populationen in Deutschland und Tschechien bekannt, deren Herkunft umstritten ist. Sind diese nördlichen Vorposten spät entdeckte Reste eines ehemals größeren Verbreitungsgebietes? Gehen sie auf eine rezente aktive Ausbreitung der Arten oder auf Verschleppung durch den Menschen zurück? Auffällig ist jedenfalls, dass dort nur Weibchen gefunden wurden: Wahrscheinlich pflanzen sich T. cavicola und T. neglectus an den isolierten Fundstellen eingeschlechtlich, also durch Parthenogenese fort. Dies trifft auch auf die Population südöstlich der Stadt Salzburg zu, wo T. neglectus im Reckenkeller und zwei benachbarten Höhlen gefunden wurde (Oertel & Illich 2011).

Beide Arten wechseln im Tages- und im Jahresrhythmus zwischen der Höhle (oder einem anderen dunklen Versteck) und der Außenwelt. Sie nehmen den Großteil der Nahrung nachts unter freiem Himmel auf. Darm und Kotkrümel enthalten schwankende Anteile pflanzlicher und tierischer Fragmente. Jahreszeitliche oder altersabhängige Änderungen des Speisezettels sind nicht erkennbar. Der Kot eines *T. cavicola*-Weibchens aus dem Schelmenloch enthielt Mitte Juni ausschließlich Reste von kleinen Gliederfüßlern, eine Woche später betrug der pflanzliche Anteil im Kot desselben Tieres rund 30 % (Christian 2008). Mit ihren Exkrementen und den abgestreiften Larvenhäuten importieren die

Heuschrecken Nährstoffe in die Höhleneingangsregion. Der Grazer Zoologe Gerald Kastberger führte eine Reihe von experimentellen Untersuchungen an *T. cavicola* durch und fand u.a. heraus, dass die Neigung der Standfläche das Fluchtverhalten beeinflusst: Je steiler die Höhlenwand, desto geringer ist die Sprungbereitschaft der Heuschrecke (Kastberger 1982).

Höhlenheuschrecken häuten sich sieben- oder achtmal in einem Lebenszyklus von rund zweieinhalb Jahren. *T. cavicola* wechselt zweimal aus einer überwiegend oberirdischen Sommerphase in eine unterirdische Winterphase. Die Tiere schlüpfen im Freien, wandern im Herbst in die Höhle und verlassen diese im Frühjahr wieder. Im nächsten Herbst beziehen sie neuerlich das unterirdische Quartier, werden dort nach einer letzten Häutung geschlechtsreif, erledigen im Frühling das Fortpflanzungsgeschäft und bleiben dann bis zum Tod in der oberirdischen Phase (Novak & Kustor 1983). In der Höhle kann man daher Individuen aller Altersgruppen ab dem dritten Jugendstadium finden.

Hautflügler

In Österreich ist *Diphyus* (früher *Amblyteles*) *quadri-punctorius* die häufigste subtroglophile Schlupfwespe. Die bis zu 14 mm langen Weibchen (erkennbar an einem breiten weißen Ring auf den Fühlern: Abb. 19) ruhen vom Sommer bis zum Frühjahr einzeln oder gesellig in kleinen Hohlräumen. Nicht selten zwängen sich mehr als zehn Tiere in einen fingerbreiten Spalt der Höhleneingangsregion. *D. quadripunctorius* entwickelt sich in den Raupen verschiedener Schmetterlingsarten.

Käfer

Laufkäfer (Carabidae) besetzen das gesamte Spektrum von schwach troglophil bis troglobiont.

Evelyn Rusdea untersuchte 20 Jahre hindurch die Populationsdynamik und das Aktivitätsmuster des kleinäugigen, hochgradig troglophilen Laemostenus schreibersii (Abb. 3) im Eggerloch am Stadtrand von Villach. Sie markierte 988 Käfer und berechnete aus den Wiederfängen die Populationsgröße - sie beträgt 50-110 Individuen - und die Lebensdauer. Mit einem Höchstalter von über 8 Jahren, dem Maximalwert aller diesbezüglich untersuchten Laufkäfer, kompensiert L. schreibersii seine geringe Fortpflanzungsrate. Die flugunfähigen, aber sehr beweglichen Käfer (einer hat in 12 Stunden eine Wegstrecke von über 50 m zurückgelegt) ziehen sich im Winter aus dem offenen Höhlenraum in das Spaltensystem zurück. Im Sommer halten sie sich großteils in der hinteren Eingangsregion und weniger zahlreich im tagfernen Teil der Höhle auf. Das für menschliche Augen erst nach längerer Adaptation wahrnehmbare Restlicht reicht aus, um die Käfer auf vorwiegend nächtliche



Abb. 19: Ein Weibchen der Schlupfwespe *Diphyus quadripunctorius* verlässt das Winterquartier.

Fig. 19: A female of the ichneumon wasp *Diphyus quadripunctorius*, leaving its hibernal hideaway.

Photo: Erhard Christian.

Aktivität zu synchronisieren. Wenn Nachtaktivität für die Tiere von Vorteil ist, dann bietet sich eine Hypothese an, weshalb die Augen von *L. schreibersii* stark verkleinert, aber nicht komplett verschwunden sind: Die Augen wurden nur so weit rückgebildet, dass die Tag-Nacht-Wahrnehmung unter Schwachlichtbedingungen erhalten blieb (Rusdea 1992). *L. schreibersii* steht exemplarisch für die meisten troglophilen Tiere, deren Lebensäußerungen einem jahres- und oft auch tageszeitlichen Rhythmus folgen. Hoch angepasste Troglobionten sind in der Regel aperiodisch.

Schon Mitte des 19. Jahrhunderts waren troglobionte Käfer begehrte Sammel- und teure Handelsobjekte. Angeregt von den Entdeckungen im Krainer Karst suchten Käfersammler auch in den Höhlen der Nordalpen nach solchen Raritäten, jahrzehntelang aber ohne Erfolg. Karl Holdhaus (erstmals 1906) begründete die Absenz von Blindkäfern nördlich der Flüsse Gail und Drau mit einem eiszeitlichen Klimasturz, dem die wenig mobilen Boden- und Höhlenbewohner zum Opfer gefallen sind.

Erst die Beschreibung des blinden Laufkäfers Arctaphaenops angulipennis (Abb. 3) aus "einem niedrigen Stollen

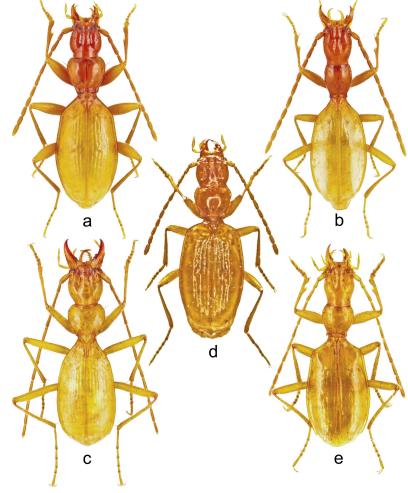


Abb. 20: Blinde subterrane Laufkäfer aus Österreich. a: Anophthalmus bernhaueri bernhaueri; b: Orotrechus carinthiacus; c: Aphaenopidius kamnikensis; d: Duvalius meixneri; e: Arctaphaenops muellneri. a-c: Südliche Kalkalpen, d: Mittelsteiermark, e: Nördliche Kalkalpen. Körperlänge zwischen 4 mm (Duvalius) und über 9 mm (Aphaenopidius).

Fig. 20: Blind subterranean ground beetles from Austria. a: Anophthalmus bernhaueri bernhaueri; b: Orotrechus carinthiacus; c: Aphaenopidius kamnikensis; d: Duvalius meixneri; e: Arctaphaenops muellneri. a-c: Southern Calcareous Alps, d: Central Styria, e: Northern Calcareous Alps. Body length between 4 mm (Duvalius) and over 9 mm (Aphaenopidius). Photos: Ortwin Bleich, Stefan Heim (d).

am Fuße des Dachsteinmassivs" durch Josef Meixner (1925) führte zur Erkenntnis, dass die alte Subterranfauna der Nordalpen im Pleistozän zwar devastiert, aber nicht restlos ausgelöscht worden ist. Die Verschleierung des Fundortes – wie sich später herausstellte, handelte es sich um die Koppenbrüllerhöhle – sollte den Käfer vor gierigen Sammlern schützen. Damit war ein fraglos troglobiontes Tier weit nördlich der Drau nachgewiesen. Dass nicht nur die Dachsteinregion ein solches Prunkstück besitzt, zeigte 1933 Albert Winklers Beschreibung des Arctaphaenops styriacus aus den Ennstaler Alpen.

Im Vierteljahrhundert ab 1966 wuchs die Zahl der beschriebenen Arten auf zehn. Langsam zeichnete sich ab, dass Arctaphaenops auf den Ostabschnitt der Nördlichen Kalkalpen zwischen dem Schafberg und den Tür-

nitzer Alpen beschränkt ist. Daffner (1993) revidierte die Gattung und ließ nur drei Arten und eine Unterart gelten. Es sind dies (mit Angabe der Typusfundorte und der jüngeren Synonyme):

Arctaphaenops angulipennis angulipennis (Meixner 1925) (Abb. 3), Koppenbrüllerhöhle, OÖ (Synonyme: A. nihilumalbi Schmid 1972: Salzofenhöhle, Stmk.; A. putzi Fischhuber 1986: Schottloch am Liadaeck oder Naglsteghöhle, Stmk.; A. celinae Genest 1991: Kreidelucke, OÖ). — Verbreitung: Dachstein und Totes Gebirge.

Arctaphaenops angulipennis styriacus Winkler 1933, Bärenhöhle im Hartelsgraben, Stmk. (Synonyme: A. ilmingi Schmid 1966: Lechnerweidhöhle, NÖ; A. hartmannorum Schmid 1972: Hochkarschacht, NÖ). — Verbreitung: Niederösterreichisch-Steirische Kalkalpen und Ennstaler Alpen.

Arctaphaenops gaisbergeri Fischhuber 1983: Hochlecken-Großhöhle, OÖ. — Verbreitung: Schafberg, Höllengebirge, Traunstein.

Arctaphaenops muellneri Schmid 1972 (Abb. 20e): Rettenbachhöhle, OÖ (Synonym: A. helgae Schmid 1975: Tropfsteinhöhle in den Arzmäuern, OÖ). — Verbreitung: Sengsengebirge und Reichraminger Hintergebirge.

Wesentlich höher ist die Diversität der blinden Laufkäfer in dem schmalen Band zwischen der Gail-Drau-Linie und der Staatsgrenze, das den österreichischen Anteil an den Südlichen Kalkalpen darstellt. Hier leben vorrangig in Bergwerksstollen und SSH-Lebensräumen Anophthalmus bernhaueri bernhaueri (Abb. 20a), A. gobanzi gobanzi und A. gobanzi obirensis, die enger an Höhlen gebundenen Anophthalmus haraldianus, A. pretneri fodinae, A. pretneri mixanigi und A. schatzmayri (Abb. 2d) sowie die markant troglomorphen Arten Orotrechus carinthiacus (Abb. 20b), O. haraldi und der auch in einem SSH nachgewiesene Aphaenopidius kamnikensis (Abb. 20c). Drei Laufkäfer und ein Nestkäfer sind nach dem erfolgreichen Kärntner Speläofaunisten Harald Mixanig benannt.

Nördlich der Holdhaus-Linie an Gail und Drau, aber außerhalb des kontinuierlichen pleistozänen Eisgebietes liegt die **Leitnerhöhle** bei Salla nordwestlich von Köflach (Stmk.). Sie ist der einzige bekannte Fundort des vergleichsweise wenig troglomorphen augenlosen Laufkäfers *Duvalius meixneri* (Abb. 20d).

Die Abbildung 20 zeigt Repräsentanten der fünf Laufkäfergattungen, die in Österreich mit mindestens einer blinden Subterranart auftreten.

Mehrere blinde, mäßig troglomorphe Arten der Nestkäfer (Cholevidae) bewohnen Höhlen, Stollen und SSHs der Südlichen Kalkalpen: *Lotharia angulicollis* (Stollen im Obir), *Aphaobius brevicornis* (Stollen im Obir; auch

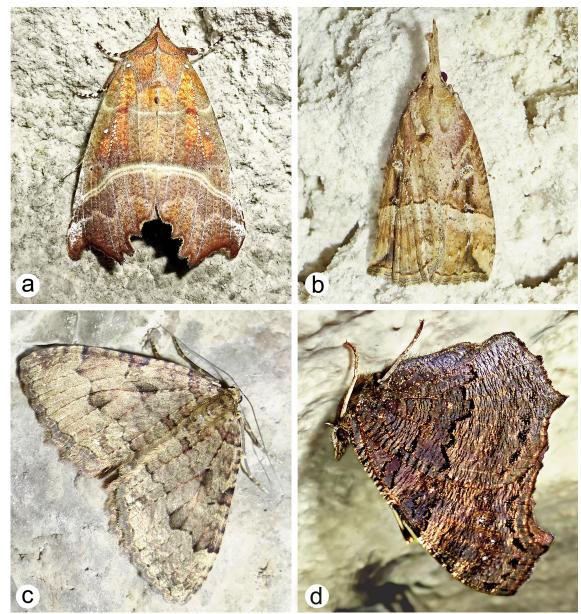


Abb. 21: Subtroglophile Schmetterlinge. a: Zackeneule Scoliopteryx libatrix; b: Hopfen-Schnabeleule Hypena rostralis; c: Wegdornoder Höhlenspanner Triphosa dubitata; d: Tagpfauenauge Aglais io. Fig. 21: Subtroglophilic moths and butterflies. a: Herald moth Scoliopteryx libatrix; b: Buttoned snout moth Hypena rostralis; c: Tissue moth Triphosa dubitata; d: Peacock butterfly Aglais io. Photos: Erhard Christian.

Christinenschacht und SSH "Eiskeller" auf der Matzen), A. mixanigi (Lobnigschacht bei Eisenkappel) und A. kraussi (von Kärntner Fundorten auch unter den Synonymen A. milleri hoelzeli und A. milleri winkleri gemeldet; von Kamnik in Slowenien bis in die Karawanken verbreitet, u.a. Hafnerhöhle bei St. Johann im Rosental) (Bognolo & Vailati 2010).

Troglobionte Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) sind aus Österreich nicht bekannt, wohl aber troglophile, z.B. der fast weltweit verschleppte *Quedius mesomelinus* und die im **Eggerloch** nachgewiesene, augenlose Art *Lathrobium cavicola*. Der guanophile Kurzflügelkäfer *Omalium validum* lebt auch in den Bauen grabender Säugetiere.

Schmetterlinge

Abgesehen von unscheinbaren Motten wie Digitivalva pulicariae gehören Schmetterlinge zu den prominentes-

ten Tieren der tagnahen Höhlenbereiche. Männchen und Weibchen von einigen weit verbreiteten Tag- und Nachtfalterarten finden hier einen geschützten Überwinterungsplatz. Die Vielfalt ist überschaubar, weil die wenigsten Schmetterlinge – kaum 2 % – als Falter überwintern und von diesen nur ein Teil (auch) in Höhlen und Stollen Unterschlupf sucht. Manche verbergen sich in einem Holzstoß oder in einer Baumhöhle, andere fliegen im Herbst südwärts. Der Zitronenfalter Gonepteryx rhamni kann auch im Freien überwintern; durch die Anreicherung körpereigener Frostschutzmittel erträgt er Temperaturen bis –20 °C.

Mit der Zackeneule Scoliopteryx libatrix (Abb. 21a) und dem Wegdornspanner Triphosa dubitata (Abb. 21c) ist wohl jeder Höhlenforscher vertraut. Zackeneulen stellen die geringsten Ansprüche an das Mikroklima in der Höhle. Sie sitzen auch auf feuchten Wänden und sind

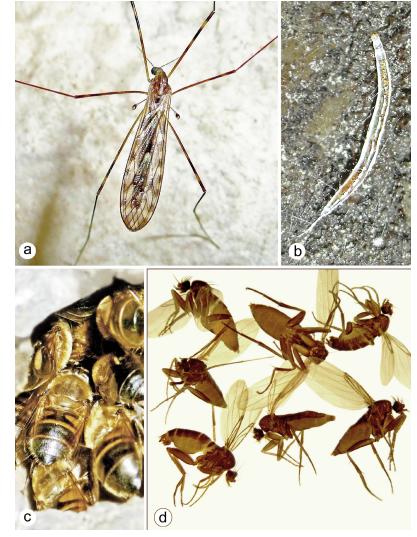


Abb. 22: Mücken (a, b) und Fliegen (c, d) aus Höhlen. a: *Limonia nubeculosa*, übersommernd; b: Larve von *Speolepta leptogaster*; c: Weibchen von *Eristalis tenax* im Winterquartier; d: *Triphleba antricola* aus einer Köderfalle.

Fig. 22: Nematoceran (a, b) and brachyceran flies (c, d) from caves. a: *Limonia nubeculosa*, estivating; b: larva of *Speolepta leptogaster*; c: females of *Eristalis tenax* during hibernation; d: *Triphleba antricola* from a baited pitfall trap.

Photos: Erhard Christian.

öfter als andere subtroglophile Schmetterlinge mit Kondenswassertröpfchen oder Eiskristallen bedeckt. *Triphosa sabaudiata* ähnelt dem Wegdornspanner in der Lebensweise und in der Gestalt, hat aber viel hellere Flügel. Die wärmeliebende Hopfen-Schnabeleule *Hypena rostralis* (Abb. 21b) erscheint nur in tieferen Lagen als Wintergast in Höhlen. Aus der Gruppe der Tagfalter wird das Tagpfauenauge *Aglais io* (Abb. 21d) regelmäßig, der Kleine Fuchs *Aglais urticae* sporadisch in Höhlen gesichtet. Dass diese Arten subtroglophil sind, liegt auf der Hand. Sie können den Lebenszyklus im unterirdischen Quartier nicht vollenden, weil die Futterpflanzen der Raupen nur an der Sonne wachsen.

Subtroglophile Schmetterlinge durchlaufen während der Winterphase, die schon im August einsetzen kann,

eine genetisch kontrollierte Entwicklungsruhe. Diese sogenannte Diapause setzt den Stoffwechsel herab und verlängert das Leben: Überwinternde Falter werden einige Monate alt, früher im Jahr geschlüpfte Falter oft nur wenige Wochen (falls sie nicht ebenfalls eine Diapause einlegen). Beginn und Ende der Diapause werden von Faktoren wie der Tageslänge gesteuert, die unabhängig vom aktuellen Wetter den "richtigen" Zeitpunkt signalisieren. Sind sie auf Diapause programmiert, so fliegen subtroglophile Schmetterlinge dunkle Strukturen an, bis sie schließlich in eine Höhle oder einen Keller gelangen. Noch nicht endgültig beantwortet ist die Frage, wie die Falter an lichtlosen Überwinterungsplätzen die Ausflugszeit bestimmen. Die saisonale Strömungsumkehr des Höhlenwindes (siehe Spötl & Pavuza, Seite 126 in diesem Band) könnte dabei eine Rolle spielen.

Köcherfliegen

Anders als die subtroglophilen Schmetterlinge nutzen manche Köcherfliegen der Familie Limnephilidae unterirdische Räume für eine sommerliche Diapause. Micropterna nycterobia und Stenophylax permistus (Abb. 2b) führen in der Zahl der Belege aus österreichischen Höhlen. Die Individuenzahl in der Höhle hängt mit der Entfernung des Baches zusammen, in dem sich ihre Larven entwickeln. Malicky & Winkler (1974) untersuchten die Einwanderung von M. nycterobia in die Eisensteinhöhle bei Bad Fischau (NÖ) und bewiesen mit ausgelegtem Fotopapier, dass auch an scheinbar dunklen Übersommerungsplätzen Restlicht vorhanden war.

Die Sommerdiapause hat sich im mediterranen Herkunftsgebiet dieser Arten entwickelt, wo die meisten Bäche in der heißen Jahreszeit versiegen. Erst im Herbst, wenn die Bäche wieder Wasser führen, reifen die inneren Geschlechtsorgane der Köcherfliegen.

Zweiflügler: Mücken und Fliegen

Auch die langbeinige Stelzmücke Limonia nubeculosa diapausiert im Sommer. Sie sieht auf den ersten Blick wie eine übergroße Stechmücke ohne Saugrüssel aus (Abb. 22a). Stechmücken – nur die Weibchen von wenigen Arten – verbringen aber die kalte Jahreszeit in Höhlen und anderen dunklen Räumen. Regelmäßig entdeckt man auf der Höhlenwand die Gemeine Stechmücke Culex pipiens (oder vorsichtiger: Mücken des C. pipiens-Komplexes). Von diesen "Hausgelsen" sind verschiedene Überwinterungsstrategien mit und ohne Diapause bekannt. Eine verwandte Art, die etwas robustere Ringelmücke Culiseta annulata, ist an den schwarz-weiß geringelten Beinen zu erkennen.

Bei der Pilzmücke Speolepta leptogaster sind die Jugendstadien enger an den unterirdischen Lebensraum gebun-

den als die geschlechtsreifen Tiere, die man gleichwohl zu jeder Jahreszeit in der Höhle antrifft. Die wurmförmigen, fast durchsichtigen Larven bewegen sich in einem Fadengespinst (Abb. 22b) und weiden von der Höhlenwand Algen und Pilze ab. Einzelne Mücken fliegen aus und sorgen für die Besiedelung neuer Biotope.

Die ähnlich zart gebauten Wintermücken *Trichocera* maculipennis und *T. regelationis* treten subterran in beiden Geschlechtern auf. Ihre Larven wurden auch in lichtlosen Höhlenabschnitten gefunden. Hochgradig troglophil ist die aus vielen österreichischen Höhlen gemeldete Trauermücke *Bradysia forficulata*.

Die Weibchen der Schwebfliege Eristalis tenax überwintern oft dicht gedrängt in engen Löchern der Höhlenwand, ähnlich den subtroglophilen Schlupfwespen. Der zweite Teil des deutschen Namens Mistbiene erklärt sich von selbst (Abb. 22c). "Mist" spielt darauf an, dass sich die Larven in stark verschmutztem Wasser entwickeln, sogar in Jauchegruben.

Zu den auffälligeren troglophilen Zweiflüglern gehören Scheufliegen wie Scoliocentra villosa und Heleomyza serrata. An Guano versammeln sich oft die schwarzen Buckelfliegen Triphleba aptina und T. antricola (Abb. 22d). Aus der über 2300 m hoch gelegenen Obstanser Tropfsteinhöhle in den Karnischen Alpen Osttirols wurde die schwach troglomorphe Dungfliege Crumomyia microps beschrieben. Sollte die Einschätzung der Autoren (Roháček & Papp 2000) zutreffen, wäre dies die einzige troglobionte Fliege Österreichs.

Dank für Auskunft oder Bildmaterial an Ortwin Bleich, Helmuth Goldammer, Stefan Heim, Walter Hödl, Manfred Kahlen, Barbara Knoflach, Christian Komposch, Gernot Kunz, Volker Mahnert, Alexander Mrkvicka, Andy Murray, Lukas Plan & Francisco Welter-Schultes.

Literatur

- BEIER M. (1962): Ein Höhlen-Pseudoskorpion aus den Nördlichen Kalkalpen. — Die Höhle 13: 1-3.
- Bognolo M. & D. Vallati (2010): Revision of the genus *Aphaobius*Abeille de Perrin, 1878 (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae). Scopolia 68: 1-75.
- Borgonie G., Garcia-Moyano A., Litthauer, D. et al. (2011): Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa.

 Nature 474: 79-82.
- BOSÁK P., MOCK A., PLAN L., PRUNER P. & A. SCHOBER (2014): Fossil attemsiid millipedes from the Hermannshöhle, Austria: Polyphematia moniliformis (LATZEL, 1884)? 22nd Int. Karstological School, Postojna 2014, Abstracts: 47-49.
- Breuss W. (2004): Bemerkungen zur Wirbellosenfauna von Höhlen Vorarlbergs und angrenzender Gebiete. — Vorarlberger Naturschau 15: 127-138.

- BRUCKNER A. (1997): Die Hornmilbenfauna der Hermannshöhle (Acarina: Oribatida). In: Hartmann H., Hartmann W. & H. MRKOS (Hrsg.), Die Hermannshöhle in Niederösterreich. Die Höhle, Beiheft 50: 228-232.
- CHRISTIAN E. (1998): Die Fauna der Katakomben des Wiener Stephansdomes. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 135: 41-60.
- CHRISTIAN E. (2002): Distribution patterns of cavernicolous Collembola in Austria. Pedobiologia 46: 261-266.
- CHRISTIAN E. (2004): Palpigraden (Tasterläufer) Spinnentiere in einer Welt ohne Licht. — In: THALER K. (Hrsg.), Diversität und Biologie von Webspinnen, Skorpionen und anderen Spinnentieren. — Denisia 12: 473-483.
- CHRISTIAN E. (2008): Höhlenheuschrecken Zum Jubiläum einer Wortschöpfung. Die Höhle 59: 48-58.
- CULVER D.C. & T. PIPAN (2014): Shallow subterranean habitats: Ecology, evolution, and conservation. Oxford (Oxford University Press).
- DAFFNER H. (1993): Die Arten der Gattung Arctaphaenops Meix-NER, 1925 (Coleoptera: Carabidae). — Koleopt. Rundschau 63: 1-18.
- DANIELOPOL D.L. & P. Pospisil (2001): Hidden biodiversity in the groundwater of the Danube Flood Plain National Park (Austria). Biodiversity and Conservation 10: 1711-1721.
- Deharveng L. & E. Christian (1984): *Gnathofolsomia palpata* n.g., n.sp., eine Isotomide mit abgewandelten Mundwerkzeugen aus österreichischen Höhlen (Insecta, Collembola). Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 122: 97-101.
- EDER R. (1979): Zur Nematodenfauna der Hermannshöhle bei Kirchberg am Wechsel. — Die Höhle 30: 73-75.
- FISCHER W. (2015): Checklist of Austrian Mollusca. http://ipp.boku.ac.at/private/wf/Check_List_of_Austrian_Mollusca.ht ml, update vom 16.10.2015, aufgerufen am 9.2.2016.
- FISER C., COLEMAN C.O., ZAGMAJSTER M., ZWITTNIG B. et al. (2010):
 Old museum samples and recent taxonomy: A taxonomic,
 biogeographic and conservation perspective of the *Niphar-gus tatrensis* species complex (Crustacea: Amphipoda). —
 Organisms Diversity & Evolution 10: 5-22.
- FRITSCH E. & K. GAISBERGER (1998): Die Höhlenfauna des Hirlatzmassivs. — In: Buchegger G. & W. Greger (Hrsg.), Die Hirlatzhöhle im Dachstein. — Die Höhle, Beiheft 52: 136-176.
- GAISBERGER K. (1984): Katalog der rezenten Höhlentiere (Wirbellose) des Toten Gebirges. Schriftenreihe Heimatmus. Ausseerland, H. 6, Bad Aussee: 1-30.
- GAVIRIA S. (1998): Checklist and distribution of the free-living copepods (Arthropoda: Crustacea) from Austria. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 100B: 539-594.
- HAASE M., WEIGAND E. & H. HASEKE (2000): Two new species of the family Hydrobiidae (Mollusca: Caenogastropoda) from Austria. — The Veliger 43: 179-189.
- HOLDHAUS K. (1906): Über die Verbreitung der Koleopteren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 56: 629-639.
- Janetschek H. (1952): Beitrag zur Kenntnis der Höhlentierwelt der Nördlichen Kalkalpen. — Jahrb. Ver. Schutz Alpenpflanzen u. -tiere 17: 69-92.
- Kastberger G. (1982): Evasive behaviour in the cave-cricket, Troglophilus cavicola. — Physiol. Entomol. 7: 175-181.
- KOMPOSCH C. & J. GRUBER (2004): Die Weberknechte Österreichs (Arachnida, Opiliones). — In: THALER K. (Red.), Diversität und Biologie von Webspinnen, Skorpionen und anderen Spinnentieren. — Denisia 12: 485-534.

- MAIER H.C. (1975): Wiederentdeckung einer Kärntner Höhlenschnecke Zospeum alpestre (FREYER, 1855). Carinthia II 165/85: 295-296.
- MALICKY H. & G. WINKLER (1974): Untersuchungen über die Höhlenimmigration von *Micropterna nycterobia* (Trichoptera, Limnephilidae). Oecologia 15: 375-382.
- MEIXNER J. (1925): *Trechus (Arctaphaenops* nov.subgen.) *angulipennis* n.sp., ein Höhlenlaufkäfer aus dem Dachsteinmassiv. — Koleopt. Rundschau 11: 130-136.
- Moog O. (1982): Die Verbreitung der Höhlenheuschrecken Troglophilus cavicola Kollar und T. neglectus Krauss in Österreich (Orthoptera, Rhaphidophoridae). — Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. 1, 191: 185-207.
- NEUHERZ H. (1974): Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Hydrofauna der Lurgrotte zwischen Peggau und Semriach in der Steiermark. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. 1, 182: 103-146.
- NEUHERZ H. (1975): Die Landfauna der Lurgrotte (Teil 1). Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. 1, 183: 159-285.
- NEUHERZ H. (1984): *Torocampa hölzeli* n.gen., n.spec. eine neue klasobionte Campodeide (Diplura, Apterygota) aus der Hafnerhöhle in den Karawanken, Kärnten (Kat.-Nr. 3915/1). Carinthia II 174/94: 415-427.
- NOVAK T. & V. KUSTOR (1983): On *Troglophilus* (Rhaphidophoridae, Saltatoria) from North Slovenia (YU), preliminary note. Mém. Biospéol. 10, 127-137.
- OERTEL A. & I.P. ILLICH (2011): Erstnachweis der Krauss's Höhlenschrecke *Troglophilus neglectus* Krauss 1879 (Orthoptera: Rhaphidophoridae) für das Bundesland Salzburg. — Mitt. Haus der Natur Salzburg 19: 118-119.
- REISCHÜTZ A. & P.L. REISCHÜTZ (2009): Mollusca (Weichtiere). In:
 RABITSCH W. & F. ESSL (Hrsg.), Endemiten Kostbarkeiten in
 Österreichs Pflanzen- und Tierwelt. Klagenfurt und
 Wien (Naturwiss. Ver. f. Kärnten und Umweltbundesamt):
 318-376.
- ROHAČEK J. & L. PAPP (2000): *Crumomyia microps* sp.n. from Austria and notes on other cavernicolous *Crumomyia* species (Diptera: Sphaeroceridae). Ann. hist.-nat. Mus. natn. hungarici 92: 215-228.
- RUSDEA E. (1992): Stabilisierende Selektion bei microphthalmen Höhlentieren: Untersuchungen zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung und Populationsdynamik von *Laemostenus* schreibersi Küster (Carabidae). — Mém. Biospéol. 19: 1-110.
- SCHINER J.R. (1854): Fauna der Adelsberger-, Lueger- und Magdalenen-Grotte. — In: SCHMIDL A. (Hrsg.), Zur Höhlenkunde des Karstes. Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas. — Wien (Braumüller): 231-272.
- SENZ W. (1996): Prostoma communopore sp.n., eine neue Nemertine aus dem Grundwasser in Österreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien B 98: 23-30.
- STROUHAL H. (1939): Die in den Höhlen von Warmbad Villach, Kärnten, festgestellten Tiere. — Folia zool. hydrobiol. 9: 247-290.
- STROUHAL H. (1940): Die Tierwelt der Höhlen von Warmbad Villach in Kärnten. Ein Beitrag zur Ökologie der Makrocavernen. Arch. Naturgesch., N.F. 9: 372-434.
- STROUHAL H. & J. VORNATSCHER (1975): Katalog der rezenten Höhlentiere Österreichs. Ann. Naturhist. Mus. Wien 79: 401-542.

- THALER K. (1999): Troglohyphantes typhlonetiformis Absolon et KRATOCHVIL – neu für Österreich (Arachnida, Araneae, Linyphiidae). — Carinthia II 189/109: 467-469.
- WEIBMAIR W. & E. HAUSER (1993): Fauna der Rettenbachhöhle (Biospeläologie; Oberösterreich). — Linzer biol. Beitr. 25: 374-385.
- Zacharda M., Isaia M. & E. Piva (2011): New troglobitic species of the genus *Troglocheles* (Acari: Prostigmata: Rhagidiidae) from caves in northern Italy and Austria, with a key to adult species of the genus. — J. Nat. Hist. 45: 641-666.

Erhard Christian
Institut für Zoologie
Universität für Bodenkultur Wien
Gregor-Mendel-Straße 33
A-1180 Wien
erhard.christian@boku.ac.at