

III. Abhandlungen.

Organogene Kalkkonkretionen in Höhlen.

Beiträge zur Biologie der in Höhlen vorkommenden Algen.

Von Paul Magdeburg, Leipzig.

Mit 3 Textfiguren und 5 Abb. auf Tafel.

Bei der Bestandsaufnahme der Algenvegetation an Felswänden der Fränkischen Schweiz fand ich in den Höhlenvorhöfen und im Höhleninneren Kalktuffe, deren Form und Aufbau weitgehende Unterschiede zeigten gegenüber den bekannten Hänge-, Wand- und Sohlensintern der Tropfsteinhöhlen. Das Vorkommen lebender Mikrophyten, in erster Linie *Cyanophyceen*, auf diesen Konkretionen ließ vermuten, daß hier Höhlentuffe vorliegen, die unter Mitwirkung pflanzlicher Organismen entstanden sind. Abgesehen von ihrer geologischen Bedeutung beanspruchen diese Tuffe besonders unser biologisches Interesse, da wir hier autotrophe Pflanzen vor uns haben, die im Höhleninneren leben und zwar noch an Stellen, an denen unser Auge keine Helligkeit mehr wahrnimmt. In den folgenden Ausführungen handelt es sich demnach zunächst um die Beschreibung dieser Tuffe, sodann um die Biologie kalktuffbildender Algen und endlich um das Vorkommen autotropher Organismen im dunklen Lebensraum. Was die Sinterbildung in Höhlen anbelangt, so hat ja die Speläologie die Entstehung der anorganogenen Kalkkonkretionen längst geklärt, während eine biogene Kalkfällung in Höhlen kaum diskutiert wurde, da mit dem Auftreten CO_2 -assimilierender Pflanzen in diesem Biotop von vornherein nicht gerechnet wurde. Es seien hier nur zwei Bemerkungen der jüngsten Literatur zitiert: Dudich (1932) schreibt in seiner Höhlenbiologie, p. 115: „ich glaube, daß in biologischer Hinsicht diese Gebilde (Deckensinter) nicht besonders wichtig sind,“ und Kolbe (1932): „In solchen Höhlen, die absolut dunkel sind, müssen autotrophe Pflanzen indessen fehlen“. Was frühere Arbeiten über Höhlenpflanzen anbelangt, so muß hier aus Raummangel auf die zusammenfassende Arbeit Mortons (1925) und auf die dort angeführte Literatur hingewiesen werden. In der noch jungen speläobotanischen Wissenschaft sind besonders die Algen äußerst küm-

merlich berücksichtigt worden, so daß die nachstehenden Untersuchungen auch diese Lücke ein wenig auffüllen dürften.

Morphologie der organogenen Höhlenkalke.

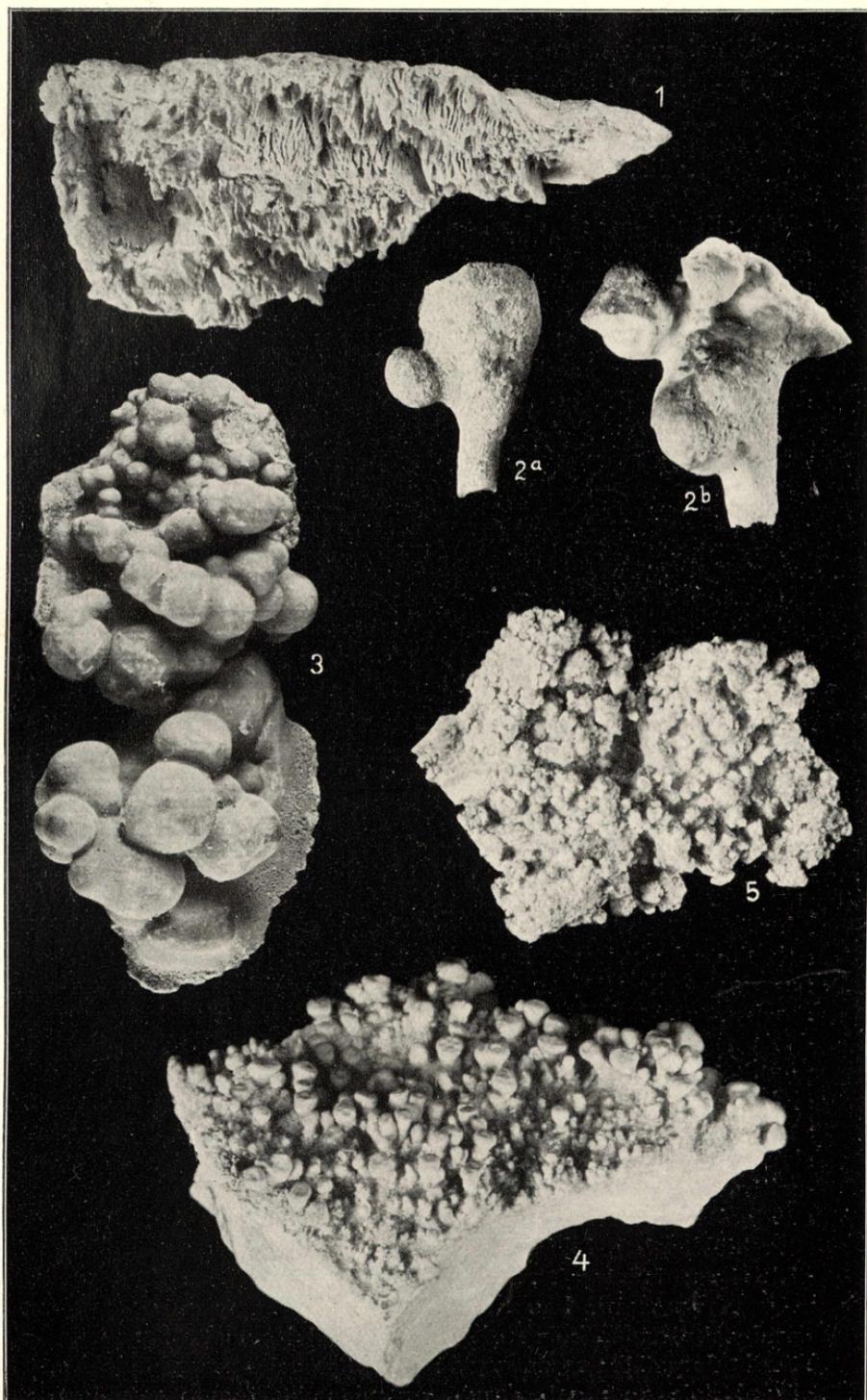
Die Höhlen der Fränkischen Schweiz, in denen ich die Tuffe fand, sind Korrosionswirkungen ehemaliger Flußläufe, deren Wasser in jahrhundertlanger Arbeit die Karbonate löste und den erdigen, gelben Höhlenlehm in den — heute weit über der Talsohle gelegenen — Höhlen als unlöslichen Rückstand hinterließ. Um mich bei der Besprechung des Vorkommens autotropher Pflanzen in Höhlen nicht in Sonderfragen zu verlieren, lasse ich hier alle die Höhlen außer Betracht, die zur Zeit des Touristenverkehrs häufig besucht werden. Denn hier treten wegen der künstlichen Beleuchtung ganz neuartige Mikrophytenassoziationen auf, während die zahlreichen ›nicht offiziellen‹ Höhlen in der Nähe *Pottensteins* ein durchaus ungestörtes Dasein führen.

Auf eine eigentümliche Sinterbildung machte mich der verdienstvolle Leiter des Pottensteiner Heimatmuseums, Herr Max Näbe, aufmerksam, als wir das ›Kühloch‹ unweit des Felsendörfchens *Tüchersfeld* begingen. Da diese und die folgenden Höhlenkonkretionen bei der Behandlung des autochthonen Höhleninhaltes von Kyrle (1923) nicht beschrieben werden, ist eine genauere Kennzeichnung dieser Tuffe nötig. An der etwa zwei Meter hohen Decke des hinteren Höhlenvorhofs hängen auf einem Gebiete von ungefähr $\frac{3}{4}$ qm unzählige kleine Kalkzacken (*Tafel, Abb. 1*, alle Photographien in natürlicher Größe). Die 5 bis 10 mm langen Zacken stehen dicht, oft gehäuft, nebeneinander; das Ganze erinnert an eine Miniaturnachbildung einer wild zerklüfteten Karstlandschaft. Die Einzelzacke ist platt, kegelförmig, ihre an der Decke sitzende, schmal-elliptische Basis ist mit den Basalteilen der Nachbarzacken verwachsen. Die Sintermasse ist daher zu zerlegen in 1 bis 2 mm dicke Plättchen, deren breite Flächen die Form eines schmalen gleichschenkligen Dreiecks haben. Alle diese Plättchen sind senkrecht zu der Richtung des vom Höhleneingang eindringenden Lichtes orientiert. Die vordere breite Kegelfläche, die also unter maximalem Genusse der geringen Lichtmenge steht, ist besetzt mit dem dichten Pelz einer makroskopisch deutlich erkennbaren, schwarz-olivgrünen Blaualge. Schon äußerlich unterscheidet sich diese Konkretion von den Stalaktiten und sonstigen Tropfsteingebilden der Höhlen.

Ganz andersartige Sinter fand ich in der Arnleithner Höhle unweit der ›Breit‹ zwischen *Pottenstein* und *Tüchersfeld*. Der Boden ist sehr feucht-lehmig, nicht selten sind offene oder durch Sinterdecken ganz oder teilweise überwachsene Tümpel. Zwölf Meter hinter dem Deckeneinsturz, durch den man sich in die

Höhle herablassen kann, und weiter im Höhleninnern ist keine Spur von Tageslicht mehr wahrzunehmen. Dort in diesen für unser Auge durchaus dunklen Stellen bemerkte ich neben vielen kleinen Stalaktiten zahlreiche erbsen- bis wallnußgroße Kugeln, die teils an der Decke hängen, aber ebenso häufig auch an senkrechten oder geneigten Wänden sitzen. Manchmal treten Kombinationen der normalen Hängesinter mit den »Kugeln« auf: entweder sitzen die Kugeln an den älteren basalen Teilen der Stalaktiten (**Tafel, Abb. 2a, 2b**) oder diese an den Kugeln. Während die konischen, »normalen« Tropfsinter glasartig hart sind, bestehen die kugelförmigen Konkretionen aus einer äußerst brüchigen, weichen Kalkmodifikation. Der schneeweiße Inhalt der Kugeln zerfällt bei Berührung mit dem Fingernagel zu einem feinen Staub kleinster Kalkkristalle. Ich kenne aus Höhlen nur noch eine ähnliche Art des Kalkes, das ist die sog. Berg- oder Mondmilch an den Stellen ihrer Verfestigung. — Beim sorgfältigen Durchschneiden der mit Alkohol getränkten Kugeln mit Hilfe einer dünnen Rasierklinge erkennt man deutlich die innere Struktur dieser Konkretionen. Um einen zwischen Kugelmitte und Anheftungsstelle gelegenen Punkt hüllen sich zahlreiche, fast konzentrische Kugelschalen, die besonders nach der Peripherie hin sich durch ihre verschiedene Färbung klar abheben. Im Inneren sind die Schichten rein weiß und gelblich-grau, außen wechseln weiße mit olivgrauen bis schwarzen Kalotten ab. Die einzelne Hülle ist kaum dicker als $\frac{1}{4}$ mm. Am zerbrechlichsten, krümeligsten sind die zentralen Schichten, am härtesten sind die peripheren Kugelschalen, sodaß man beim unvorsichtigen Ablösen häufig nur den äußersten Mantel in der Hand behält.

Ähnliche Konkretionen kommen auch im lichtlosen Inneren anderer Höhlen vor. Auch hier sind es kugelförmige Gebilde, die wie Warzen an der Decke, an den Wänden und auch auf dem Boden sitzen. Mit den Kugelsintern der Arnleithner Höhle stimmen sie in ihrem zwiebelschalenartigen inneren Bau überein, erreichen indessen selten einen größeren Durchmesser als $1\frac{1}{2}$ cm, ferner treten sie nicht einzeln, sondern dichtgedrängt nebeneinander auf (**Tafel, Abb. 3**), und drittens sind die Warzen im Gegensatz zu den obengenannten Kugeltuffen steinhart, was man besonders bei der Kriecherei durch enge Höhlenkanäle recht unangenehm verspürt. Fast jede Höhle der Pottensteiner Umgebung enthält diese Kalkwarzen, und häufig kann man die einzelnen Entwicklungsstadien — von kleinen buckelförmigen Erhebungen bis zu haselnußgroßen Kugeln — verfolgen. Die auf der Sohle entstandenen Einzelsinter haben meistens pilzförmiges Aussehen (**Tafel, Abb. 4**); die Warzen verzüngen sich in einen dreimal dünneren Stiel von 2 bis 4 mm Durchmesser. Die Oberfläche des »Pilzhutes« ist nicht immer konvex wie bei den entsprechenden Hänge- und Wandsintern, sondern etwas konkav eingesenkt, sodaß



Organogene Höhlenkalke. (Erklärung S. 15—17)

der Hut an die Zapfenwanne und Zapfenkrone der Stalagmiten erinnert und wohl auch wie diese durch die mechanische Wirkung fallender Wassertropfen die konkave Form erhalten hat. Auffallend ist hier, wie jeder Einzelsinter seine Selbständigkeit bewahrt, Verschmelzungen untereinander kommen nicht vor. Manchmal werden auch Verästelungen dieser Sinter beobachtet, dichte Anhäufungen kleiner und korallenartig zusammengesetzter Konkretionen erinnern an Riffe. (Tafel, Abb. 5),

Das meiste hierher gehörende Material stammt aus 14 bei *Pottenstein* gelegenen Höhlen. Den nach Höhlenbärresten u. dergl. suchenden Einheimischen sind diese Gebilde unter dem Namen »Teufelskonfekt« bekannt. Es ist indessen geboten, diesen Ausdruck hier zu vermeiden, da wir nach Kyrle (1925) unter T. kugelförmige, lose, nicht mit der Unterlage verwachsene Sinter zu verstehen haben, die in Sinterschüsseln und -muscheln, die mit Tropfwasser erfüllt sind, vorkommen. Dieses Teufelskonfekt soll dadurch entstanden sein, daß kleine Lehm- und Staubteilchen durch die Gewalt starken Tropfenfalls dauernd in Bewegung erhalten werden und sich nach und nach mit Tropfsteinmassen überziehen. Da aber auch unsere Sintermassen einen schalenartigen Aufbau besitzen, ist es nicht ausgeschlossen, daß zwischen unseren gestielten Sintern und den freien Kugeln ein genetischer Zusammenhang besteht.

Die Algen der Tuffe des Höhlenvorraumes.

Die Wände und Decken des hinteren Höhlenvorraumes, in dem der Plättchensinter (Tafel, Abb. 1) angetroffen wurde, sind von einem zusammenhängenden Belag atmophytischer Algen überzogen. Moose sind nur durch einige Protonemen vertreten, Farne und Blütenpflanzen, besonders auch die weit in die Höhle eindringenden *Asplenium Ruta muraria*, *Campanula rotundifolia* und *Stellaria media*, wurden in dieser Dämmerungszone nicht mehr gesehen. Die einzelnen Pflanzengesellschaften sowie photometrische Daten führe ich in einer besonderen Arbeit auf. Hier seien nur, um den ökologischen und floristischen Charakter der Kryptogamengesellschaft an Felswänden zu kennzeichnen, die Algen genannt, die am Eingang der meisten Höhlen bestandbildend auftreten. *Cyanophyceen* stehen, was Individuen- und Artenzahl anbelangt, weitaus an erster Stelle.

Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg. kleine (8—12 μ , ohne Hülle) Vertreter des vielgestaltigen, ökologischen Ubiquisten. *Chr. turgidus* ist in seiner heutigen Fassung wohl eine Sammelart.

Chroococcus varius A. Br. Geitler (1930) p. 235 Fig. 114 a.

Chroococcus lithophilus Erc. fa. *colorata*. Ercegović (1925) Tab. 1 Fig. 7.

Gloeocapsa alpina (Näg.) Brand. Geitler (1930) p. 206, 07 Fig. 98, 99.

Gloeocapsa biformis Ercegović vereinigt (1925, p. 80/81) die beiden Arten Nägelis, *Gloeocapsa punctata* u. *Gl. dermochroa*, zu einer Art. Auch Geitler hält (1930) im Gegensatz zur »Süßwasserflora« (1925 p. 442) eine Verschmelzung für möglich. Ich habe beide Formen nebeneinander gefunden; die gelbbraune *forma dermochroa* ist in helleren Teilen der Höhlen häufig, die *forma punctata* dominiert mehr in den dunkleren Gebieten. Zellen ohne Hülle 1—2 μ , mit Hülle 4 μ , selten bis 5 μ . Vgl. unten p. 000.

Gloeothece linearis Näg. Geitl. (1930) p. 219 Fig. 107 a, 1,5 — 2 μ breit, 10 — 12 μ lang. Kleine wenigzellige Kolonien. Manchmal auch gedrungene Formen (2 x 7 μ) und damit Übergang zu *Gloeothece confluens* Näg. Frémy (1925) führt indessen beide Formen als selbständige Arten an.

Stigonema minutum (Ag.) Hass. Frémy (1930) p. 21. Fig. 10, Taf. 3.

Calothrix parietina Thur. Geitl. (1931) p. 605 Fig. 380.

Scytonema myochrous (Dillw.) Ag. Geitl. (1932) p. 781. Fig. 502.

Petalonema crustaceum (Ag.) Kirchn. Geitl. (1932) p. 790/1 Fig. 505/6

Nostoc macrosporum Menegh. Geitl. (1932) p. 848. Fig. 539 a

Nostoc microscopicum Carm. Die beiden Arten, die sich nur durch die Zellenbreite unterscheiden, kommen nebeneinander vor, Trichombreite 6, 7 und 8 $\frac{1}{2}$ μ .

Phormidium subfuscum Kütz. Geitl. (1932) p. 1023 Fig. 652 d, e, f,

Schizothrix coriacea Gom. Erceg. (1925) Tab. I. Fig. 12.

Außer diesen *Cyanophyceen* bilden folgende Vertreter der *Chlorophyceen*, *Diatomeen* und *Desmidiaceen* größere Lager:

Prasiola crispa (Lightf.) Menegh. Heering (1914) in »Süßwasserfl.« 6 p. 58. Fig. 73/5.

Desmococcus vulgaris (Näg.) Brand. Brand-Stockmayer (1925) Taf. 11 Fig. 25/35.

Melosira Roeseana Rabh. Hustedt (1930) p. 267 Fig. 112 a. Von Schroeder (1914), Hustedt (1922) und Beger (1928) schon für Höhlen angegeben.

Mesotaenium macrococcum var. *micrococcum* (Kütz.) West. West IV. Fig. 1/3.

In der Algengesellschaft der Plättchentuffe kehren nur einige der angeführten *Chroococcaceen* wieder. Zur mikroskopischen Analyse wurde der mit bloßem Auge sichtbare Epilithenbelag abgehoben, der Kalktuff schichtweise zerlegt und die Einzelschichten unter dem Deckglas zerdrückt oder in verdünnter Salzsäure

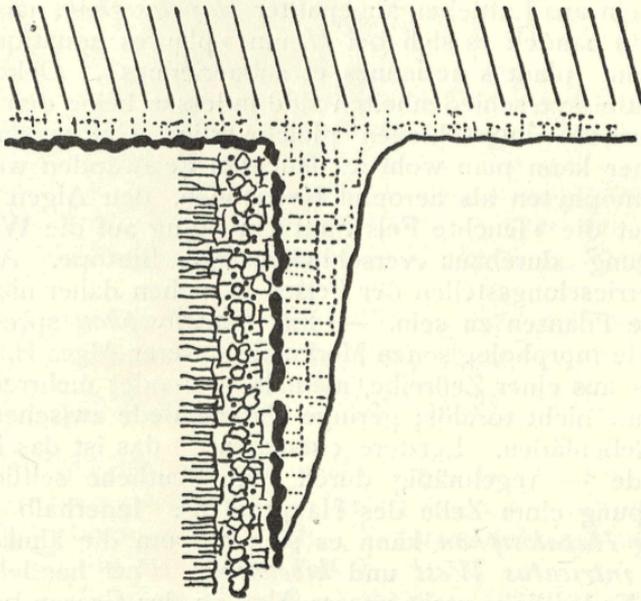
aufgelöst. Der samtartige Überzug der dem Lichte zugekehrten Plättchenfläche besteht ausschließlich aus Seitenzweigen von *Hapalosiphon intricatus*.

Hapalosiphon intricatus W. u. G. West. Frémy (1930) p. 35.

Fig. 18. Breite der Scheiden: Hauptfäden $7 - 8\frac{1}{2} \mu$, Seitenzweige $6 - 7 - 8 \mu$. Zellenbreite $4 - 6 \mu$, 1 bis 4 mal so lang. Das aerische Auftreten dieser Stigonematale spricht zunächst für *Fischerella*: nach Borzi (1917) ist *Fischerella* nur ein ans Luftleben angepaßter *Hapalosiphon*, nach Frémy (1930) handelt es sich bei *H.* um »plantes aquatiques«, bei *F.* um »plantes aeriennes et subaeriennes«. Oekologische Standortsvielfalt sind indessen keine den morphologischen Unterschieden gleichwertige Gattungsmerkmale. Ferner kann man wohl an feuchten Felswänden wachsende Kormophyten als aerophil bezeichnen, den Algen dagegen bietet die »feuchte Felswand« in Bezug auf die Wasserversorgung durchaus verschiedenartige Biotope. Algen an Überrieselungsstellen der Felsen brauchen daher nicht atmophile Pflanzen zu sein. — Für *Hapalosiphon* sprechen folgende morphologischen Merkmale unserer Alge: Hauptfäden stets aus einer Zellreihe, niemals zwei- oder mehrreihig; Trichome nicht torulös; geringe Unterschiede zwischen Haupt- u. Nebenfäden. Letztere entstehen — das ist das Entscheidende — regelmäßig durch eine deutliche seitliche Ausstülpung einer Zelle des Hauptfadens. Innerhalb der Gattung *Hapalosiphon* kann es sich nur um die ähnlichen Arten *intricatus* West und *hibernicus* West handeln. Bzgl. der Fadendicke steht unsere Alge an der Grenze beider Arten. Da nur ganz geringe Unterschiede zwischen Hauptfäden und Zweigen bestehen, scheidet *hibernicus* aus. Die Scheiden sind immer gut sichtbar, während *intricatus* »bisweilen undeutliche Scheiden« (Frémy) hat. Die klare Ausbildung der Scheiden mag wohl mit der terrestrischen Lebensweise zusammenhängen. Die Aufstellung einer neuen Art oder Form halte ich nicht für angebracht.

Die zonale Schichtung des Einzelplättchens dieses Tuffs ist in Fig. 1. schematisch dargestellt. Auf die erste aus lebenden graublauen *Hapalosiphon*-Seitenzweigen bestehende Zone, in der andere Algen fehlen, folgt als Zone 2 ein schmales Band, das sich durch seine bräunlichgrüne Farbe von der peripheren deutlich abhebt: dichte Massen meist abgestorbener *Hapalosiphon*-Zweige, die durch senkrecht zu ihnen verlaufende, lebende *Hapalosiphon*-Hauptfäden zu einem zusammenhängenden Filz verflochten werden. Ein einzelner Lyngbiafaden, wahrscheinlich *L. rivulariarum* Gom. nach Diagn. Geitl. (1932) p. 1048 Nr. 40, wurde hier einmal beobachtet. In der nunmehr folgenden dritten Zone tre-

ten erstmalig Kalkkörnchen auf und zwar als feiner, makroskopisch erkennbarer Gries, der an manchen Stellen in den Zapfen (Zone 6) übergeht, meistens aber, so auch an der unteren Spitze, nicht mit ihm verwachsen ist. Alle diese kleinen Kalkkonkretionen werden durch das Geflecht abgestorbener *Hapalosiphon*-fäden zusammengehalten. Biologisch ist diese Schicht durch das massenhafte Vorkommen von *Gloeocapsa polydermatica* gekennzeichnet.



Zone: 1 2 3 4 5 6 7

Fig. 1. Schematischer Längsschnitt durch einen Hängetuff, Näheres im Text.

Gloeocapsa polydermatica Kütz. Frémy (1930 A, Crypt. exot.) Taf. 5 Fig. 20. Zelle mit Hülle 4—5 μ , ohne Hülle 12—16 μ . Die von Geitler (1925) wiedergegebene Abbildung (Fig. 86, nach West) stellt eine Form mit besonders starker Ausgestaltung der einzelnen Spezialhüllen dar, während bei den vorliegenden *Gloeocapsen* die zentralen Hüllen undeutlich werden, wodurch eine Ähnlichkeit sowohl mit *Gloeocapsa montana* Kütz. als auch mit *Gloeocapsa calcarea* Tild. besteht. Wohl aus dem gleichen Grunde hält Geitler (1930) *calcarea* nicht für eine sichere Art, desgleichen stellt G. Be-

ziehungen zwischen *montana* und *polydermatica* fest. Bemerkenswert ist, daß *Chroococcus decorticans* A. Br. (ident. *Gloeocapsa decorticans* P. Richt.), die sich nur durch ihre etwas größeren Maße von *Gloeocapsa polydermatica* unterscheidet, für feuchte Höhlenwände schon angegeben worden ist.

Olivbraune *Hapalosiphonscheiden* zeichnen die 4. Zone aus. Nur wenige Hauptfäden haben noch frisch-blaugrünen Zellinhalt, scheinen also noch zu leben. Einzelne Vertreter der Algenflora der Nachbarzonen sind gelegentlich auch hier. An den alten Stigonemaceenscheiden haften kleinste Kalkkristalle ($2\ \mu$), zahlreiche Scheiden sind dicht überzogen von kleinen ($0,5\ \mu$ langen und knapp halb so breiten) Körperchen, die sich durch Gentianaviolett deutlich färben ließen (*Bakterien?*). In der Zone 5 endlich häufen sich die Kalkkristalle, die sich zu größeren Konkretionen vereinigen und so in den festen Hängezapfen (6) übergehen. Hier kommen folgende *Chroococcaceen* zu reicher Entfaltung:

Aphanothece Castagnei (Breb.) Rabh. Rabenhorst 1865 Fl. Eur. Alg. 2. S. 64. Geitl. (1925) Fig. 63. $2\frac{1}{2}$ — $3\ \mu$ breit, 4— $7\ \mu$ lang.

Aphanothece spec. schmutzig-graublaue, wenigzellige Kolonien, ungefärbte Hüllen, Zelle: 1,5— $3,5\ \mu$ (*saxicola* Näg.?)

Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg. Vgl. oben S. 17.

Gloeocapsa biformis fa. *punctata* (Näg.) Erc. vgl. oben S. 18.

Gloeocapsa rupicola Kütz. $2\ \mu$ (ohne Hülle), 5— $6\ \mu$ (mit Hülle). Geitl. (1930) p. 197. Fig. 91 d.

Gloeothece linearis Näg. vgl. oben S. 18.

Gloeothece rupestris (Lyngb.) Born. Geitl. (1925) Fig. 107. Zelle o. H. $4\frac{1}{2}$ — $6\ \mu$ breit, 10— $16\ \mu$ lang. Einzeln bis achtzellige Kolonien. Manche Zellen schwach halbmondförmig, ähnlich *Gloeothece lunata*, offenbar Kümmerformen. Vereinzelt auch *Gloeocapsa*-ähnlich, kugelig.

Zahlenmäßig an ersten Stelle steht *Aphanothece Castagnei*, in deren Schleimhüllen reichlich Kalkkristalle eingelagert sind. Die alten Scheiden von *Hapalosiphon* liegen in der *Aphanothece*-Gallerte eingebettet, und die leeren Scheiden sind erfüllt mit dieser *Chroococcace*. Die *Chlorophyceen* sind nur vertreten durch einige Fragmente von *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born. (Printz (1921) Taf. IX, X, Fig. 269, 272, 280.) Daneben einige Moosprotonemen.

Der Rückstand, den der feste Hängezapfen (Zone 6) bei der Auflösung in verdünnter Salzsäure hinterläßt, ist eine Art Pseudoparenchym innig verfilzter, fossiler *Hapalosiphon*fäden, in dem *Chroococcaceen*reste noch erkennbar sind. Das gleiche organische »Skelett« besitzt auch die den Zapfen tragende äußere Schicht, die das Muttergestein (7) der Höhlendecke in einer Mächtigkeit

von 1 mm, an anderen Stellen bis zu 10 mm, überzieht. Auf diesem Deckentuff breitet sich eine *Cyanophyceengesellschaft* aus, die sich kaum von der Flora der Zone 5 unterscheidet.

Zur Frage der Kalktuffbildung durch Algen.

Das *Chroococccacetum* des Zapfeninneren, das sich dann weiter auf der Oberfläche der Höhlendecke fortsetzt, und das *Hapalosiphon- etum*, das den ganzen Tuff skelettartig aufbaut, haben wir offenbar für die Entstehung dieser Konkretionen verantwortlich zu machen. Die kausalen Beziehungen zwischen den einzelnen Gliedern des lebenden und fossilen Mikrophytenbestandes einerseits und dem hängenden Kalktuff andererseits sind indessen nicht ohne weiteres klar. Es erhebt sich die Frage, ob alle und in welchem Ausmaße die einzelnen Algen an der Tuffbildung beteiligt sind.

Das Vorkommen fossiler Algenreste in dem Tuffe beweist an sich noch nicht, daß jene Algen die Tuffe auch aufgebaut haben, denn der vorliegende Kalk besteht ja nicht aus den Mikrophytenresten selbst. Dies ist der Fall bei der Kalkablagerung mariner *Rhodophyceen*, die sich — ähnlich wie die Kieselablagerung aus *Bacillariaceenschalen* — aus Resten der Algen zusammensetzt. Im Gegensatz zu diesen nekrogenen (Gams, 1921) Kalksedimenten, die in der Paläozoologie eine viel verbreitetere Parallele finden (Foraminiferen, Spongien, Korallen, Echinodermen, Mollusken etc.), ist die Kalktuffbildung durch die meisten Süßwasser-algen biogener Natur im engeren Sinne des Wortes. Nicht nur *Cyanophyceen*, sondern auch verschiedene Arten der *Chlorophyceen*, *Conjugaten*, *Heteroconten* und Süßwasserflorideen sind in letzter Zeit als Tuffbildner beobachtet worden. Die mit Assimilationspigmenten ausgerüsteten Pflanzen entziehen dem gelösten Kalziumhydrokarbonat die Kohlensäure und fällen damit Monokarbonat, das auf den Pflanzen selbst ausgeschieden wird oder auf ihrer Unterlage, die dadurch mehr und mehr versintert. Wir sprechen hier von physiologischem Fällungskalk.

Als Ursachen der Sinterbildung in Höhlen sind bisher nur Verdunstung und Temperaturzunahme des Hydrokarbonat-führenden Sickerwassers angegeben worden. Hierzu tritt nun noch der biologische Vorgang der Assimilation einiger *Cyanophyceen*, die das benötigte CO_2 aus dem Kalziumhydrokarbonat beziehen.

Indessen wird die Nebeneinanderstellung der organogenen Kalkfällung mit der erwähnten physikalisch-chemischen Sinterbildung dem biologischen Charakter der ersteren nur zum Teil gerecht. Die assimilierende Pflanze ist nicht schlechthin ein Mechanismus, der aus dem Hydrokarbonat CO_2 entfernt. Das erhellt schon aus der Tatsache, daß in kalkhaltigen Tümpeln aus der Umgebung der Höhlen nebeneinander vorkom-

mende *Spirogyren* und *Oedogonien* nicht in gleicher Weise mit Kalkkristallen besetzt sind; nur die Oedogoniumzellen sind von einem Kalkmantel umgeben. Auch Unterschiede der Kalkabscheidung an den vegetativen und den propagativen Teilen eines Individuums bestehen, wie das auch aus der von Kolkwitz (1923) gegebenen Abbildung von *Vaucheria* hervorgeht. Wäre die Kalkausscheidung nur der Ausdruck des Assimilationsvorganges, dann müßten gerade die physiologisch besonders aktiven Oogonien und Antheridien den dichtesten Kristallbelag besitzen; aber gerade die Sexualorgane sind frei von Kalk. Das zeigt, daß die organogene Kalkfällung noch eine Menge ungeklärter Teilfragen stellt.

Was nun den *Hapalosiphon*-Hängetuff anbelangt, so hat man zunächst durchaus den Eindruck, als ob *Hapalosiphon* selbst die Kalkabscheidung besorge, denn einmal verleiht diese Alge der gesamten lebenden Cyanophyceengesellschaft durch ihre Größe und Häufigkeit das äußere Gepräge und dann ist *Hapalosiphon* die Pflanze, deren fossile Scheiden dem Tuff eine Art organisches Skelett gibt. Deswegen bezeichnen wir diese Konkretionen als *Hapalosiphontuff*, ohne damit ursächliche Verhältnisse anzudeuten. Nun bestehen aber Bedenken, *Hapalosiphon* als das kalkabscheidende Element anzusprechen. Einmal ist diese verhältnismäßig häufige Stigonematale noch niemals tuffbildend angetroffen worden. Wenn *Hapalosiphon* allein vorkommt, ohne mit anderen *Cyanophyceen* vergesellschaftet zu sein, fehlen Inkrustierungen regelmäßig. Auch in den Angaben in der Literatur, die sich auf zahlreiche Feststellungen dieser Alge in verschiedenen Gebieten beziehen, finden sich keine Bemerkungen über Kalkausscheidung. Bei den Schwierigkeiten, die Cyanophycean-Reinkulturen bereiten, ist an dem Erfolg einer experimentellen Lösung dieser Frage zu zweifeln. Besonders ist der negative Ausfall solcher Versuche nicht beweisend, da die speziellen Bedingungen, die im Einzelfall zur biogenen Kalkfällung führen könnten, kaum herzustellen sind.

Damit bleibt zunächst nur die Beurteilung der an Ort und Stelle vorgefundenen Verhältnisse. Wäre nun tatsächlich der lebende *Hapalosiphon*bestand das aktive kalkfällende Element, dann müßten wir in unmittelbarer Nachbarschaft der assimilierenden Zellen Kalkkristalle finden. In Wirklichkeit sind aber die Scheiden lebender Hapalosiphonfäden völlig frei von jeder Inkrustation. Allein die Scheiden abgestorbener Hauptfäden und Seitenzweige sind von Kalkkristallen umgeben. Hier kann aber die Kalkfällung gar nicht physiologisch bedingt sein. Die Auskristallisation kommt hier zu Wege wie an jedem anorganischen Fremdkörper. So spielt also das *Hapalosiphon*etum — und zwar dessen basaler, abgestorbener Teil — nur die Rolle eines passiven Gerüsts, vergleichbar mit einem Gradierwerk, an dem die Auskristallisierung vor sich geht.

Immerhin mag die positiv-phototropische Richtung der *Hapalosiphon*-Fäden für die Ausbildung der Gestalt dieser Tuffe mitbestimmend sein. Das würde dann einem formbildenden Faktor bei der Ausgestaltung der Hängesinter entsprechen. Als materialbildend, kalkfällend erscheinen vielmehr die in der Zone 3 und 5 auftretenden *Chroococcaceen*. Die einzelnen *Gloeocapsa-polydermatica*-Kolonien sind mit Kristallen bedeckt, die zu größeren Konkretionen verwachsen. In noch höherem Maße trifft das zu für die in Zone 5 dominierenden *Chroococcaceen* *Aphanothece Castagnei* und *Gloeocapsa biformis*. Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß auch Thunmark (1926) einen *Aphanothece-Castagnei*-Tuff beschrieben hat, der aus einem Kalkbruch auf *Billingen* in *Västergötland* stammt, wo Kalktuffbildung über einer alten Bruchwand im Gange ist. Das gemeinsame Auftreten dieser Alge in unseren Tuffen und in Kalktuffen Skandinaviens, besonders aber das Vorkommen von Kalkkristallen in und auf den Gallerthüllen der lebenden *Aphanotheceen* spricht mit großer Wahrscheinlichkeit dafür, daß diese *Chroococcale* — neben *Gloeocapsa biformis* — das eigentliche kalkfällende Element ist. Ob das in der gleichen Weise auch für die anderen Algen gilt, ist schwer zu entscheiden. Ihre geringere Häufigkeit, das Fehlen von Kalkkriställchen in ihren Gallerthüllen lassen kaum eine aktive, wesentliche Beteiligung am Aufbau der Tuffe vermuten. Zwar sind auch von Thunmark *Chroococcus turgidus* und *Lyngbia rivulariarum* in den rezenten Tuffen nachgewiesen worden. Diese Algen leben aber im allgemeinen im Gallertlager anderer Algen, finden also auch hier in der Gallerte der *Aphanothece*-Kolonien ihren Lebensraum.

Nicht von der Hand zu weisen ist auch die Möglichkeit, daß einige der *Hapalosiphon-Aphanothece*-Begleiter auch kalklösend sind. Kalkbohrende und kalkfällende Algen treten oft nebeneinander auf, ohne daß wir — besonders bei einzelligen *Cyanophyceen* — in der Lage sind, die beiden ökologisch verschiedenen Typen scharf auseinanderzuhalten. Die auffallend starke Zerklüftung unseres Hängetuffs führt zu der Annahme, daß neben kalkaufbauenden auch kalk-lösende Prozesse am Werke sind.

Damit ist die Mannigfaltigkeit der Einzellerscheinungen der Tuff-Mikrophyten vielleicht noch gar nicht erschöpft. Beim sorgfältigen Herauspräparieren fossiler *Hapalosiphonscheiden* konnte festgestellt werden, daß diese von bakterienähnlichen Körperchen dicht besetzt waren (vgl. oben S. 21). Es mag sein, daß ein Teil der Kalkfällung auch der Lebenstätigkeit von Bakterien zuzuschreiben ist. Eine Stütze findet diese Annahme durch die Befunde Geitlers (1925 a p. 304) an *Oncobyrsa rivularis*, deren halbkugelige Lager in der Jugend frei von Kalk sind, die aber,

wenn sie alt sind, im Inneren absterben und in der sich zersetzenden Gallerte Kalk bilden«. Auch Geitler gibt der Vermutung Ausdruck, daß hier Bakterien im Spiele sind.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Hängetuffe des Höhlenvorraums unter Mitwirkung einer Cyanophyceengesellschaft entstanden sind. Im einzelnen unterscheiden wir:

1. *Cyanophyceen*, die aktiv durch ihren Assimilationsvorgang CaCO_3 zur Ausscheidung bringen: *Aphanothece Castagnei*, *Gloeocapsa polydermatica* und *Gloeocapsa biformis*.
2. Ein *Hapalosiphon*, auf dem der Kalk abgelagert wird, und das die einzelnen Teilkonkretionen zusammenhält; außer formbildenden Einfluß ist seine Beteiligung an der Tuffbildung nur passiv.
3. *Chroococcaceen*, die in der Gallerte der oben genannten Algen leben und keine material- und formbildende Bedeutung für die Entwicklung der Tuffe haben.
4. Kalklösende *Chroococcaceen* und kalkfällende Bakterien an den abgestorbenen Hapalosiphonfäden, ihre Mitwirkung an der Tuffbildung ist wahrscheinlich.

Die Mikrophyten der Tuffe des Höhleninnern.

Um den grauen Belag, der die kugel- und pilzförmigen Konkretionen überzieht, und die konzentrischen Kalotten, die sich im Inneren der Kugeltuffe unterscheiden lassen, zu analysieren, wurden die Konkretionen in äußerst verdünnter Salzsäure (0,002 n HCl) aufgelöst. Bei Anwendung höherer Konzentrationen wird jedesmal infolge der Entwicklung grösserer CO_2 -Blasen die feinbauliche Struktur des Rückstandes zerstört, und es bleibt ein nur schwer identifizierbarer Rest übrig. Bringt man dagegen die Tuffe in Salzsäure von der erwähnten Verdünnung, so lassen sich sowohl der äußere Belag als auch die einzelnen Kalotten in Intervallen von sechs bis acht Stunden nacheinander als feine zusammenhängende Schleier abpipettieren. Diese Schleier wurden gewässert und in Methylenblau, M.-safranin, Gentianaviolett oder Carbofuchsin übertragen. Der schleierartige Säurerückstand nimmt die Farbe deutlich an, was den organischen Charakter des Rückstandes wahrscheinlich macht.

In diesem erkennt man zahlreiche zarte, knapp $1\ \mu$ breite Fäden, die manchmal eine Länge von $\frac{1}{10}$ mm haben, aber meistens kürzer sind, was zum Teil auf mechanische Ursachen (Zerreißen, Deckglasdruck) zurückzuführen sein mag. Längere Zeit konnte ich in diesen Fäden keine Einzelheiten entdecken. Erst als ich mich auf die Untersuchung der peripheren Kalotte und des Belages

beschränkte, zeigte es sich, daß diese Fäden Scheiden waren, in denen langgestreckte Zellen in mehr oder weniger großen Abständen lagen. Der ganze Habitus erinnerte weniger an *Oscillatorien* als an *Bakterien*. Um die Einwirkung der Säure auszuschließen, trennte ich mit der Nadel mechanisch einige Stellen des grauen Belags ab. Hier nun fand ich an den Fadenfragmenten Scheiden von 2 bis 3 μ Breite und braunschwarzer Farbe. Behandlung mit HCl pur. und K_4FeCy_6 gab deutliche Blaufärbung. Damit lag es auf der Hand, die vorliegenden Fäden mit *Eisenbakterien* zu identifizieren. Mit Hilfe des Kaliumferro- (und auch des ferri-) cyanids konnte nachgewiesen werden, daß zum mindesten ein Teil des Tuffüberzugs und der dunkler gefärbten Kallotten Eisen enthält. Auch das Sickerwasser der Höhlen gab mit Kaliumferricyanid eine leichte Verfärbung ins Grünblaue. *Eisenbakterien* finden demnach in den Höhlen die nötigen Entwicklungsbedingungen, das Eisen ist hier wahrscheinlich, wie meistens im Kalk und Dolomit, als Oxydulbikarbonat vorhanden. Morphologisch stimmen unsere Fäden mit *Leptothrix ochracea* Kütz. (Cholodny, 1926 Taf. IV Fig. 20) überein.

In dem schleierförmigen Rückstand befinden sich ferner regelmäßig *Microcystis*-ähnliche Kolonien, die in den Formenkreis von *Gloeocapsa biformis* gehören. (vgl. die folgende Beschreibung). In der Gallerte dieser *Chroococcales* treten dann und wann *Ankistrodesmus*-artige Algen auf, deren Zugehörigkeit zu bekannten Algengattungen unklar ist. Sie seien vorläufig als *Dactylocopsis raphidiodides* Hansg. angeführt, obwohl es sich vielleicht gar nicht um Cyanophyceen handelt. Fossile *Aphanothece*-Reste (*Castagnei* und *Nägeli*) erscheinen in den zentraleren Teilen der Kugeln häufiger als an der Oberfläche. Die Bestimmung dieser meist abgestorbenen *Chroococcales* auf Grund morphologischer Merkmale kann natürlich nicht restlos sicher sein. Insbesondere erlauben die Membranreste anderer einzelliger Algen überhaupt keine genaue Identifizierung.

Gloeocapsa biformis Ercegovic var. *microcystoides mihi* (Fig. 2).

Formlose, zarte, wenig zusammenhängende, hellgraubraune Lager bildend, Kolonien vom Habitus *Microcystis*. Zellen kugelig, in hyaliner Gallerte locker nebeneinander liegend. Lagerung der Zellen im Inneren der Kolonien unregelmäßig. An den Randpartien der Kolonien ist manchmal eine reihenförmige Anordnung erkennbar, was für eine Beziehung zu den *Entophysalidales* spricht. Spezialhüllen nur nach längerer Einwirkung basischer Farbstoffe festzustellen, im Inneren der Kolonien zerfließend und undeutlich. Zellen hellblaugrün bis grünlich-oliv, 0,8 bis 1,3 μ , mit Hüllen 2,5 bis 3,5 μ .

Daß diese Alge, die ich wegen der schwachen Ausbildung der Hüllen zunächst in den Formenkreis der unsicheren, ev. zur Gattung *Chlorogloea* gehörenden, aerophytischen *Micro-*

*cystis*arten einzureihen geneigt war, eine *Gloeocapsa* ist, erkannte ich auch bei der Untersuchung einiger mehrere Monate alter Kulturen. Ferner enthielt auch der graue Anflug des Höhlenlehms und der Höhlenwände kleine Kolonien, deren Einzelzellen die für *Gloeocapsa* charakteristischen Hüllen besaßen. Die hier beschriebenen *Gloeocapsa*-Kolonien entstammten dem dunklen Höhleninneren. Bei entsprechenden *Gloeocapsa*-Kolonien, die in der Dämmerungszone der Höhlentore vorkamen, sind die Spezialhüllen etwas leichter erkennbar, bräunlich — bes. am Rande des Lagers — gefärbt, die Zellen wenig oder nicht größer ($0,9$ bis $1,4 \mu$), die Kolonien sind massiger und bestehen aus kugelförmigen Einzelballen. Die Kolonien gehören zu *Gloeocapsa biformis forma dermochroa* (Näg.) Erc. Ob zwischen unserer Varietät und der *forma dermochroa* ein genetischer Zusammenhang besteht, können vielleicht weitere Kulturversuche zeigen.



Fig. 2. *Gloeocapsa biforme* var. *microcystoides*.
Randteil des Lagers. $850 \times$ vergr.

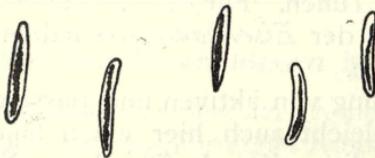


Fig. 3. *Dactylococcopsis raphidioides* (?) $1000 \times$ vergr.

Dactylococcopsis raphidioides Hansg. (?) Fig 3.

1 bis $2,5 \mu$ breit, 6 bis 12μ , meist leicht gekrümmt. Zellenden schwach gekrümmt, ähnlich *D. antarctica* Fritsch oder *hirudiformis* (G. S. West) Geitl. Zellen immer einzeln, niemals zu Kolonien vereinigt. Auffallend ist die distinkte, parallel zur Längsachse lokalisierte Anordnung des Chromatoplasmas, was auch W. et G. West (1898) und G. M. Smith (1918) für *Dactylococcopsis montana* bzw. *acicularis* abbilden. Liegt hier wirklich ein Chromatophor vor, so haben wir es gar nicht mit *Cyanophyceen* zu tun, sondern mit Vertretern der unsicheren *Chlorophyceengattungen* *Dactylococ-*

cus (Näg.) Hansg., *Elakatothrix* Wille oder *Ankistrodesmus* zu tun. Stärke oder Öl konnten bei den vorliegenden Formen nicht nachgewiesen werden. Nach Geitler (1930) wären die mit Chromatophoren versehenen »*Dactylococcopsis*«-arten zu den *Bangiaceen* zu stellen.

Aphanothece Nägelii Wartm. Frémy (1930 A), Crypt. Exot. Taf. IV. Fig. 10. Zellenbreite $4\ \mu$, Länge $7\ \mu$. Kolonien aus wenig (4—12—20) Zellen bestehend. Häufig Nannocytenbildung. Nannocysten $1—1\frac{1}{2}\ \mu$. Polare Ectoplasten wie bei *Aph. caldariorum* Richt. Nannocysten und Ectoplasten sind für *Aph. Nägelii* noch nicht angegeben. Spezialhüllen oft deutlich erhalten, etwa wie bei *Aph. pallida* (Kütz.) Rabh.

Membranfragmente anderer Algen: Halbkugelige Bruchstücke gehören vielleicht zu *Protococcus*, andere Membranreste mit polaren Verdickungsstellen erinnern an *Oocystis*. Nach ihrem mikrochemischen Verhalten erwiesen sich einige Membranreste als Pilzsporenreste, Pilze wurden auf Kotmassen gefunden. In einem Tuff ein Pollenkorn (*Picea*).

Sowohl die bröckeligen Kugeltuffe der Arnleithner Höhle als auch der »Teufelskonfekt« und die »Pilze« der anderen Höhlen (Tafel, Abb. 2—5) hatten den gleichen lebenden und fossilen Mikrophytenbestand, nur vereinzelt war die *Aphanothece*-Komponente häufiger. Der Unterschied ist in erster Linie petrographischer Natur.

Auch hier haben wir uns die Frage vorzulegen, ob die in den Tuffen nachgewiesenen Mikrophyten die Entstehung dieser Tuffe verursachen. Die Verhältnisse sind hier unklarer als bei den oben beschriebenen Tuffen des Höhlentores. Auffallend ist jedenfalls das gemeinsame Auftreten der Gattungen *Aphanothece* und *Gloeocapsa* in allen Tuffen. Für die Annahme einer aktiven Kalkabscheidung seitens der *Eisenbakterien* haben wir keine begründeten Anhaltspunkte.

Die Unterscheidung von aktiven und passiven Kalktuffbildnern kann uns aber vielleicht auch hier einen Hinweis auf die Entstehungsgeschichte dieser Kugeltuffe geben. Nehmen wir an, daß sich an einer Stelle der Höhlenwand einige Kolonien der *Cyanophyceen* und *Bakterien* angesiedelt haben, so sind deren Gallert-hüllen eine Art Speicher des $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ -haltigen Sickerwassers. Durch Verdunstung des kolloidal gebundenen Wassers findet in der Gallerte Kalkabscheidung statt; die lebenden Mikrophyten verbreiten sich dann besonders auf dem Kalkhäutchen, ihrer neuen Unterlage, und der Vorgang wiederholt sich fortlaufend, sodaß allmählich die beschriebenen Kalotten entstehen. Wir hätten dann eine passiv-phytogene Tuffbildung vor uns, bei der die Organismen lediglich die Rolle von Ansammlungs- und Kondensationsflächen der Hydrokarbonatlösung spielen. Ein aktiver CO_2 -Entzug seitens der *Gloeocapsen* und der *Aphanotheceen* würde gegebenenfalls die Wirkung der Verdunstung, d. h.

die Kalkfällung, unterstützen, aber an dem Entstehungsschema nichts grundsätzlich ändern.

Die konzentrische Schichtung der Tuffe in hellere und dunklere Kugelschalen erinnert an periodische Wachstumsvorgänge. Jahreszeitlich bedingte Schichten hat Thunmark (l. c.) in seinen Kalktuffen dadurch nachgewiesen, daß er in bestimmten Horizonten die Assoziation von Frühlingsalgen feststellte. Die dunklen Kalotten unserer Kugeltuffe verdanken ihre distinkte Farbe der Anwesenheit von Eisenbakterien, die in den helleren Zwischenschichten fast völlig fehlen. Also auch hier eine Art Vegetationswechsel wie bei den Thunmarkschen Objekten. Indessen stehen der Annahme, daß der Vegetationswechsel in unseren Tuffen dem jahreszeitlichen Klimawechsel parallel laufe, mancherlei Bedenken gegenüber. Einmal ist der Abstand zweier aufeinanderfolgender dunkler Schichten makroskopisch sichtbar — oft $\frac{1}{4}$ mm —, eine derartig schnelle Volumenzunahme steht im Widerspruch mit dem Wachstumstempo der bekannten Höhlensinter. Außerdem ist zweifelhaft, ob die Jahresperiodizität überhaupt einen Einfluß auf die unter nahezu konstanten Bedingungen lebenden Mikrophyten des Höhleninneren haben kann. Vielleicht entsteht die durch den Vegetationswechsel hervorgerufene Schichtung dadurch, daß in einzelnen Zeiträumen die Sickerwassermengen und damit die Luftfeuchtigkeit des Höhleninnern verschieden ist, was eine Zu- oder Abnahme der Verdunstungsgeschwindigkeit zur Folge hat. Ebenso kann der Gehalt des Sickerwassers an Eisenoxydulbikarbonat Schwankungen unterworfen sein, so daß die zur Chemosynthese benötigten Eisenkarbonate zu verschiedenen Zeiten den Eisenbakterien eine verschieden starke Entwicklung ermöglichen.

Verbreitung der Eisenbakterien in Höhlen.

Während in der Arnleithner Höhle der organische grauschwarze Überzug ausschließlich die kugelförmigen Konkretionen bedeckte, sind in zahlreichen anderen Höhlen der Fränkischen Schweiz große Flächen der Höhlendecke, des Höhlenbodens und der Wände mit einer dünnen, schwarzen Kruste bekleidet. Manche Fels-trümmer, große und kleine Steine erhalten dadurch ein dunkles, erzartiges Aussehen. Die Analyse dieses schwarzen Überzugs ergab — außer einigen *Aphanocapsa*-Resten — auch hier die Anwesenheit von *Eisenbakterien*. Neben *Leptothrix ochracea* handelt es sich hier aber in erster Linie um die dickere *Leptothrix crassa* Chol. (Cholodny, 1926, Taf. 1. Fig. 5). Fadenscheiden mit lebenden, färbbarem Zellinhalt wurden verhältnismäßig selten gefunden, am häufigsten noch in dem schwarzen Staub, der an manchen Stellen dem braunen Höhlenlehm aufgelagert ist, während die schwarze Kruste der Steine und der Wände meistens nur aus

den dunkelbraunen, eiseninkrustierten Scheiden bestand. Aber selbst dort, wo kein lebender Scheideninhalt nachweisbar ist, haben wir es sicher auch mit *crassa*- und *ochracea*-Inkrustationen zu tun, da viele *Eisenbakterien* »überhaupt keine Reste hinterlassen, die unter dem Mikroskop sicher zu erkennen sind. Aus dem Mangel solcher Reste kann also keineswegs auf anorganische Entstehung einer Ablagerung geschlossen werden.« (Pia, 1926).

Das Vorhandensein von *Eisenbakterien* zieht — wie die übrigen Funde zeigen — demnach nicht eo ipso die Entstehung von Kalkkonkretionen nach sich. Zu bemerken ist allerdings die Tatsache, daß die Oberfläche der Felsbrocken und Steine, die mit dem Eisenhäutchen bedeckt waren, nicht selten wulstige Erhebungen und leichte Buckel aufwiesen. Diels (1914) hat an Dolomitwänden ähnliche Modellierungen beschrieben, sie bestehen in »wulstigen oder knolligen Verwölbungen, die durch eine dunklere, mehr graue Farbe sich vom Normalton des besinterten Gesteines abheben; die Entstehung dieser Geschwulste ist mir nicht klar geworden, eventuell liegt eine Sinterung um Staubteilchen herum vor«.

Der schwarze Überzug der Höhlenwände ist in der speläologischen Literatur gelegentlich schon besprochen worden. Raisz erzählt (1807), daß diese Schicht das Papier wie Ofenruß braun färbt und kam deswegen zu der Annahme, daß die Höhlen durch Feuer entstanden seien. Kyrle (1923) schildert den düsteren Eindruck, den derartige schwarzwandige Höhlen machen. Feuer- und Fackelrauchwirkung hält er für ausgeschlossen — wir haben diese Möglichkeit wegen des spezialisierten Vorkommens des Überzugs auf den Kugeltuffen, wegen seines massenhaften Auftretens an den Höhlenwänden in selten begangenen Höhlen und wegen des positiven Eisennachweises gar nicht diskutiert. Kyrle schreibt weiter (l. c.), daß es bisher noch nicht gelungen sei, die Zusammensetzung dieses Überzuges einwandfrei festzustellen, »es macht aber den Eindruck, daß er sich nur in Höhlenteilen findet, in welche durch Deckenspalten pflanzliche Substanzen von Tag aus eingeschwemmt werden können, die dann einen nicht näher bekannten Umwandlungsprozeß durchmachen.« Vielleicht beziehen sich auch die von M. Schlosser (1909) erwähnten »feinen, dunkelgefärbten Lager von kaum meßbarer Dicke« in der Tischoferhöhle bei Kufstein auf entsprechende Überzüge, die als Ablagerungen von Verwitterungsstoffen, die durch Algen hervorgerufen seien, gedeutet wurden.

Neuerdings hat nun Dudich (1932) in seiner soeben erschienen Arbeit, die mir nach Abschluß meiner Untersuchung bekannt wurde, die Frage nach der Natur dieses Überzugs wieder in Angriff genommen. Auch Dudich wies in der Baradla-Höhle die beiden Eisenbakterien in der schwarzen Schicht nach. Unsere Feststellungen erlauben daher den Schluß, daß diese

chemosynthetisch-assimilierenden Organismen in Höhlen eine viel weitere Verbreitung haben und vielleicht, da Kalkstein und Dolomit regelmäßig eisenführend sind, in den meisten Tropfsteinhöhlen vorkommen und zur Bildung der schwarzen Beläge führen. — Wie schon in der Einleitung bemerkt, hält Dudich die Höhlensinter nicht für biologisch wichtig, erwägt daher auch gar nicht die Möglichkeit einer biogenen Entstehung dieser Sinter. Spezielle Algenuntersuchungen wurden nicht durchgeführt. Da *Eisenbakterien* allein offenbar nicht die ausgeprägt geformten, kugelförmigen Sinter erzeugen, so scheint es, daß die in den Tuffen mit ihnen vergesellschaftet auftretenden *Chroococcaceen* für die Sinterbildung verantwortlich zu machen sind. Welche biologische Rolle in dem *Leptothrix-Chroococcaceen*-Konsortium die Eisenbakterien spielen — und damit auch wieder bei der Tuffbildung —, soll im folgenden Abschnitt erörtert werden.

Das Vorkommen autotropher und grüner Pflanzen in Höhlen.

Der Nachweis blaugrüner *Cyanophyceen* auf der Oberfläche der Sinter im Höhleninneren ist eine biologisch wohl noch interessantere Tatsache als die biogene Sinterbildung selbst. Eine Anzahl Autoren postulieren von vornherein die Abwesenheit grüner Organismen im Höhleninneren. Die Untersuchungen von Lämmermayr (1911 ff.), Morton (1925), Zmuda (1915) galten in erster Linie der Feststellung des dem Lichtabfall in Höhlentoren parallel laufenden Assoziationswechsels bis zu den Stellen, an denen wir am Felsen gerade noch die grünen Anflüge von Algen zu erkennen vermögen. Morton hat seine eigenen Untersuchungen und die früheren Angaben anderer Autoren in seinen »Höhlenpflanzen« (1925) zusammengestellt und kritisch verarbeitet. Zu der Pflanzengesellschaft der Dämmerungszonen gehören auch die Algen unserer Plättchen-Sinter. — Auch über das natürliche Vorkommen von Pflanzen in dunklen Lebensräumen liegen einige Angaben vor. Wir sehen hier selbstverständlich von den heterotrophen Pilzen und Bakterien ab. Bouilhac (1898) fand *Nostoc punctiforme* in völliger Dunkelheit, Negri (1920) erwähnt ein aus 275 cm Tiefe einer Höhle stammendes Moos. Nach Morton traf Maheu in absoluter Finsternis wachsend nicht nur Blaualgen und Flechten, sondern auch *Polypodium* und *Potentilla*.(?) Dem gegenüber heben andere Speläologen immer wieder das Fehlen von Algen hervor, so auch Dudich in seiner trefflichen Höhlenbiologie, betont allerdings, daß gerade hier die Arbeit eines Algenologen einzusetzen habe.

Eine Deutung des Vorkommens grüner Pflanzen im Höhleninneren gibt Morton im Anschluß an die Angaben Negri. Es

wäre denkbar, daß auch an solchen Stellen, an denen unser Auge kein Licht mehr wahrnimmt, an denen also auch eine Lichtmessung mit Hilfe der in der Höhlenbiologie angewandten Graukeilmethode nicht mehr möglich ist, noch Lichtspuren vorhanden seien. Das Licht könnte vom Höhleneingang her durch Reflexion an den häufig feuchten Wänden oder von Tag her durch das zerklüftete und poröse Gestein der Höhlendecke bis an einzelne Stellen des Inneren dringen. Einige Photoplatten (Agfa-Chromo-Iso-Rapid), die ich in der Nähe der Konkretionen aufstellte, zeigten indessen keine photochemische Veränderung. Trotzdem müssen diese Untersuchungen auch mit ultrarot-empfindlichen Platten wiederholt werden, um die schon von Hamann (1896) geäußerte Vermutung zu überprüfen, nach der es in den Höhlen für uns unsichtbare Strahlen gäbe. Die Frage also, ob im Höhleninneren Lichtspuren vorkommen, die die Empfindlichkeit unseres Auges und die der Photoplatte unterschreiten, oder Strahlenarten, für die wir kein adäquates Sinnesorgan haben, ist noch nicht geklärt. Sollten wirklich solche Lichtspuren bzw. solche Strahlen im Höhleninneren nachweisbar sein, so müßte dann noch gezeigt werden, daß diese Strahlen auch die Photosynthese der Blaualgen noch ermöglichen. — Leuchtende Pilze als Lichtlieferanten für die grünen Höhlenpflanzen anzusprechen — wie es Maheu tat —, kann schon deswegen keine allgemeine Bedeutung haben, da in den meisten Fällen höchstens einige Pilzhyphen gefunden wurden.

Vielleicht kann man aber von einer anderen Seite her an das Problem der grünen Höhlenpflanzen herankommen. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen und ernährungsphysiologischer Versuche an *Cyanophyceen* wissen wir, daß unter bestimmten Kulturbedingungen manche Blaualgen bei völligem Lichtabschluß am Leben bleiben und ihre Farbe behalten. Für verschiedene Gattungen der *Nostocales* haben diese Tatsache mehrere Autoren feststellen können, so Hansgirg (1887) für *Oscillatoria*, Zacharias (1890) für dieselbe Gattung und für *Scytonema*, Bouilhac (1898) für *Nostoc*, Pringsheim (1913) für *Nostoc* und *Oscillatoria*. Auch *Chroococcaceen* können in gleicher Weise im Dunkeln weiterleben, was Hegler (1901) an *Aphanothece* und Brunthaler (1909) an *Gloeothece* zeigen konnten. Die Anwesenheit organischer Nährstoffe ist in den meisten Fällen Voraussetzung für das Gedeihen der *Cyanophyceen* bei Lichtmangel. Die Blaualgen scheinen damit von ihrer ursprünglichen autotrophen Lebensweise zur heterotrophen überzugehen. Dem widersprechen aber die Befunde von Boresch (1913) und Schindler (1913), wonach sogar Neubildung von Chlorophyll und Phycocyan auch im Dunkeln stattfindet, wenn nur den *Cyanophyceen* ausreichende Mengen gebundenen Stickstoffs geboten werden.

Besteht hiernach tatsächlich die Möglichkeit, daß unter gewissen Ernährungsverhältnissen eine Anzahl *Cyanophyceen* zur Neu-

bildung ihrer Assimilationspigmente auch im Dunkeln befähigt sind, so könnte man sich die Anwesenheit unserer *Chroococceen* im Höhleninneren erklären, wenn sich organische Stoffe oder Stickstoffverbindungen in der Nähe der Blaualgen nachweisen ließen. Vielleicht enthält das Sickerwasser Spuren organischer Verbindungen oder Spuren von Nitraten oder Ammoniumsalzen. Untersuchungen hierüber habe ich nicht angestellt.

Nun aber leben, wie wir sahen, die *Chroococceen* unserer Höhlentuffe vergesellschaftet mit *Eisenbakterien*. Sollte man hier nicht annehmen, daß die autotrophen *Eisenbakterien*, die durch Oxydation der Ferro- zu Ferri-Verbindungen die Betriebsenergie zur Chemosynthese ihres Protoplasmas gewinnen, die Produzenten des Nährmediums sind, auf dem die *Chroococceen* gedeihen können? Finden doch diese Algen in den absterbenden und abgestorbenen *Leptothrix*zellen die organischen und die Stickstoffverbindungen, die nach Boresch und Schindler die Bildung der Assimilationspigmente im Dunkeln ermöglichen. Ob die *Chroococceen* damit ganz zu heterotrophen, bakterienähnlichen Saprophyten geworden sind, erscheint mir zweifelhaft; wir müßten dann ihre Farbstoffe als funktionslos gewordene Rudimente ansehen. Da aber diese Pigmente dauernd eine Neubildung erfahren — denn unsere Höhlenalgen leben sicher schon jahrelang in der Höhle —, ist die Deutung als Rudimente nicht ganz befriedigend.

Das Wechselverhältnis zwischen den *Eisenbakterien* und den *Cyanophyceen* unserer Tuffe bedarf daher noch einer weiteren Klärung. Es sei in diesem Zusammenhang aber darauf hingewiesen, daß schon Cholodny (1922, 1926) symbiotische Beziehungen zwischen Algen und Eisenbakterien aufgedeckt hat. Auch Seckt (1922) fand im Plankton Argentiniens ein Konsortium, das aus *Leptothrix ochracea* und *Dactylococcopsis raphidioides* (vgl. S. 27) bestand. Wenn auch diese Angaben noch kein Beweis für unsere Annahme ist, so zeigen sie doch, daß die ernährungsphysiologischen Prozesse bei den Eisenbakterien und bei den Algen die Voraussetzung für ein enges Zusammenleben dieser Organismen und für ein Abhängigkeitsverhältnis abgeben.

Abschließend können wir nun die Tuffbildung im Höhleninneren, im Gegensatz zu der im Höhleneingang (vgl. S. 25), auf das folgende Schema bringen:

Eisenbakterien, Vertreter der Gattung *Leptothrix*, sind in den meisten Fränkischen Höhlen vorhanden und bekleiden mit ihren Ablagerungen kleinere oder größere Flächen des Höhlenbodens, der Decke und der Wände. An manchen Stellen sind sie — bes. *L. ochracea* — mit einigen *Chroococceen* vergesellschaftet, die vielleicht in ihrer ganz oder teilweise heterotroph gewordenen

Ernährung von der Gegenwart der autotrophen Eisenbakterien abhängig sind.

Diese Chroococcaceen (S. 26—28) erzeugen dann—entweder aktiv durch physiologische Kalkfällung oder passiv, indem sie Kondensationsflächen des Hydrokarbonat-führenden Sickerwassers darstellen — die kugelförmigen, konzentrisch aufgebauten Tuffe des Höhleninneren.

Literatur.

- BACHMANN, E., (1915). Kalklösende Algen. Ber. dtsh. bot. Ges. XXXIII, 1
- BECKER, B., (1924/5). Z. Kenntn. d. Tropfsteine. Speläol. Jahrb. V, VI.
- BEGER, H., (1928). Atmophyt. Moosdiatom. in d. Alpen. Vierteljahresschr. d. naturf. Ges. Zürich. LXXIII. Festschr. H. Schinz.
- BORESCH, K., (1913). Die Färbung d. Cyanoph. u. Chloroph. in i. Abhängigk. v. Stickstoffgehalt des Substr. Jahrb. wiss. Bot. LII.
- (1921). Kompl. chrom. Adaptation. Arch. f. Protistenk. XLIV.
- BORZI, (1917). Studi sulle mixofic. N. Giorn. bot. ital.
- BOUILHAC, R., (1898). Sur la végétation d'une plante verte à l'obscurité absolue. Compt. rend. Acad. sc. Paris. CXXVI.
- BRAND, F., (1900). Der Formenkreis v. Gloeocapsa alp. Näg. Bot. Centralbl. XXI.
- BRAND, F. — STOCKMAYER, S., (1925). Analyse der aerophilen Grünalgenanflüge, insbes. d. proto-pleurococcoiden Formen. Arch. f. Protistenkunde LII.
- BRUNNTHALER, J., (1909). Der Einfluß äußerer Faktoren auf Gloeotheca rupestris. Sitz. ber. d. Ak. d. Wiss. Wien. Nat. wiss. Klasse. CXVIII.
- CHOŁODNY, N., (1922) Eisenbakterien u. ihre Bezieh. z. Algen. Ber. dtsh. bot. Ges. XL.
- (1926) Eisenbakterien. Pflanzenforsch. herausgeg. Kolkwitz. Heft 4. Jena.
- COHN, F., (1863). Algen d. Karlsb. Sprudels m. Rücks. auf d. Bild. d. Sinters. Abh. schles. Ges. vaterl. Cultur. H. 2. Breslau.
- DIELS, L., (1914). Algenveg. d. Südtiroler Dolomitenriffe. Ber. dtsh. bot. Ges. XXXII, 7.
- DUDICH, E., (1932). Biologie d. Aggteleker Tropfsteinhöhle »Baradla« in Ungarn. Spel. Monograph. herausgeg. v. Kyrle. XIII. Wien.
- ERCEGOVIC, A., (1925). Litofitska vegetacija vapnenaca i dolomita. Acta bot. r. unvers. Zagrebensis. I.
- FORTI, A., (1907). Sylloge Myxophycearum in de TONI Syll. Alg. omn. h. cogn.
- FRÉMY, P., (1925). Essai sur l'écologie des algues saxicoles aériennes et sub-aériennes. Nuova Notarisia. XXXVI.
- (1930). Les Stigonemacées de la France. Publ. de la Rev. alg. Paris.
- (1930 A). Les Myxophycées de Madagascar. Annales de Cryptogamie exotique. III, 4.
- GAMS, H., (1921). Übersicht d. organogenen Sedimente nach biol. Gesichtspunkten. Naturw. Wochenschr. XX.
- GARWOOD, E., (1914). On the important part played by calcareous algae at certain geol. horizons. Geol. Mag. Dec. 5. Bd. X. London.
- GEITLER, L., (1925). Cyanophyceen, in Süßwasserfl. (Pascher) H. 12. Jena.
- (1925 A). Neue u. wenig bekannte Cyanophyceen. Arch. f. Protistenkunde. LI.

- (1930/31/32). Cyanophyceen, (Blaualgen) in Rabenhorsts Kryptogamenflora Deutschlands, Oesterreichs u. d. Schweiz. Bd. 14. Leipzig.
- HAMANN, O., (1896). Europäische Höhlenfauna. Jena.
- HANSGIRG, A. Physiologische u. algologische Studien. Wien.
- HEGLER, R., (1901). Unters. ü. d. Bau d. Phycochromaceenzelle. Jahrb. wiss. Bot. XXXVI.
- HEERING, W., (1914). Chlorophyceen, in Süßwasserflora. (Pascher) H. 6. Jena.
- HUSTEDT, F., (1922). Bacillariales aus Schlesien. I. Ber. deutsch. bot. Ges. LX.
- (1930). Kieselalgen, in Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland. Band 7. Lzg.
- KOLBE, W., (1932). Grundlinien einer allgem. Oekologie d. Diatomeen. Ergebn. d. Biol. Bd. VIII. Berlin.
- KOLKOWITZ, KOLBE, (1923). Kalktuffbildung bei Grünalgen. Ber. deutsch. bot. Ges. LXI.
- KURCK, C., (1922). Kalktuffen vid Benestad. Skanes Naturskydds-förenings Arsskrift.
- KYRLE, G., (1923). Grundriß der theor. Speläologie. Spel. Mongr. herausgeg. v. Kyrle. Bd. I. Wien.
- LAEMMERMAYR, L., (1911/13/15). Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschrift Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse. LXXXVII ff.
- LAMPERT, E. Tiere und Pflanzen der Jetztzeit in Schwäb. Höhlen. Mitteil. kgl. Naturalienkabinet Stuttgart. LX.
- LAUTERBORN, R., (1922). Kalksinterbildung an den unterseeischen Felswänden des Bodensees u. ihre Biologie. Mitteil. bad. Land.vereins f. Naturkunde u. Naturschutz. VIII.
- MORTON, F., (1925). Höhlenpflanzen. Spel. Monogr. herausgeg. v. Kyrle. Bd. V. Wien.
- MORTON-GAMS H., (1921). Pflanzliche Höhlenkunde. Ber. d. Bundeshöhlenkommission.
- NADSON, G. Einfl. d. Lichtstärke auf d. Färbung d. Algen. Bull. imp. jard. Petersburg.
- NAUMANN, E., (1928). Über den Begriff »Eisenorganismus«. Ber. deutsch. bot. Ges. XLVI.
- NEGRI, G., (1920). Su un muscu cavernicolo. Rend. d. R. Acc. b. Lincei. XXIX. Rom.
- PIA, J., (1926). Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin.
- PRAT, (1925). Das Aeroplankton neueröffneter Höhlen. Zentrbl. Bakt. LXIV.
- PRINGSHEIM, E., (1914). Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. XII.
- PRINTZ, H., (1921). Subaerial algae from south Africa. Kgl. Norske Videnskab. Selskab Skrifter 1920 Nr. 1.
- RABENHORST, L., (1864/68). Flora europ. Algarum. Leipzig.
- RAISZ, (1870). Topographie des Königreichs Ungarn. herausgeg. v. Bredeztzky.
- RICHTER, A. v., (1912). Farbe und Assimilation. Ber. deutsch. bot. Ges. XXX.
- ROTHPLATZ, A. Über die Kalkalgen im Obersilur Gottlands. Sverig. Geol. Undersögn. Ser. Ca. Nr. 10. Stockholm.
- SCHADE, F., (1922). Die kryptogamischen Pflanzengesellsch. an den Felswänden d. sächs. Schweiz. Ber. deutsch. bot. Ges. IL.
- SCHINDLER, R., (1913). Über den Farbwechsel d. Oscillarien. Ztschr. f. Bot. V.
- SCHLOSSER, M., (1909). Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. Abh. kgl. bayr. Akad. Wiss. 2. Kl. XXXIV. München.

- SCHROEDER, B., (1914). *Melosira Roeseana*, eine leuchtende Bacillariacee. Ber. dtsch. bot. Ges. XXXIV.
- SECKT, H., (1922). Estudios hidrobiologicos en la Argentina. Schizophyceen. Bol. Acad. Nac. de cienc. de Cordoba. XXV.
- SMITH, G. Trans. Wisc. Acad. Sc. XIX.
- THUNMARK, S., (1926) Bidr. till kannedomen om recenta kalktuffer. Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar. XXXXVIII. 4.
- WEST, W. & G. W., (1898). Notes on freshwater alga. Journ. of Bot. XXXVI.
- WEST, W. & G. W., (1904/23). Monograph of the british Desmidiaceae. London.
- ZMUDA, A. Über die Vegetation der Tatraer Höhlen. Bull. de l'ac. des sc. de Cracovie, classe m. n.
- ZACHARIAS, E., (1890). Über die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg. XLIII.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig](#)

Jahr/Year: 1929-1932

Band/Volume: [56-59](#)

Autor(en)/Author(s): Magdeburg Paul

Artikel/Article: [III. Abhandlungen Organogene Kalbkongretionen in Höhlen 14-36](#)