

# EXPERIENTIA

Vol. III - Fasc. II

Pag. 429-468

15. XI. 1947

## Speologie (Zoologische Speologie)

Von P. A. CHAPPUIS<sup>1</sup>, Cluj (Klausenburg)

Die moderne Speologie<sup>2</sup> oder Höhlenwissenschaft befaßt sich mit allen die Höhlen betreffenden Fragen<sup>3</sup>. Es ist ein verhältnismäßig neues Gebiet, besonders der Zweig der sich mit den in Höhlen lebenden Tieren beschäftigt.

Anfänglich von einzelnen Liebhabern betrieben, die sich nur ganz speziellen Studien widmeten, fand sie in dem von E. G. RACOVITZA 1920 gegründeten speologischen Institut in Cluj ein Heim, in welchem Forscher gut ausgerüstete Laboratorien und eine reiche Bibliothek vorfinden können. Da der Leiter und das wissenschaftliche Personal Zoologen sind, ist die Forschungsrichtung am Institut hauptsächlich auf diesem Gebiete tätig. Sie stellten sich zur Aufgabe, erst eine möglichst vollständige Übersicht über alle in Höhlen lebenden Tiere aufzustellen und erst dann, wenn die Höhlen als faunistisch gut bekannt gelten können, zu speziellen Fragen überzugehen.

Es gibt in der zoologischen Speologie zwei prinzipielle Richtungen. Während die eine, die wir extensive Speologie nennen wollen, eben die Aufstellung eines Faunenkatalogs als Erstbedingung für spätere Arbeiten befürwortet, betrachtet die andere, die intensive Speologie, jede Höhle als ein Individuum, das in einzelne Biotope zerfallend, monographisch bearbeitet werden sollte. Beide Richtungen haben ihre Berechtigung, es scheint mir aber, daß die extensive Speologie vorläufig viel fruchtbringender ist als die intensive, da

durch den Überblick, den wir auf die Höhlenfauna erhalten, mehr allgemeine Schlußfolgerungen gezogen werden können.

Das Programm des Instituts für Speologie in Cluj ist darum, aus möglichst vielen Höhlen in allen Weltteilen möglichst viel Material zusammenzutragen, das später in großen Serien, nebst allen erhältlichen biologischen Angaben, den Spezialisten zur Bearbeitung nach einheitlichen Gesichtspunkten übergeben werden kann.

So wurden bis 1940, dem Datum, an welchem durch den zweiten Weltkrieg jede Forschungstätigkeit schwer behindert wurde, mehr als 1100 Höhlen in mehr als 1400 Höhlenbesuchen erforscht. Die Resultate der das erbeutete Material bearbeitenden Spezialisten wurden unter dem Sammeltitel *Biospeologica* in den «Archives de Zoologie expérimentale et générale, Paris» in 67 Arbeiten veröffentlicht (etwa 6000 Druckseiten), die jedoch nur einen kleinen Teil des gesammelten Materials enthalten.

Nur wer schon selbst in die Berge zog, um Höhlen zu besuchen und zu durchforschen, weiß, wieviel Vorbereitung, Mühe und Schweiß in diesen 1400 Höhlenbesuchen steckt. Die Arbeit hat sich aber auch gelohnt, denn die von den Spezialisten veröffentlichten Resultate enthalten den Anfang einer großen Synthese des subterranean Lebensraumes.

Als erstes Resultat ist die Erkenntnis zu nennen, daß viele der in Höhlen lebenden Tiere Relikte sind, d. h. lebende Fossilien aus früheren Zeiten.

Zwar wußte man schon vorher, daß in den Höhlen Relikte lebten, aber in welchen Gruppen solche in größerer Anzahl zu finden waren, woher sie stammten, ob sie sich in der langen Zeit ihres unterirdischen Lebens verändert hätten und viele andere Fragen noch, konnte man nur teilweise und ungenau beantworten.

Zuerst müssen wir präzisieren, was ein Relikt ist. Es sind dies Tiere, die uns aus vergangenen geologischen Perioden erhalten geblieben sind. Ihre Verwandten sind ausgestorben, so daß sie allein dastehen, gleich einem 100jährigen Menschen, der seine Kinder und eventuellen Kindeskinder überlebt und als Fremder unter Fremden weilt. Selbstverständlich gibt es nicht nur in Höhlen solche Relikte. Im Meere z. B. leben

<sup>1</sup> Subdirektor des Speologischen Instituts der Universität Cluj (Rumänien).

<sup>2</sup> Von *ονέος* = Höhle; diese Bezeichnung ist dem Ausdruck Speläologie vorzuziehen, da sie kürzer und leichter auszusprechen ist.

<sup>3</sup> Zur genaueren Information können folgende Abhandlungen dienen:

P. A. CHAPPUIS, Methodik der Erforschung der subterraneen Fauna in: *Hb. biol. Arbeitsmeth.* (Hg. v. E. ABDERHALDEN), Abt. IX, Teil 7, 161ff. (Wien u. Berlin 1930). — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer (in: A. THIENEMANN, *Die Binnengewässer*, Bd. III, Stuttgart 1927).

R. JEANNEL, *Faune cavernicole de France* (*Encyclopédie entomologique*, VII, Lechevalier, Paris 1926). — *Les fossiles vivants des cavernes* (*L'avenir de la Science, nouvelle série*, No 1, Gallimard, Paris 1943).

G. KYRLE, *Grundriß der theoretischen Speläologie* (in: *Speläologische Monographien*, Wien 1923).

E. G. RACOVITZA, *Essai sur les problèmes biospéologiques* (*Biospeologica I, Arch. Zool. exp.*, 4me sér., Tome 6 [1907]).

B. WOLF, *Animalium Cavernarum Catalogus* (W. Junk, s'Gravenhage 1934—1937).

einige Tiere, die seit Millionen Jahren sich nicht mehr verändert haben. Sie überlebten die Jura- und Kreideperioden, sahen die Ammoniten die Meere bevölkern und wieder verschwinden, wie auch die großen Saurier sich aus kleinen Anfängen zu ungeahnter Größe entwickeln und wieder gehen. Sie selbst blieben klein, vermehrten sich nicht übermäßig, lebten wie kleine Rentner bescheiden in ihrem Wirkungskreis und machten nie großes Aufsehen.

Die Wassertiere sind viel konservativer als die terrestrischen, wir finden deshalb auf der festen Erde weniger alte Relikte. Erstens deshalb, weil sie erst später entstanden sind, dann auch, weil auf der Erdoberfläche die Lebensbedingungen sich mehr ändern als im Wasser, besonders in den Meeren. Dort herrscht in gewisser Tiefe ein Klima, das sehr gleichmäßig ist. Keine Regen- oder Trockenperioden, Zeiten übermäßiger Wärme oder Kälte. Die Übergänge sind weniger schroff und Strömungen sorgen für eine weite Verbreitung, so daß, wenn an einem Ort die Lebensbedingungen unhaltbar werden, an anderen Orten die schlechte Periode überstanden werden kann. Auf der Erde sind Ausbreitungen und Wanderungen schwieriger, da sie aktiv, sozusagen auf eigenen Füßen vorgenommen werden müssen. Diese Wanderungen, Ausbreitungen können nicht einmal nach Belieben vor sich gehen, denn Tiere, die in feuchten Wäldern leben, können nur in solchen, also Gebirgen entlang wandern; Tiere, die Trockenheit vorziehen, nur in ebenen und trockenen Landstrichen sich ausbreiten. Anders steht es natürlich um die fliegenden Insekten, ihnen stehen selten unüberwindliche Schranken entgegen.

Unter den Relikten, speziell solchen aus Höhlen, finden wir aber keine solchen, die Flügel haben. Allerdings hatten die Höhlenkäfer einmal, vor Zeiten, die Fähigkeit, zu fliegen. Sie haben sie aber verloren, ihre Flügeldecken sind zusammengewachsen und die Flügel zu unbrauchbaren Häutchen entartet.

Die terrestrischen Relikte brauchen, um die ungünstigen Klimaperioden überstehen zu können, einen Ort, wo die Klimaveränderungen der letzten geologischen Perioden sie nicht erreichen konnten. Dieser Ort waren die Höhlen. In diesen sind die täglichen wie auch die jährlichen Temperaturschwankungen unmerklich. Nur in Höhlen und im Erdboden finden wir Klimabedingungen, wie sie das Meer bietet, also bei nahe konstante Temperaturen und konstante Umwelt. Nun sind aber die Höhlen meist feucht und kalt, die Höhlentiere, und daher die Relikte, rekrutieren sich deshalb vorzugsweise aus Tiergruppen, die schon während ihres rein oberirdischen Existenzabschnittes feuchte, kühle Orte liebten.

Wir finden in den Höhlen natürlich allerhand Zwischenstadien zwischen dem alten Relikt, das keine Verbindung mehr mit der Oberwelt hat, und dem Tier, das, obwohl es schon als Relikt bezeichnet wer-

den kann, doch noch oberirdisch auftritt. Es möge dies an Beispielen gezeigt werden.

In den Höhlen am Nordrand des Mittelmeeres wie auch in einigen weiter landeinwärts gelegenen finden sich die Höhlenheuschrecken, die den Gattungen *Dolichopoda* und *Troglophilus* angehören. Sie bewohnen die Höhleneingänge wie auch die Tiefe im Innern der Höhlen, wo sie auf Insekten Jagd machen. Denn sie sind Allesfresser, die jedoch Fleisch besonders gerne haben. Sie wurden von CHOPARD<sup>1</sup> bearbeitet.

Wie steht es nun mit der Verwandtschaft dieser Heuschrecken? Beide Gattungen sehen sich ziemlich ähnlich, zeigen aber gar keine Verwandtschaft mit den andern Heuschrecken der europäischen Fauna, sondern es sind die *Dolichopoda* mit den in amerikanischen Höhlen lebenden *Hadenoecus* und die *Troglophilus* mit den asiatischen *Raphidophora*, die auch höhlenbewohnende Arten aufweisen, verwandt. Die Verwandtschaft unserer zwei Gattungen und ihre diskontinuierliche Verbreitung in Europa zeigen, daß es sich hier um Tiere handelt, die früher große Gebiete bewohnt haben mußten. Heute sind die *Dolichopoda* stellenweise in Nordostspanien, Südfrankreich, Korsika, Italien und Sizilien, Dalmatien, Korfu, Griechenland, im westlichen Kleinasien und im Kaukasus zu finden, die *Troglophilus* aber in den Ostalpen, Dalmatien, Serbien, Gegend von Otranto in Italien, Griechenland, Kreta und Kleinasien. Besonders ihr Vorkommen in Korsika und Kreta geben uns einen Hinweis auf die Zeit, zu welcher sie im mediterranen Europa weit verbreitet sein mußten, denn sie konnten diese Orte nur besiedeln, bevor sie Inseln wurden, da unsere Tiere vollständig flügellos sind.

Wenn wir nun bei den Geologen nachfragen, wann Kreta aufhörte, ein Teil des großen ägäischen Kontinente zu sein, das Kleinasien über die griechischen Inseln mit dem europäischen Festland verband, so müssen wir weit in die Tertiärperiode zurückgehen, in die Zeit des Pliozäns. Die Wirbeltierfauna, die uns als Fossilien aus dieser Zeit erhalten blieb, zeigt, daß das damalige Klima noch warm, ja beinahe tropisch war, denn es lebten auf diesem ägäischen Festland Affen, elefantenähnliche Mastodonten und Dinothieren, dann Rhinoceros und Giraffen, hyänenähnliche Tiere, und das furchtbare Raubtier, der säbelzähnige Tiger.

Korsika löste sich erst später, am Ende der Tertiärperiode, vom Kontinent ab, aber die Verwandtschaft der auf dieser Insel lebenden *Dolichopoda* mit den amerikanischen Höhlenheuschrecken zeigt uns, daß sie auch im Pliozän in Europa vorhanden sein mußten, denn nach dieser geologischen Periode bricht jede Landverbindung mit Nordamerika ab.

Wir wissen nun, daß unsere Höhlenheuschrecken gegen das Ende der weit zurückliegenden Tertiärperiode in einem warmen, feuchten Klima große Ver-

<sup>1</sup> L. CHOPARD, Arch. Zool. exp. 74, 263 (1931-33).

breitung in Europa genossen. Wie ist es ihnen aber seither ergangen?

In der auf das Tertiär folgenden geologischen Periode kühlte sich das europäische Klima ab, es kamen die Eiszeiten, die an vielen Orten unseres Heuschrecken das Leben unmöglich machten. Zwar gab es in der Mittelmeergegend keine Gletscher, die die Berge mit Eis überzogen, aber die Winter werden gewiß streng gewesen sein, so daß die Tiere, um sich den Unbilden der Witterung zu entziehen, sich während dieser Jahreszeit in den Boden, d. h. Felsspalten und Höhlen verziehen mußten. Während der großen Vereisungen muß das Klima noch feucht gewesen sein, zur Zeit der Interglazialzeiten aber war es trocken. Da gewöhnten sich die Tiere, auch den Sommer über in den Höhlen zu bleiben. Zwar mußten sie dort auf die Wärme verzichten, diese ist aber keine so absolute Notwendigkeit wie die Feuchtigkeit. An besonders vorteilhaften Orten, z. B. in Wäldern, behielten sie ihre oberirdischen Gewohnheiten bei, sie verkrochen sich während des Tages und kamen erst in den warmen Sommernächten heraus und gingen der Nahrungssuche nach.

Leider haben wir, wie übrigens von den meisten Insekten, keine fossilen Reste von Heuschrecken, die die hier wiedergegebenen Vermutungen bestätigen könnten. Das älteste Dokument, das wir über diese Tiere haben, ist eine Zeichnung aus dem Magdalénien, die in einem Bisonknochen eingeritzt ist. Der Fund stammt aus der Grotte des Trois Frères in Südfrankreich. Das seltsame ist nun, daß das abgebildete Tier alle charakteristischen Merkmale der Gattung *Troglophilus* aufweist, die, wie wir gesehen haben, nicht in Frankreich vorkommt, sondern erst vom Trentin und Istrien an ostwärts auftritt. Es liegt somit die Vermutung nahe, daß noch während des Magdalénien, also während der großen Würm-Eiszeit, die mehr als 20000 Jahre weit zurückliegt, *Troglophilus* in den Höhlen Südfrankreichs existiert hat und später aus irgendeinem Grunde ausgestorben ist.

Die Höhlenheuschrecken stehen mit ihrer seltsamen Verbreitung und Verwandtschaft mit amerikanischen Arten nicht allein da. Unter den Tausendfüßlern gibt es eine alte, nur in den Höhlen der Pyrenäen wohnhafte Gattung, *Typhloblaniulus*, die vollständig blind ist. Sie gehört der Familie der *Blaniulidae* an, die viele Tiere umfaßt, die an feuchten Orten in der Erde oder unter Steinen den Tag verbringen, um nachts auf Nahrungssuche zu gehen. Diese besteht aus allen möglichen Abfallstoffen tierischer oder pflanzlicher Herkunft. Viele *Blaniulidae*, die auf der Erdoberfläche leben, sind mit Augen versehen, wieder andere sind blind; den Höhlentieren jedoch fehlen durchwegs die Augen. Über die Verbreitung der Familie sind wir ziemlich gut unterrichtet. Die Mehrzahl der Gattungen und Arten leben in Westeuropa, einige, besonders die Ubiquisten unter ihnen, finden sich auch in Mittel- und Nordeuropa. Eine Art wurde sogar in Nordamerika

eingeschleppt und konnte sich dort halten. Die nächsten Verwandten der *Blaniulidae* sind nun nicht in Europa sondern in Nordamerika zu Hause, es sind die *Paraiuliden*. Eine zu den *Blaniulidae* gehörende Gattung, *Isobates*, lebt sogar auf beiden Kontinenten, es sind dies aber reine Bewohner der Erdoberfläche.

Die Arten der Gattung *Typhloblaniulus* sind, wie schon gesagt, meist auf die Pyrenäen beschränkt, und zwar findet man sie dort in jeder Stalaktithöhle. Sie sind ein charakteristisches Element der Fauna dieser Gebiete. Außerhalb der Pyrenäen kennt man noch eine Art aus einer Höhle in den benachbarten Cevennen und eine weitere, nicht in Höhlen lebende Art, auf Sardinien. Das Vorhandensein einer engeren Verwandtschaft mit nordamerikanischen Arten einerseits und die Existenz einer Art der Gattung auf Sardinien anderseits zeigt uns, daß, wie die Höhlenheuschrecken, *Typhloblaniulus* ein Relikt aus der Tertiärzeit ist.

Noch eine weitere interessante Eigenschaft der Höhlentiere wurde festgestellt. Es ist dies, daß bei vielen die Geschlechtsreife später eintritt als bei den oberweltlichen Tieren. Das Alter der Tausendfüßler kann an der Anzahl der Körpersegmente, die sie besitzen, erkannt werden. Nun ist festgestellt worden, daß bei den in Höhlen lebenden Arten die Reife erst bei einer größeren Segmentzahl eintritt als bei den nicht in Höhlen lebenden Formen<sup>1</sup>.

Diese Neotenie ist eine Neuerwerbung der oberirdischen Tiere, die wahrscheinlich orthogenetisch bedingt ist. Die in den Höhlen lebenden Arten haben diese Weiterentwicklung nicht mitgemacht, weil sie dazu nicht fähig waren oder weil unter dem Einfluß des konservativen Milieus der Höhlen solch eine Neuerung nicht möglich war.

Von vielen Relikten, die in Höhlen leben, kennen wir die ersten Entwicklungsstadien, oder bei solchen, die erst eine Metamorphose durchmachen müssen, die Larvenstadien nicht. So auch bei *Typhloblaniulus*. Zwar kopulieren die Tiere in den Höhlen, wenn sie vollgefressen sind, wie dies öfters in der Nähe der ausgelegten Köder beobachtet werden konnte. Wo aber das Weibchen die Eier ablegt und wo die Tiere ihre ersten Larvenstadien verbringen, ist völlig unbekannt. Unter den Tausenden von gesammelten Tieren waren keine, die diesen Stadien angehörten. Dies kann nicht auf ihre Kleinheit zurückgeführt werden, da die kleinsten gefundenen Larven immerhin schon 33 Segmente aufweisen, und etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge der Erwachsenen haben, die mit 21 bis 35 mm Länge 42–60 Segmente besitzen. Das große Feuchtigkeitsbedürfnis der Tiere wird wohl die Weibchen veranlassen, ihre Eier tief in die Spalten abzulegen, wo sie vor jeder noch so kleinen Änderung der Luftfeuchtigkeit geschützt sind.

In den zwei hier angeführten Beispielen von Relikten wurden nur solche angeführt, die nicht ausschließ-

<sup>1</sup> H. W. BRÖLEMANN, Arch. Zool. exp. 52, 387 (1913).

lich Höhlen bewohnen. Die genaue Untersuchung ihrer Verbreitung und ihrer näheren Verwandtschaft zeigt aber, daß gerade die höhlenbewohnenden Arten schon längst, seit Millionen von Jahren unseren Kontinent bewohnen müssen. Zu solch interessanten Resultaten kann man aber nur gelangen, wenn genügend Material zur Verfügung steht, und dies kann nur die extensive Speologie ermöglichen.

Die Systematik wird von den auf genetischem Gebiet arbeitenden Kollegen meist als ein nun abgeschlossener Wissenszweig, als bloßes Hilfsmittel betrachtet, als Registratur, in welcher jedes Tier seinen Platz erhalten hat, damit man seine Identität feststellen kann. Man kann aber auf Grund der Systematik viel mehr aus der Geschichte einer Tiergruppe herauslesen, als sich auf den ersten Blick vermuten läßt.

Nun ist für eine fruchtbringende Bearbeitung einer Tiergruppe, und sei sie noch so klein, eine Revision aller bekannten Mitglieder dieser Gruppe nach einheitlichen Gesichtspunkten eine absolute Notwendigkeit. So wie der Kartenspieler erst seine Karten ordnet, bevor er zu spielen anfängt, so muß auch der Wissenschaftler erst sein Material ordnen, um eine Übersicht zu erhalten. Die moderne Systematik hat nur geringes Interesse an der Entdeckung von neuen Tieren, solange sie nicht auch in die Systematik am richtigen Orte eingefügt werden können.

Die Zoologie könnte einem riesigen Bau verglichen werden, in welchem die Arten die Ziegelsteine darstellen. Neuentdeckte Arten, die ohne Erörterung ihrer näheren Verwandtschaft in der Zeit und im Raum beschrieben werden, bilden dann wirre Haufen, die am Fuße des Gebäudes auf ihre Einfügung in die Mauerlücken warten. Von Zeit zu Zeit zeigt sich dann ein Wagemutiger, der aus diesem Haufen einige Steine herauswählt, um sie an den geeigneten Platz zu stellen. Solch einen wirren Haufen, und zwar einen bedeutenden, stellten die Höhlenkäfer vor noch nicht langer Zeit dar.

Ende des letzten und am Anfang dieses Jahrhunderts entdeckten die Käfersammler die blinden Höhlenkäfer. Es entstand ein «Run» auf diese Käfer; viele Sammler wollten solche haben und diejenigen die in der Nähe von Höhlengebieten wohnten, und daher selbst sammeln konnten, hatten auf diese Art wertvolles Tauschmaterial. Der Wettkampf nach neuen Arten entartete aber. Viele Sammler, einige läbliche unter ihnen ausgenommen, vertuschten ihre Fundorte, damit sie möglichst lange das Monopol ihrer Arten für den Tauschhandel behalten konnten. Die Neubeschreibungen folgten einander in rascher Folge, nicht immer von kompetenten Fachleuten herausgegeben, und es entstand in der Nomenklatur und in der Systematik solch eine Verwirrung, daß zuletzt eine sichere Bestimmung eines Tieres nicht mehr gut möglich war. Die einzige Erleichterung in all dem Chaos war der

Fundort, denn allgemein galt die Annahme, daß jede Höhle ihre eigene Art habe.

Es ist das große Verdienst von Prof. R. JEANNEL<sup>1</sup>, daß er in mehr als 15jähriger intensiver Arbeit die ganze Systematik dieser Tiere revidiert und neu aufgestellt hat, so daß es jetzt möglich ist, die Gruppen der blinden und halbblinden Höhlenkäfer zu übersehen.

Dabei ist die Systematik nicht Selbstzweck gewesen, sondern nur ein Werkzeug zur Feststellung der Geschichte der verschiedenen Käfergruppen.

Zum voraus muß bemerkt werden, daß die große Masse der Höhlenkäfer zwei ganz verschiedenen Familien angehören, den Karabiden, die Fleischfresser, also Raubtiere sind, und den Silphiden, die als Aasfresser alle faulenden organischen Substanzen lieben.

Wir wollen uns zuerst mit den Karabiden beschäftigen. Die größte Anzahl der in Höhlen lebenden Arten dieser Familie gehören der seit langem schon auf der Erdoberfläche lebenden Unterfamilie der *Trechinae* an. Wir finden im baltischen Bernstein eingeschlossen, *Trechus*-arten, die den heutigen Arten identisch sind, ein Zeichen, daß diese Tiere im Alttertiär<sup>2</sup> in fast gleicher Gestalt vorhanden waren wie heute. Die *Trechinae* sind also ganz alte Faunenelemente unserer Tierwelt. Einige unter ihnen sind auf der Erdoberfläche geblieben und finden sich noch heute im Gebirge an feuchten Stellen, im Moos und unter Steinen, andere degenerierten, wurden blind und können nur noch im Untergrund, sei es tief in der Erde oder in Höhlen, leben. Vergleicht man nun die oberirdischen Arten mit den stark evoluierten mehr oder weniger blinden unterirdisch lebenden Formen, so kann man an Hand der Kopulationsorgane drei verschiedene Kategorien unterscheiden:

1. Die Arten der Gattung *Trechus*, die alle die Erdoberfläche bewohnen und Augen besitzen.
2. Die «alten Höhlentiere», d. h. diejenigen unter den Höhlenarten, die, stark verändert, anzeigen, daß sie schon lange den Untergrund bewohnen; und
3. die «jüngeren Höhlentiere» der Entwicklungreihe des *Duvalius*, von denen einige noch Augen aufweisen und nicht tief im Untergrund unter Steinen zu finden sind, andere nur in Höhlen vorkommen.

Die Merkmale der Kopulationsorgane sind anerkannterweise diejenigen, die am wenigsten veränderlich sind und uns deshalb die besten Aufschlüsse über die Zugehörigkeit der Arten geben. Sie verändern sich im Rahmen der Art nur sehr wenig und sind in den höheren systematischen Abschnitten stets nach dem gleichen Prinzip gebaut. In unserem Fall sieht man, daß diese Merkmale zu gleicher Zeit auch noch die

<sup>1</sup> R. JEANNEL, L'Abeille, Paris, 35 1, (1928).

<sup>2</sup> Von einigen Geologen wird der baltische Bernstein in das Eozän, von anderen in das Oligozän verlegt. Gefunden wird er in sekundärer Lagerstätte in der sogenannten blauen Erde, die dem Oligozän angehört.

Tiere nach ihrer äußereren Morphologie und auch Lebensweise zusammenfassen, so daß wir mit großer Sicherheit annehmen können, daß diese drei Kategorien Entwicklungsreihen darstellen.

Wir haben schon gesehen, daß die Gattung *Trechus* schon im Oligozän in Europa vorhanden war, ihre Verbreitung auf diesem Kontinent muß also schon früher stattgefunden haben. Europa war aber zur Kreidezeit kein zusammenhängendes Land wie heute, sondern ein Archipel, zusammengesetzt aus vielen Inseln. In Nordasien hingegen war der Angarakontinent, der seit langem einen großen zusammenhängenden Landkomplex bildete, auf welchem während der Kreidezeit und auch früher Arten entstehen konnten. Nun war der Angarakontinent während einer sehr langen Periode von Europa durch ein Meer getrennt, dem Obimeer, das das Nordmeer mit dem südlichen Meer, der Tethys verband. Dieses Meer entstand während des Eozäns und verschwand erst am Ende des Alttertiärs, zu einer Zeit also, wo *Trechus* schon bei uns heimisch war. Es wird also früher, vor Entstehung des Obimeeres, am Anfang des Tertiärs gewesen sein, daß die *Trechus*-arten sich verbreitet haben, und zwar im Montian, einer Periode während welcher die Meere, sich zurückzogen und weite Landstriche freilegten.

Die geflügelten Käfer konnten sich leicht ausbreiten und besiedelten weite Landstriche. Dann, schon sehr früh, begannen sie sich zu spezialisieren: sie wurden Waldbewohner. Nun zeichnete sich die Tertiärperiode unserer Erdgeschichte durch häufige Bodenbewegungen aus, was einen vielfältigen Wechsel von Festland und seichten Meeren hervorrief. Während der sogenannten Transgressionsperioden, d. h. den Zeiten, wo die Meere an Ausdehnung gewannen, größer wurden, war die Landfauna auf den aus dem Wasser herausragenden alten Gebirgsstöcken isoliert. Während der geokratischen Perioden aber, während welchen sich die Meere zurückzogen, war ihnen wieder freies Feld zur Ausbreitung offen, sie konnten neue Gegenden besiedeln. Dieser häufige Wechsel von Ausbreitungsperioden und Isolierungen ist der Grund, daß die Geschichte unserer Tierwelt so kompliziert und vielfältig ist.

Noch eine andere Erscheinung müssen wir hier erwähnen, die sehr wichtig ist. JEANNEL hat beobachtet, daß die Arten, die von ihrem Dispersionszentrum weit entfernt sind, leicht ihre Flugfähigkeit einbüßen, flügellos werden. Es würde zu weit führen, die Beweise für diese Erscheinung hier auszuführen. Wir müssen uns mit der Tatsache begnügen, daß wirklich die Mehrheit der *Trechinae* jetzt flügellos ist. Dieser Zustand trat für einige Arten früher, für andere später ein.

Während der ganzen ersten Tertiären Erdperiode war Europa durch ein Geosynkinal horizontal in zwei Teile geteilt, einen nördlichen, der die alten Bergmassive, besonders das böhmische Massiv, dann Schwarzwald und Plateau Central in Frankreich

umfaßt, die wir herzynische Zone nennen wollen, und einem südlichen, der durch die Ägäis, die Tyrrhenis und das iberico-mauritanische Massiv gebildet wird, die mediterrane Zone.

Direkt von Asien kommend, verbreiteten sich also die *Trechini* im Eozän auf diesen zwei Zonen, um in den folgenden Transgressionsperioden auf den genannten Massiven isoliert zu werden. Wir werden im folgenden nur die Geschichte der in den Karpaten, Bihar und Banat sich findenden *Trechini* behandeln; eine Berücksichtigung aller Arten des Tribus würde weit über den Rahmen dieses Aufsatzes reichen.

Im böhmischen Massiv waren während des Alttertiärs drei verschiedene Entwicklungsreihen eingeschlossen. Diejenige von *Trechus*, die von *Trechoblemus* und die das Subgenus *Duvalidius* bildenden Arten.

Im Miozän, nachdem die Meere zwischen dem böhmischen Massiv und den frischgebildeten Karpaten sich zurückgezogen hatten (Ende des Schliers), konnten sich die Tiere dieser drei Entwicklungsreihen, die sich zu Waldbewohnern spezialisiert hatten, den Karpaten entlang gegen Süden hin ausbreiten. Von *Trechus* sind die Angehörigen der Gruppen des *Trechus striatus*, *T. betus*, *T. banaticus* diesen Weg gegangen. Heute noch leben die Tiere in den Bergwäldern an feuchten Stellen im Moos, unter faulendem Holz und Steinen. Ihre Farbe ist schwarz bis braun, ihre Augen sind gut entwickelt. Die einzelnen Gruppen haben eine große Verbreitung, wenn auch gewisse Arten auf ganz bestimmte Bergmassive beschränkt sind. Die Angehörigen der zweiten Entwicklungsreihe, der von *Trechoblemus*, bildeten zwei Untergattungen *Trechoblemus* und *Duvaliopsis*. Während die *Trechoblemus* nach Westen wanderten und in Nordamerika (ähnlich wie die Höhlenheuschrecken und *Typhloblanilius*) sich in Höhlen festsetzte, gingen die *Duvaliopsis* den Karpaten entlang südwärts. Es sind dies kleine, stets blinde Arten, die unter tief eingebetteten Steinen zu finden sind. In ihrer Wanderung gegen Süden konnten sie aber den Olt nicht überschreiten. Wir werden noch öfters auf den Olt als Faunenscheide stoßen. Es scheint, daß sein Durchbruch durch die Karpaten nicht in neuerer Zeit geschehen ist, sondern daß schon sehr früh dort eine, entweder durch Meeresarme des Sarmatischen Meeres oder durch Sumpf und Lagunen erfüllte Lücke vorhanden war. Den geflügelten *Trechus*-arten stand dieses Tal kein Hindernis entgegen, die bereits stark degenerierten *Duvaliopsis* konnten es jedoch anscheinend nicht überschreiten.

Die dritte Entwicklungsreihe, die Arten der Untergattung *Duvalidius* nahmen denselben Weg. Diese Reihe enthält drei Gruppen, von welchen, zwei die Gruppe des *D. microphthalmus* und die des *D. Merkli*, eng verwandt sind. Sie finden sich auf den nördlichen (*D. microphthalmus*) und in den südwestlichen Ausläufern der Karpaten und im Banat (*D. Merkli*). Alle Arten dieser Gruppen haben kleine Augen oder sind

blind. Das seltsame ist, daß die Arten der *microphthalmus*-Gruppe nicht einheitlich die Degenerationserscheinungen der Augen zeigen. Beim *microphthalmus* der Hohen Tatra sind die Augen noch vorhanden. Beim *D. Bokori* vom Sziliceiplateau sind die Augen noch als kleine weiße Flecken zu sehen und bei *D. Gebhardi* endlich, aus der Kecske Barlang im Bükkgebirge, sind sie ganz verschwunden. Je südlicher der Fundort, also je weiter entfernt vom Dispersionszentrum, je weiter ist die Degeneration der Augen fortgeschritten.

Ähnliches ist bei den Angehörigen der dritten Gruppe, derjenigen des *D. procerus*, festzustellen, die den östlichen Karpatenbogen bewohnen. Auch da ist eine ständige Abnahme des Auges von *D. Roubali* an, der im Maramures zu finden ist, bis zum *D. gracilis*, der die Gegend des Negoi bewohnt, zu beobachten. Die nur wenig evoluierten Arten dieser Gruppe sind noch schwarz gefärbt, die blinden Arten leben unter tief eingebetteten Steinen und sind schon gelb, d. h. sie haben ihre Pigmentfärbung verloren.

Von den *Trechini*, die, von Asien kommend, die mediterrane Zone besiedelten, konnten nur die auf den nördlichen Teil des ägäischen Festlandes gelangten weiterwandern, weil dieses Land während sehr langer Zeit durch eine den aktuellen Dardanellen ähnliche Meerenge in zwei Teile geteilt war.

Gegen Ende des Miozäns verschwand die Meerenge, die das ägäische Festland in zwei Teile teilte, und es konnten sich die auf der südlichen Hälfte befindenden *Trechini* nördlich verbreiten. Auch sie waren von Asien gekommen, aber später als die ersten Einwanderer. Relikte zeigen, daß ihr Weg sie südlich des Kaspischen Meeres durchführte. Während des ganzen Oligozäns und dem größten Teil des Miozäns wurde ihr weiteres Vordringen auf der Ägäis durch die erwähnte Meerenge verhindert. Nun, da sie verschwunden, setzten sie ihren Vormarsch fort. Alle Angehörigen dieser Invasion gehören der Entwicklungsreihe von *Duvalius* an, die also in drei große Unterabteilungen zerfällt:

1. die *Duvalius*, die ursprünglich die herzynische Zone besiedelten und von denen wir schon gesprochen haben;

2. die *Duvalius*, die aus der nördlichen Ägäis stammen und von denen jetzt die Rede sein wird;

3. die *Duvalius*, die aus der südlichen Ägäis das dinarische System besiedelten und von denen auch die in Krain und Slowenien verbreitete Gattung *Anophthalmus* abstammt.

Von der zweiten Kategorie finden wir im Karpatenbogen nur zwei Artengruppen, die sich geographisch und morphologisch voneinander unterscheiden, aber eine gemeinsame Abstammung in einer in Bosnien sich findenden Gruppe haben (*D. pillifer*). Die erste dieser Gruppe, die des *Duvaliotes Redtenbacheri*, ist in den Höhlen und im Boden des Bihargebirges heimisch.

Die andere, die des *D. Budai*, in den Südkarpaten von der Donau bei Herkulesbad bis zum Olt durchbruch. Ihre Einwanderung muß sehr früh stattgefunden haben, denn während der zweiten Hälfte des Tertiärs waren die alten Gebirge des Banats und des Bihars von der Ägäis durch Meeresarme oder Süßwasserseen getrennt, die sich erst am Ende der Periode während des Pliozäns zurückgezogen haben. Während des Eozäns aber waren die Berge des Banats mit den nördlichen Ausläufern der Ägäis in Verbindung.

Ganz ähnlich wie die Verbreitung des Karabidentribus der *Trechini* ist in Siebenbürgen und in den Südkarpaten diejenige der Silphidenunterfamilie der *Bathysciinae*.

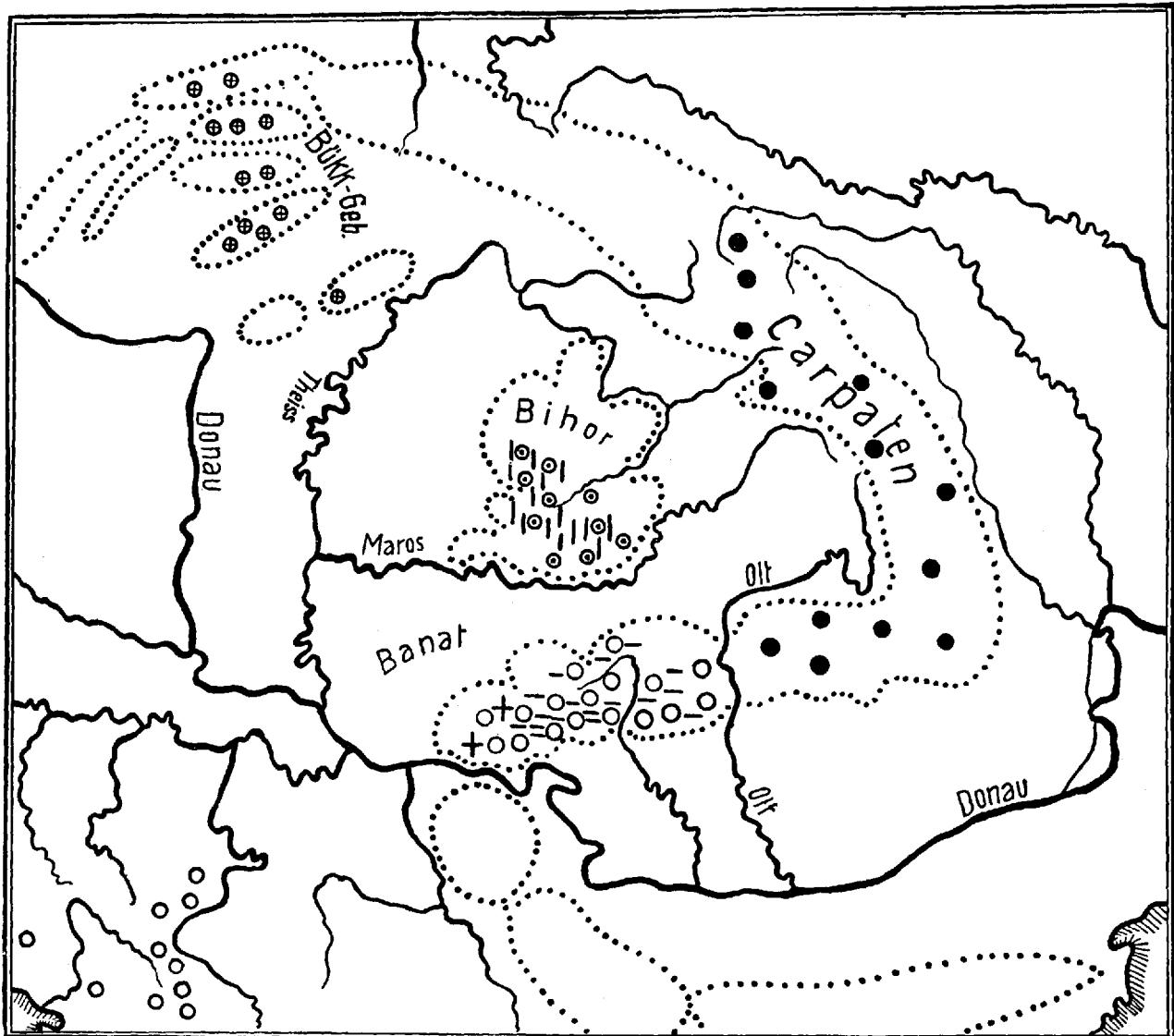
Der Unterschied zwischen Karabiden und Silphiden ist schon erwähnt worden. Wir wiederholen hier nur, daß diese zwei Familien gar nichts Verwandtschaftliches haben, also voneinander völlig unabhängig sind. Und doch finden wir in ihrer Verbreitung große Analogien, die also rein nur durch die äußeren Umstände hervorgerufen worden sind.

Im Gegensatz zu den *Trechinae* finden wir bei den *Bathysciinae* nur sehr wenige oberirdische Verwandte. Es sind dies kleine Arten, meist farblos, also gelb, die im Moos und unter abgefallenem Laub im Humus der Wälder wohnen. Auch sie sind nur Überbleibsel einer in früheren Erdperioden weitverbreiteten Fauna.

Wenn wir nun die Verbreitung der verschiedenen Gattungen der *Bathysciinae* in diesen Gebieten mit derjenigen der *Trechinae* vergleichen, so fällt uns sofort eine erstaunliche Übereinstimmung auf. In den Südkarpaten erstreckt sich der Wohnbezirk der Entwicklungsreihe der *Sophrochaeta* von Herkulesbad bis gegen den Olt durchbruch und gegen Norden hin bis zum Fuße des Retyesat. Im Bihar hingegen treffen wir die Entwicklungsreihe des *Drimeotus*. Das Verbreitungsgebiet des letzteren stimmt also mit demjenigen des *Duvalius Redtenbacheri* überein, dasjenige der Reihe von *Sophrochaeta* mit dem von *D. Budai*.

An Hand der gegebenen Beispiele haben wir gesehen, daß Relikte in vielen Insektenordnungen zu finden sind. Was alle gemeinsam haben, ist, daß ihr aktuelles Verbreitungsgebiet, obwohl von einer beträchtlichen Ausdehnung, nicht zusammenhängend ist. Es ist aber anzunehmen, daß die Tiere in früheren Zeiten das ganze Gebiet bewohnt haben und seither in verschiedenen Gegenden ausgestorben sind, wodurch das heutige Verbreitungsbild entstand. Welches ist nun der Grund für das Aufblühen von Arten und Artengruppen und ihr plötzliches Wiederverschwinden?

Die große Vermehrung einzelner Artengruppen geschieht stets unter guten Ernährungs- und klimatischen Bedingungen. Nur dann kann ein großer Auf-



Verbreitung der Höhlenkäfer im unteren Donaubecken.

Karabiden: *Duvalidius* Gruppe *microphthalmus* =  $\oplus$   
*Gruppe Merkli* = +  
*Gruppe procerus* = •

*Duvaliotes* Gruppe *pilifer* in Bosnien  
*Gruppe Budai* = ○  
*Gruppe Redlenbacheri* =  $\odot$

Silphiden:  
*Gruppe Sophrochaeta* = —  
*Gruppe Drimeotus* = |

schwung erfolgen. Unter solchen Umständen ist es auch möglich, daß durch Variationen neue Arten entstehen. Die guten klimatischen Verhältnisse bedingen aber eine Schwächung der Abwehr gegen schlechte Zeiten. Darwinisten würden sagen, der Kampf ums Dasein ist fast völlig aufgehoben, und dadurch auch die Selektion.

Wir haben gesehen, daß die Höhlenheuschrecken, Tausendfüßler und Höhlenkäfer ursprünglich Waldbewohner mit einem großen Feuchtigkeitsbedürfnis waren. Am Ende der Tertiärzeit und zu Beginn des Diluviums herrschte in Europa noch ein warmes, feuchtes Klima, und große Wälder überzogen weite Landstrecken. In diesen Wäldern gewöhnten sich unsere Tiere an die große Feuchtigkeit. Das Leben war leicht und der Nahrungssorgen wenige: für die Alles-

fresser, weil faulende Substanzen in Menge vorhanden waren, für die Fleischfresser, weil genug zu erbeuten war. Es war dies die Blütezeit der heute als Relikten lebenden Arten. Die Tiere spezialisierten sich auf feuchte Orte.

Nun bedeutet aber jede Spezialisierung der Organe an eine bestimmte Lebensweise eine Einengung der Abänderungsmöglichkeiten dieses Organismus. Solange die äußeren Lebensbedingungen sich gleichbleiben, spielt dies natürlich keine Rolle, die Arten leben weiter und vermehren sich normal. Tritt aber eine Änderung der Lebensbedingungen ein, so können die spezialisierten Arten sich nicht oder nur schwer an das Neue gewöhnen; sie müssen erliegen.

Bald nach Beginn des Diluviums trat eine starke Temperaturerniedrigung ein, die sich über die ganze

Erde geltend machte. Diese Kälteperiode, die Eiszeit, stellte sich nicht plötzlich ein, sondern nur nach und nach. Die Temperatur sank immer mehr, und zwar so weit, daß sich in Europa gewaltige Gletscher entwickelten, die beim Austritt aus den Gebirgen zu einer einzigen Eismasse zusammenflossen. Die Kälte wird zwar auf die Tiere im Waldboden nicht großen Einfluß gehabt haben, aber auf die Wälder. In vielen Gegenden wurden die Laubwälder durch Nadelwälder ersetzt, was den Nahrungsreichtum einschränkte. Nach der ersten Eiszeit kam aber eine Periode der Trockenheit. Diese wird zur Dezimierung der feuchtigkeitsliebenden Bodentiere mehr beigetragen haben als die Kälte, denn sie hatten sich an die Feuchtigkeit gewöhnt, ja sich darauf spezialisiert. Ihre Tegumente waren dünner geworden und alle Abwehrmittel gegen das Austrocknen verschwunden. Diejenigen Arten, die sich nicht tief in den Boden oder in die Höhlen flüchten konnten, gingen zugrunde, starben aus. Auch die Wälder verschwanden an vielen Orten, besonders in der Ebene; sie mußten den Steppen weichen und so rettete auch das Eindringen in den Boden die dort lebenden Waldbewohner nicht. Es entstand dadurch das heutige, unzusammenhängende Verbreitungsbild.

Eine Umkehr zum Leben im trockenen Klima ist den Tieren nicht möglich, denn eine einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung, d. h. Spezialisierung, läßt sich nicht rückgängig machen. Sie können nur auf dem erreichten Punkt dieser Spezialisierung stehenbleiben oder sich weiter in dieser Richtung entwickeln. Es ist dies ein Gesetz, das nicht nur für die Höhlentiere gilt, sondern allgemein für alle Lebewesen.

Haben wir uns bis jetzt nur mit dem Reliktenproblem und dem Ursprung einiger Höhlentiere beschäftigt, so müssen wir noch ein anderes Kapitel berühren: das des Einflusses der Umwelt auf die Tiere oder, in unserem speziellen Falle, der Einfluß des Höhlenlebens auf die verschiedenen Arten.

In der Vergangenheit wurden die Fragen, die da auftauchen, meist kurz abgetan. Man sah, daß die Höhlentiere meist anders aussahen als ihre oberirdischen Verwandten, und schloß daraus, daß es eben der Einfluß des Höhlenlebens sei, der diese Veränderungen hervorrufe. Worin bestehen nun diese Veränderungen?

Als das auffallendste Merkmal wurde in erster Linie die Blindheit der Tiere genannt, dann der Mangel an Pigment und schließlich die übermäßige Länge der Antennen und Beinpaare. Erst später kam auch die starke Empfindlichkeit gegen Wechsel des Feuchtigkeitsgehaltes der umgebenden Luft dazu. Alle diese Eigenschaften galten als Resultate des Einflusses des Höhlenlebens auf die Tiere.

Daß dem nicht in allen Fällen so ist, haben wir schon weiter oben gesehen. Die Empfindlichkeit gegen Wechsel in der Luftfeuchtigkeit war die Hauptursache, die die Tiere in den Untergrund (Höhlen oder Boden)

zwang, und ist nicht eine Folge des Aufenthaltes in diesem Biotop. Wie steht es aber mit den anderen Merkmalen und vor allem mit den Augen? Logischerweise sollte man annehmen, daß die Tiere in den Höhlen blind geworden sind. Infolge des Nichtgebrauches der Augen wurden diese unnötig, verkümmerten und verschwanden schließlich. Die Tierwelt folgt aber nicht immer der menschlichen Logik und die zu einfachen Gedankengänge über Geschehnisse in der Natur stimmen meistens nicht mit der Wirklichkeit überein.

Unter den Höhlentieren finden wir solche, die vollständig blind sind und solche denen weder ein Verlust des Auges noch des Pigments nachgewiesen werden kann. Zu den letzteren gehören alle Mitglieder der Fauna des Guanos, also Tiere, die in den Höhlen nur wegen der Nahrung sind und sonst auch außerhalb derselben leben könnten. Der Guano, also der von den Fledermäusen in den Höhlen angehäufte Kot, der oft in großer Menge vorhanden ist, wird von einer ganz speziellen Fauna bewohnt. In der faulenden, stinkenden Masse finden sich sehr viele Fliegenlarven, dann auch einige Käferlarven und Nematoden. In der Nähe der Haufen halten sich Fliegen auf, die ihr Flugvermögen bis zu einem gewissen Maße verloren haben, aber immerhin wohl ausgebildete Flügel besitzen. Ihr Flug ist plump, sie fliegen in das Licht, wo sie sich die Flügel verbrennen. Neben diesen Koprophagen sind auch Raubkäfer, die sich von ihnen ernähren. Es sind dies aller fast nur Staphyliniden aus verschiedenen Gattungen. Sehr häufig finden wir *Quedius*- und *Athet-*arten, die ja auch sonst in Kaninchen-, Hamster-, Murmeltier- und Dachsbauden vorkommen, wo sie auf die vielen Mitbewohner Jagd machen.

Die Gesellschaft der Guanobien ist nicht in der Höhle, weil sie außerhalb dieser nicht leben könnte, sondern nur wegen der Nahrung. Sie sind schon seit vielen Generationen dort und es ist an ihnen kein Einfluß des Höhlenlebens zu bemerken.

Einige Forscher (LOEB<sup>1</sup>, DEWITZ<sup>2</sup>), die sich mit dem Problem der Blindheit und Flügellosigkeit der Tiere, die man auch außerhalb der Höhlen findet, beschäftigten, haben nun herausgefunden, daß eine Einschränkung der Oxydationsvorgänge im Körper Veränderungen hervorrufen, die denen, die wir an Höhlentieren beobachten können, ähnlich sind. Auch Kälte, beständige niedere Temperatur, kann bei gewissen Tieren eine Verkümmерung der Flügel verursachen.

Diese Autoren glauben, daß der hohe Feuchtigkeitsgrad zusammen mit der niederen Temperatur, die in den Höhlen herrscht, die Erscheinungen bewirkt haben, die allgemein als Anpassungen an das Höhlenleben benannt werden.

Wie wir aber weiter oben gesehen haben, lebten die echten Höhlentiere, bevor sie sich in den Untergrund verzogen, in Moosen und faulendem Laub. Wenn nun

<sup>1</sup> J. LOEB, Biol. Bull. 29, 50 (1915).

<sup>2</sup> I. DEWITZ, Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. 36, 231 (1919).

die Höhlenluft nur durch ihren Feuchtigkeitsgehalt und ihre niedere Temperatur schon eine Herabsetzung des Metabolismus hervorrufen kann, in wieviel größerem Maße ist dies in dem nassen Boden der Wälder möglich, wo faulende Substanzen in Menge vorhanden sind. Dort herrschten nicht nur Feuchtigkeit und niedere Temperatur, sondern auch infolge des Fäulnisprozesses Mangel an Sauerstoff. Zudem kennen wir auch den Einfluß der verschiedenen Nebenprodukte dieser Vorgänge, wie Humussäure usw., auf den Organismus noch nicht. Im Gesiebe nasser Waldböden findet sich eine Menge Tiere, die sowohl Farbe wie auch Augen und, wenn es sich um Dipteren oder Hymenopteren handelt, auch ihre Flügel eingebüßt haben. Viele Erdmilben und Kollembolen, dann auch die Isopoden sind blind und pigmentlos.

Es ist darum anzunehmen, daß die aktuellen Höhlentiere schon bevor sie in die Höhlen gelangten, ihr Pigment und ihre Augen eingebüßten. Es ist gewiß der Chemismus des Organismus, besonders die Verminderung der inneren Oxydationsvorgänge, was die Entwicklung eines Organs hemmen oder bereits Vorhandenes zurückbilden kann, besonders durch Einwirkung auf die innere Sekretion. Diese Veränderungen sind der Spezialisation gleichzusetzen, die nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Die Auffassung, daß nicht das Höhlenleben Blindheit und Farblosigkeit hervorgerufen hat, sondern daß die Tiere diese Degenerationerscheinung schon vor ihrem Eindringen in dieselben aufwiesen, wird durch die noch außerhalb der Höhlen lebenden engen Verwandten der Höhlenkäfer wirksam unterstützt. Die bei Herkulesbad im abgefallenen Laub in den Wäldern lebende *Mehadiella* oder die an gleichen Orten am Südhang der Karpaten bei Tismana lebende *Sophrochaeta globosa* sind beide blind und farblos. Die günstigen Feuchtigkeitsverhältnisse dieser Gegend wie auch die kleine Gestalt erlauben den Tieren noch das Leben an ihrem ursprünglichen Biotop. In Höhlen sind die Tiere größer, besonders die ultraevoluierten Arten wie *Hadesia*, *Antroherpon* und *Leptodirus*, um nur einige zu nennen, zeigen neben einem aufgetriebenen Hinterkörper sehr lange Extremitäten. Auch diese Eigenschaft wurde als Anpassung an das Höhlenleben gedeutet, da sie jedoch eine Erscheinung ist, die nur bei den äußerst spezialisierten Arten auftritt, welche ein ganz besonders starkes Feuchtigkeitsbedürfnis aufweisen, so kann die Verlängerung der Extremitäten auch mit der Verdünnung des Chitins und der Tegumente in Verbindung gesetzt werden.

Lange Beine und Antennen sind nicht als Ersatz für die Unmöglichkeit zum Sehen zu betrachten, es würden solche sonst bei allen anderen blinden Arten auftreten, sondern ein Resultat der Orthogenese. Wir haben gesehen, daß die Staphyliniden der Guano-gesellschaft gar keiner Veränderung unterworfen sind, während andere Arten, die Höhlenkäfer, durch das

Leben im Moos und faulendem Laube sich veränderten. Bei den Spinnen ist ähnliches zu beobachten. Gemeine Arten, die wie *Meta Menardi*, in sozusagen allen Höhlen vorkommen, aber auch außerhalb weit verbreitet sind, zeigen gar keine Veränderungen, während andere Arten sich durch Pigment- und Augenverlust auszeichnen. Bei dieser Ordnung müssen wir annehmen, daß es das Höhlenmilieu ist, das die Reduktion der Augen und den Pigmentverlust hervorgerufen hat, denn nur die Troglobienspinnen, also die Arten die nur in Höhlen leben, sind blind und farblos, währenddem von allen außerhalb der Hölen lebenden Arten keine einzige blind ist. Aber es ist nicht der Lichtmangel, der den Verlust der Augen hervorruft. Dies soll an folgenden Beispielen gezeigt werden. Es ist beobachtet worden, daß bei gewissen Arten, die als trogophil zu bezeichnen sind, also oft Höhlen bewohnen, aber auch außerhalb derselben vorkommen, die Augen der in bestimmten Höhlen wohnenden Tiere reduziert sind, währenddem die Tiere der gleichen Art in anderen, benachbarten Höhlen noch vollkommene Augen besitzen. Der *Nesticus cellularius* ist eine in Spanien, Frankreich, Italien und Osteuropa weitverbreitete Art. In Katalonien findet man die typische Art in einigen Höhlen, nur in zweien derselben aber die Abart *noctivaga*, die sich von der typischen nur durch totalen Pigmentmangel und Reduktion der Augen unterscheidet. In der gleichen Gegend findet sich auch *Porrhona proserpina* nicht selten, die eine sehr große Verbreitung hat. In den zwei gleichen Hölen, wo *Nesticus noctivaga* vorkommt, findet sich aber *P. proserpina* in der beinahe blinden und entfärbten Abart *myops*. Dieses Zusammentreffen ist auffallend, und wir müssen annehmen, daß in diesen zwei Hölen Bedingungen vorhanden sind, die solche Erscheinungen hervorrufen. Aber es ist das nicht ein einzelstehender Fall. *Nesticus speluncarum* ist die Höhlenform des *N. eremita*, *Tegenaria cavernicola* diejenige des *T. pagna*. *Brachyonillus liocranius* ist in einer algerischen Höhle ganz blind, besitzt aber in einer südspanischen noch Augen, und *Hadites tegenarioides*, die in den Höhlen der Insel Lesina blind ist, hat in den Höhlen der Herzegowina noch Augenrudimente.

Aus allen diesen Beobachtungen muß geschlossen werden, daß der Aufenthalt in Höhlen bei gewissen Spinnenarten zweifellos einen Einfluß auf die Sehorgane hat, und daß dieser Einfluß je nach der Art und der Höhle verschieden ist. Anderseits ist auch beobachtet worden, daß eine Verkümmерung der Augen, aber nicht Blindheit, schon auf der Oberwelt, besonders bei den moosbewohnenden Arten, auftreten kann. Es ist dies wieder ein Hinweis darauf, daß es nicht der Lichtmangel in den Höhlen ist, der den Augenschwund bewirkt, sondern daß noch unbekannte Faktoren die Physiologie der betreffenden Arten, vielleicht durch Herabsetzung des Metabolismus, beeinflussen.

Wenn gewisse Lebensbedingungen immer in dem gleichen Sinne auf eine Artengruppe oder Entwicklungslinie einwirken, so werden die Veränderungen an den interessierten Organen unilateral und es entsteht eine immer weitergehende Anpassung an das Milieu. Die orthogenetische Umwandlung ist also nur das morphologische Ergebnis eines unilateralen und dauernden Einflusses. Jedesmal, wenn im Laufe der Erdgeschichte der gleiche Einfluß sich in gleicher Weise unilateral und dauernd auf die Organe verschiedener Entwicklungsreihen geltend machte, so entstand eine orthogenetische Umwandlung, die physiologisch zum gleichen Resultat gelangte, aber morphologisch Konvergenz- oder Parallelerscheinungen hervorrief<sup>1</sup>. Um aber eine solche Umwandlung hervorzurufen, genügt es nicht, daß der Einfluß unilateral und dauernd ist; er muß gleichzeitig auch stark und für die Lebenskraft des Organismus bedeutend sein, weil er sonst durch die anderen vielfachen und gleichzeitig wirkenden verwischt würde. Die Dunkelheit allein ist aber meines Erachtens kein genügend starker Einfluß, um Blindheit hervorzurufen.

Denn man darf den Verlust des Auges nicht als Einzelerscheinung betrachten. Es sind die ultraevolvierten Formen, die in ihrer gesamten näheren Verwandtschaft totale Augenlosigkeit aufweisen. Die *Pheggomisetes* und *Aphaenops* unter den Karabiden, haben eine sehr ähnliche äußere Gestalt, obwohl die ersten auf ein kleines Gebiet im bulgarischen Balkan, die zweiten in den Pyrenäen leben. Sie sind sehr langgestreckt, mit engem Pronotum und verhältnismäßig stark aufgetriebenem Hinterleib. Die Antennen und Beine sind sehr lang und zart. Ganz ähnlich sehen die stark evolvierten *Silphidae* aus, ob sie nun in Albanien, *Remyella*, oder in Kroatien und Slowenien, *Leptodirus*, *Antroherpon*, leben. Hier liegen Konvergenzerscheinungen vor, die zweifellos durch den ähnlichen Lebensort hervorgerufen worden sind. Die beständig feuchte Luft in den Höhlen hat es den Tieren ermöglicht, trotz der schon vor ihrem Höhlenleben eingeschlagenen Entwicklungsrichtung weiterzuleben. In den Höhlen haben sie sich weiter in derselben Richtung fortentwickelt; die man degenerative Evolution nennen könnte. Die Tegumente wurden dünn und durchlässig, das Tracheensystem verkümmerte, da die unter dem Dome der verwachsenen Flügeldecken angesammelte Luft einen direkten Sauerstoffaustausch durch die hauchdünne Körperoberfläche ermöglichte, ohne daß ein Austrocknen zu befürchten war. Mit dieser Degeneration des Außenskelettes hält auch diejenige der Mund-

gliedmaßen Schritt, denn bei den am meisten an die Feuchtigkeit gebundenen Karabiden ist die früher kräftige Mandibel des Fleischfressers zu einer dünnen Schere degeneriert. Der Verlust der Augen ist gewiß auch eine Folge der Entartung des Chitinpanzers.

Wir können also im allgemeinen nicht von Anpassungen an das Höhlenleben sprechen. Alle Merkmale, die die Höhlentiere von den auf der Erdoberfläche lebenden Arten unterscheiden, sind degenerativer Art. Verlust ist aber keine Anpassung, ist kein Umbau, sondern Abbau.

Die hier kurz angeführten Resultate und Gedanken-gänge können nur einen kleinen Einblick in das Wesen der Speologie geben. Dieser Wissenschaftsgegenstand steckt bei nahe noch in den Kinderschuhen, und es mag einiges, was hier gesagt wurde, den Tatsachen nicht ganz entsprechen und später geändert werden.

Ich hoffe aber immerhin, dem Leser den Eindruck zu hinterlassen, daß sich hier nicht nur dem Zoologen, sondern auch anderen Wissenschaftsgegenständen, wie der Physiologie, Tiergeographie und Paläogeographie, ein fruchtbare Arbeitsgebiet bietet.

### Summary

Speology is the science that deals with caves and the animal life to be found in them. The Institute of Speiology of the University of Cluj has collected since 1920 a large amount of zoological material from caves. The data so far collected have been partially worked out and already published in 67 papers (over 6000 pages).

Among the cave dwelling animals we find a fair amount of relict species, e. g. species which, long extinct overground have continued to live in caves thanks to the constancy of the conditions of life, especially the damp atmosphere of this biotope. The geographical distribution of these relict species often enables us to reconstruct and explain the history of the group of animals to which these relict species belong. This is illustrated by some examples.

The modifications which are observed in cave dwelling animals are not accounted for, in the main, by their underground life. Most of these animals were already blind when they entered the caves. It is thus not the lack of light that had the most important influence on them. Before the relict species that actually lived in the caves entered there, they were found in the moist soil of the woods of the tertiary periods. It was the influence of this biotope that weakened their powers of resistance against the influence of the outer medium, and they had when the moisture and warm climate of the tertiary period gave place to the dry, steppic climate of the interglacial periods, to disappear from the surface and look for shelter underground.

In general we can not speak of adaptations to the subterranean life. Nearly all the characteristics that distinguish the cave animale from those living on the surface, e. g. blindness, loss of pigment, supersensitivity to changes in humidity due to the thinness of their integuments, are of degenerative order. Loss is not evolution but involution; in other words, the subterranean life leads to a degenerative evolution.

<sup>1</sup> Es sei hier nur daran erinnert, daß sowohl Ichthyosaurier wie auch Wale, die von vierfüßigen Landtieren abstammen und nicht die entfernteste Verwandtschaft aufweisen, zu sehr verschiedenen geologischen Zeiten durch den Übergang zum Leben im Wasser Fischgestalt angenommen haben.