

A BARLANGBIOLÓGIA ÉS PROBLÉMÁI (BIOSPEOLOGICA HUNGARICA VI.)

DUDICH ENDRE

lev. tag

A barlangtan (*speologia* v. *spelaeologia*) összetett tudományág. Problematikája azzal a kérdéssel kezdődik, hogy „mi a barlang?” Erre vonatkozólag az elméleti és gyakorlati barlangászok még nem tudtak közös nevezőre jutni, amint azt a barlangokra vonatkozó osztályozási kísérletek eltérései világosan mutatják.

A tudományos barlangtan körébe tartozik a barlangok leírása (*spelaeographia*), helyszínrajza (*spelaeotopographia*), a barlang és képződményeinek rendszeres és összehasonlító alaktana (*spelaeomorphologia*) és keletkezésük ismerete (*spelaeogenesis*), amely szükségképpen magában foglalja a ható tényezőket (*spelaeohydrologia* és *spelaeometeorologia*) is. Mindezeket *geospelaeologia* néven szokták összefoglalni és szembeállítják a *biospelaeologiával*. Ez utóbbi magában foglalja a ma élő barlangi állatvilágra (*spelaeozologia*), növényvilágra (*spelaeobotanika*), a barlangi üledékekből előkerült állati és növényi (*spelaeopalaeontologia*), valamint emberi maradványokra (*spelaeoanthropologia*) vonatkozó ismereteket. Csatlakozó fejezet a barlangi kultúrnyomokat és maradványokat (*spelaeopraehistoria*) tárgyalja. Az egész tudományos barlangtant kiegészíti a gyakorlati spelaeologia, vagyis a kutatási eszközöket és eljárásokat ismertető *spelaeomethodika*. Az alábbiakban csak a jelenkori élővilág biológiájával foglalkozunk.

Hogy mennyi barlang van a világon, arról természetesen még megközelítő elképzelésünk sem lehet. Alapjában véve csak Európa és az Északamerikai Egyesült Államok vannak e szempontból jól feltárva. Európában WALDNER (1952) szerint kb. 20 000 barlang van, illetve volt akkor nyilvántartva. Barlangokban leggazdagabbak a Balkán-félsziget, Olaszország, Franciaország, Spanyolország, de bőven akad barlang Ausztriában, Svájcban, Csehszlovákiában, Lengyelországban, Németországban, sőt még Belgiumban is. Angliáról és a Szovjetunió európai területéről nincsenek számszerű adataink. Az északi országokban kevés a barlang. Hazánkban 700-on felül van a nyilvántartott barlangok száma.

Az Egyesült Államokban 5000-nél több az ismert barlang. Annál rosszabbul állunk a világ többi részével és országaival. Míg az említett területek

barlangjairól nemcsak tudunk, hanem egy részüket tudományosan is többé-kevésbé feltárták, addig másutt ez még alig történt meg. Legjobban szembe-tűnik ez a következőkből. Az 1934—38. közt megjelent WOLF-féle barlangi állatkatalógus legnagyobb részét az európai és északamerikai barlangokra vonatkozó adatok töltik ki. Ezzel szemben Ázsiából csak 86, Afrikából (a franciák által felkutatott Algériát nem számítva) 28, Dél-Amerikából 43 és Ausztráliából 10 barlangból közöl állattani adatokat. Természetesen az azóta eltelt két évtized alatt némileg változott a helyzet, de nem lényegesen. A barlangi állatokról számtalan kisebb-nagyobb rendszertani és faunisztikai közlemény jelent meg, de csak két országban jutottak el a regionális összefoglalásig: Franciaországban (JEANNEL, 1926) és Belgiumban (LERUTH, 1939).

A biológus számára a barlangtani ismeretek nem az állattani vagy növénytani gyűjtésnél kell hogy kezdődjenek, hanem meg kell ismerkednie a barlangtan többi ágával is, mert csakis így tehet szert a barlangok biológiai szemléletére. A változatos földalatti üregekben bizonyos összetételű élővilág (*troglobios*) lakozik. Számára a lakóhelyet és az ebben uralkodó környezetet, amely az élővilág egészére és tagjaira hat, élettelen tényezők teremtették meg. Nem lehet az élővilágot környezetéből kiszakítva, mint önmagában adottat vizsgálni, hanem csak az élettelen természettel való kapcsolatainak megismerése vezethet a helyes biológiai szemléletre. Ezért ezeket és ezek létrejöttét is kutatni és ismerni kell. Egyáltalában nem közömbös, hogy a barlang eredete szerint elsődleges-e (hólyag-, láva-, korallzátony-, tufabarlangok) vagy pedig másodlagos (tektonikus, omlásos, szélvájta és vizes barlangok). Ez utóbbiak keletkezésében a víz mechanikai (erózió, abrázió) és oldó (korrózió) tevékenysége, vagy pedig mindkettő szerepet játszott és így megkülönböztetnek eróziós, abráziós (tengerpartokon) és korróziós (só-, gipsz-, salétrombarlangok) barlangokat. Leggyakrabban az erózió és a korrózió együtt működik és így válnak a barlangok egyik összetevőjévé annak a földrajzi-földtani jelenségnek, amelyet „karsztüneménynek” szoktak nevezni. Ezért van az, hogy a barlangtan oly szoros kapcsolatban áll a karsztkutatóval.

A barlangbiológiai kutatások során mindig világosan meg kell különböztetnünk a barlang üregét és ennek kitöltését, amely utóbbi lehet víz, gáznemű anyag vagy szilárd üledék, illetve ezek kombinációja és amelynek fajtái mind más-más életkörülményeket teremtenek az élővilág számára. Minden barlangnak múltja, fejlődéstörténete van, amelynek során kialakul az ürege, ez egy ideig bővül, majd elkezdi kitöltődni és a végén megszűnik üreg lenni. Ezzel párhuzamosan halad az élővilág betelepődése, kiteljesedése, majd elpusztulása. Azt tudjuk, hogy ez így volt, és a végbe fog következni, de nincs barlang, amelyről ezt exakte kimutatták volna. Viszont ezért nem szabad feladni a reményt, hogy mindezt meg fogjuk ismerni és törekedni kell a részletismeretek szerzésére.

A barlang mint szervezetek lakóhelye

Csak a széndioxidos barlangokban nincs élet, illetve ezeket ebből a szempontból még nem is kutatták. Különböző mindenütt találunk szervezeteket, legyen a kitöltési anyag levegő, édesvíz, tengervíz vagy szilárd üledék, illetve ezek kombinációi. A környezeti viszonyok tekintetében a barlang földrajzi helyzete (szélesség), tengerszint feletti magassága, a bezáró kőzet minősége és vastagsága, az üreg nagysága, mélysége, az üregrendszer bonyolultsága, a bejáratok száma és helye, külső vagy belső vízbefolyás, mind más és más helyzetet teremtenek és valamiféleképpen módosítják a barlangi környezetet. E viszonyok rendkívüli változatossága és a kombinációk végtelen lehetősége idézik elő, hogy nincs két egyforma barlang, minden barlang egyéni sé g.

A barlangi életfeltételekről általában

Bizonyos fokú, általában fagypont feletti hőmérséklet, nedvesség vagy víz, oxigén és táplálék az alaptényezők a szerves életnek a barlangban. Mindezeket a tényezőket a barlang fejlődéstörténete alakította ki és azok ma együtt, egymástól alig szétkülöníthetően alkotják azt a tényezőösszetetet, amelyet „barlangi környezetnek” mondunk. A barlangfejlődés során ható történeti tényezők összeműködésének végeredménye a barlang mai, aktuális állapota. Ez a barlangi környezettan (*spelaeoökológia*) tárgyköre.

A mai földfelszín mindhárom nagy életciklusában (szárazföld, édesvíz, tenger) vannak barlangok. Amennyire eddigi tapasztalataink mutatják, a barlangi környezetnek lehetnek szakaszosan visszatérő kisebb változásai. Egyesek felismerni vélnek olykor egyirányú, huzamos változást is és nincsenek kizárva a katoklizmák sem. Általában azonban csaknem teljes a változatlan-ság, az egyes ható tényezők értékeinek egészen kisméretű amplitudója a jellemző.

A barlangi környezet minimumtényezője

A barlangban a minimumfaktor a fé n y. Ebből a szempontból világosan megkülönböztetendő a fényhatárig terjedő bejárat i ré gi ó („*chasma*”) a tulajdonképpeni, teljesen sötét (aphotikus) igazi barlangtól („*antron*”). A fény hiánya teszi a barlangot különleges, a földfelszíni élőhelyektől lényegesen eltérő biohorrá. Nemcsak a bejutó fény mennyisége a fontos, hanem a minősége is. Az egyre inkább a páratelítettség felé haladó levegőben a fény színképi összetétele nem marad változatlan. A behatoló fényt vagy a bejáratnál észlelt fény hányadrészeiben szokták megadni, vagy pedig valamely fénymérő által eszközölt abszolút egységekben (lux).

Bár a fény az állatvilág szempontjából is jelentős tényező, döntő fontossága a barlang produktíobiológiájával kapcsolatban van. Fény nélkül a zöld növényi szervezetek nem képesek a levegő széndioxidját asszimilálni. Így ezek a barlangokból, a bejárat régió kivételével, ki volnának zárva. Egészen a közelmúltig így tudtuk ezt. MORTON (1955) közölte, hogy kékmoszatok (Cyanophyceae) és zöldmoszatok (Chlorophyceae) még 2 lux fénynél is képesek a barlangok falain bevonatot alkotni és CLAUS (1955) az aggteleki Baradlából 68 moszatsfajt mutatott ki. Ezek a leletek egyesítve egyéb, szórványos adatokkal, arra intenek, hogy régebbi nézeteinket felül kell vizsgálnunk. Erről alább még szó lesz.

Az aktuális szárazföldi tényezők a barlangokban

Physiographiai tényezők: mindaz, ami a barlang földrajzi helyzetéből és tengerszint feletti magasságából adódik és helyzeténél, alakulásánál fogva jellegzetes rá: így a bejárat helye, égtájfelfordulása, méretei, üregének nagysága, üregrendszere, egy- vagy többszintűsége, a bezáró kőzet hasadékrendszerének (lithoklasis) fejlettsége stb.

Talajtani tényezők: a szilárd barlangi kitöltés minősége (iszap, barlangi agyag, humusz, kavics, homok, kőhordalék, cseppkőképződmények, jég) nem közömbös a talajon élő állatok szempontjából (pl. giliszták!). A homokos-kavicsos lerakódások szemcsenagysága (granulometria) megszabja az intergranuláris üregrendszer méreteit és ezzel az esetleg ebben levő vízben élő szervezetek nagyságát is. A cseppkőképződmények ásványtani minőségéből, a kalcit és aragonit kristályainak O-jét izotópokra vizsgálva, következtetni lehet arra a vízhőmérsékletre, amelynél annak idején kiváltak, a karbonátok C^{14} -tartalmából pedig következtetést lehet vonni a képződmények korára. Nem közömbös a talaj hőmérséklete sem.

Meteorológiai tényezők: a barlang klímája valóban „mikroklíma”. Viszonylagosan önálló és független. Valóban csak viszonylagosan, mert a bejáraton keresztül a földfelszíni helyi klíma bizonyos távolságig (mélységig) érezteti a hatását. Ez a jelenség is megerősíti azt, hogy a bejárat szakaszt mindig el kell különítenünk a valódi barlangtól. Nyilvánvaló, hogy számunkra ismeretlen és hozzáférhetetlen nyílásokon, valamint a kőzet hasadékrendszerén át a barlang állandóan szellőzik. A barlangi levegőjárása, belső szélviszonyai kimutathatóan bizonyos függésben vannak a földfelszíni hőmérséklettel és légnyomással. Vannak „szeles” barlangok és vannak olyanok, amelyekben légmozgást alig lehet kimutatni.

A barlangi levegőben általában valamivel több a széndioxid, mint a légkörben. Vannak erősen széndioxidos, sőt kénhidrogénes barlangok is. A németországi Klutertbarlang levegőjében nincs ózón (CAUER, 1954). Egyelőre még nem tudjuk, hogy ez másutt is így van-e. Csak kevés barlang való-

ban „száraz”. A „nedvesség” általában csaknem mindenütt eléggé jelentékeny, mert a barlangboltozatról és a cseppkövekről lehulló vízcseppek, vagy a levegőből kicsapódó víz állandó nedvességet tartanak fenn. A csepegések mértéke kimutathatóan a földfelszíni csapadékviszonyok függvénye. A levegő viszonylagos páratartalma minden valamirevaló barlangban 90% felett van, általában 95–100%, de olykor túltelítettség is előfordul. A sötét barlangban a páratartalom ingadozása igen csekély, míg a bejárat régióban jelentékeny lehet. A páratartalom függvénye a vizek párolgása, amely többnyire rendkívül kicsiny.

Többfelé kimutatták már, hogy a barlangi levegő erősen ionizált. Egyesek állítása szerint a karbonátok C^{14} -e állandó radioaktív sugárzást okoz a barlangokban. Az aggteleki Baradlában TÁRCZY-HORNOCH (1955) mérései szerint béta-sugárzás egyáltalában nem volt kimutatható és a gamma-sugárzás is olyan gyenge, hogy a hibahatárt is figyelembe véve, sehol sem haladja meg a Budapesten mérhető átlagot.

A levegő hőmérséklete az európai barlangokban eléggé általánosan $10 \pm 1^\circ \text{C}$. Akadnak természetesen hűvösebbek is. A fagypont körüli és alatti hőmérsékletek lehetővé teszik a részleges vagy általános jégképződést (jégbarlangok) és a jég konzerválódását. Ennek ellenére ezekben is van állati élet! Európában a magasabb hőmérsékletű barlangok ritkák (pl. a zalatapolcai Tavas barlang). Ellenben alacsonyabb szélességek alatt, a szubtrópikusokon és a trópikusokon a barlangok hőmérséklete 20°C körül van, sőt még ennél is magasabb lehet. A hőmérséklet a bejárat szakaszban a földfelszíni időjárás hatása alatt áll és bizonyos határokon belül változik. Az igazi, belső, sötét barlangban ellenben az évszakos és évi ingadozás rendkívül csekély. Csak az esetleges tavaszi hólé-áradat, ahol van, módosítja átmenetileg, vagy pedig emberi beavatkozás (új bejárat nyitása) által előidézett fokozottabb légkörzés zavarhatja meg.

Nem kell azt gondolni, hogy mindezeknek az adatoknak szélesebb adatbázisa van. Ellenkezőleg! Egyes mérések ugyan szép számban vannak, de ezek csak pillanatfelvételt jelentenek a barlangról, többet nem mondanak. A részletesebb, rendszeres és huzamosabb időn át folytatott megfigyelések igen ritkák. Jó, következtetésekre felhasználható képet pedig csak ilyenek adhatnak.

A biológia számára a következőket vonhatjuk le tanulságképpen :
 1. A bejárat régiót élesen el kell választanunk a sötét barlangtól, mint eltérő természetű lakóhelyet. — 2. A bejárat szakasz abiotikus tényezői (többkevesebb fény, a hőmérséklet és a párateltség ingadozása) és a biotikus tényező (zöld növények tenyésztésének lehetősége) egészen más életkörülményeket teremtenek, mint amilyenek a sötét barlangban uralkodnak. Átmeneti terület ez a bioszféra földfeletti (*epigaea*) és földalatti (*hypogaea*) rétege (*biostratum*) között, az ingadozás és változás, a fény és a sötétség harcának színtere. Szelek-

tív szűrő a kívülről befelé és belülről kifelé igyekvő állatok számára, amely a fajokat ökológiai életrevalóságukra felülvizsgálja és kiválogatja. Valóságos természetes ökológiai kísérleti laboratórium. — 3. A sötét barlangban általánosságban az abiotikus tényezők, főképpen a magas páratartalom, állandó nedvesség, alig változó, eléggé alacsony hőmérséklet a környezetet nagyon egyenletessé, egyhangúvá teszik. Nincs változás, nincs kiválogatás, de ami már bent él, annak szervezete összhangban van az uralkodó viszonyokkal.

Az aktuális édesvízi tényezők a barlangokban

Vannak víz és vízjárás nélküli, vannak vizes, átmenetileg vagy állandóan vízjárta barlangok. A vizek sokfélék lehetnek: *a)* A boltozat repedéseiből vagy a cseppkövekről lehullott vízből keletkezett talajtócsák. — *b)* Az állócseppkövek (stalagmitok) lábánál összegyűlt vizek. — *c)* Az oldalfalak repedéseiből kiszivárgó víztől alkotott cseppkőmedencék vizei. — *d)* Az oldalfalakon és az állócseppkövek oldalain szivárgó víz. — *e)* Állandóvízű tócsák vagy „tavak”. — *f)* Állandóvízű patak vagy folyó. — *g)* A tavaszi hó olvadás után, vagy esőzések és zivatarok után a barlangon átrohant víz-áradatból visszamaradt tócsák a barlang emeleti vízfolyásmedrében, míg a víztömeg zöme különböző nyelőkön az alsóbb szinten futó, fiatalabb barlangba folyt le. — *h)* A homokos-kavicsos üledékek szemei közt meggyűlt ún. intergranuláris vagy interstitiális víz (Grundwasser).

A vizek hőmérséklete általában megegyezik a talaj, illetve a levegő hőmérsékletével, többnyire 8—10° C. A zalatapolcai Tavasbarlang vizeinek a hőmérséklete 18—20° C. A trópusokon természetesen még magasabb hőmérsékletek is előfordulnak. Az átmenetileg vagy állandóan vízjárta barlangokban a folyóvizek bizonyos változást mutathatnak, de ez hamarosan elmúlik és visszaáll az átlagos hőmérséklet. A pH átlagban valamivel 7 felett van. Amennyire az igen gyér vegyi elemzésekben látni lehet, mésztartalmuk magasabb a normálisnál, különösen a cseppkőbarlangokban. Oxigén- és szabad széndioxid-tartalmuk igen különböző. A csepegő és szivárgó vizek kemizmus és a folyóvizek közt mindig vannak finomabb különbségek. Az adatok száma azonban még olyan kicsiny, hogy általánosítást nem engednek meg.

Rá kell itt mutatnunk arra, hogy a beszivárgó, becsepegő és befolyó vizek igen jelentékeny szerepet játszanak a barlang táplálékellátásában, sőt — úgy látszik —, az állatvilág folyamatos utánpótlásában is. A barlangok faunagenezisében bizonyára a vízi elem jelent meg először.

Biológiai szempontból azt mondhatjuk, hogy az állandó jellegű állóvizek nagyon egyenletes viszonyokat biztosítanak lakóiknak, míg a folyóvizeknél bizonyos ingadozások vannak, de biológiailag ezek sem jelentősek.

A tengeri barlangok életviszonyai

Számos tengerparti barlang ismeretes, amelyben vagy állandóan bent van a tengervíz, vagy pedig dagálykor kerülnek víz alá. Szép számmal ismernek már teljesen tengeralatti barlangokat is. Ezekre vonatkozó ismereteink alig haladtak még túl a faunalistákon. ARNDT (1936) és RIEDL (1956) összefoglaló cikkeire utalunk, de a továbbiakban nem foglalkozunk velük, mert az eddig összegyűlt anyag még nem érett meg biológiai értékelésre. Bizonyos azonban, hogy idővel ez is ki fog alakulni. Az eddigi szórványos megfigyelések arra utalnak, hogy ha a tengeralatti barlangok eléggé mélyek, akkor a fényhiány ott is kiválogatólag hat a fajállományokra.

A biotikus tényezők a barlangokban

Ez kettős értelmű kérdésfeltevés. Idiobiológiai tekintetből a táplálék kérdése, cönológiai szempontból pedig az életközösségekre (bicönozis) vonatkozik.

Régezte azt hitték, hogy a barlangi állatvilág állandó éhezés állapotában van. Ma már tudjuk, jórészt magyar kutatások eredményeképpen (DUDICH, 1930), hogy ez nem áll. Ellenkezőleg, mindenütt elegendő, sőt bőséges táplálék áll az állatok rendelkezésére. Természetesen itt is el kell különítenünk megítéléskor a bejáratok régiót a valódi barlangtól. A bejáratokban és közelében érezhető a külvilág hatása: állatok kerülnek be, a szél leveleket hord be, stb. A belső barlangban a főszállító a víz. Mind a csepegő, mind pedig a folyó vizek sok szerves törmeléket, állathullakat, növényi részeket, fadarabokat stb. hoznak be a barlangba. Ezek ott korhadnak, gombák fejlődnek rajtuk és mindez kielégíti a korhadék- és gombaevők (saprophaga, coprophaga, saproxylophaga, humigeophaga, mycophaga) igényeit. A kémiai adatok szerint a vizek iszapjában is jelentékeny mennyiségű nitrogéntartalmú anyag van. Már az európai barlangokban is, de főképpen a trópusok alatt igen jelentékeny táplálékforrás a denevérek ürülékéből keletkezett guánó, amely igen sokféle állatnak, különösen rovaroknak ad táplálékot. Mindezek rovására élnek a ragadozók, amelyeknek fajszáma mindig jóval kisebb. Ezekhez járulnak még a külső és belső élősködők, mint különleges táplálkozásbiológiai csoport. A biotikus tényezők közé kell számítanunk az embert is, mert különösen a látogatott látványos barlangokban igen lényegesen hozzájárul a barlang táplálkozásbiológiai ellátásához.

Mindezek alapján úgy gondolhatnánk, és nem is olyan régen még ez is volt a nézet, hogy a barlang táplálkozásbiológiai szempontból teljesen a külvilágra van rászorulva, vagyis ún. függő élőhely. Ma azonban már tudjuk, hogy ez nem így van, mert van belső elsőleges termelés is, amelyről alább lesz szó.

A történeti tényezők a barlangokban

Hogy mindezek a tényezők a barlang keletkezése és fejlődése során hogyan alakultak ki és jutottak érvényre, exakte nem tudjuk megállapítani, csak bizonyos jelekből és ha kinyomozható, a barlang geológiai fejlődéséből következtethetünk ezekre. A viszonylagos kormegállapítások a többszintű barlangoknál reményteljesebbek, mint az egyszintűek esetében. Az abszolút kort manap még nem tudjuk megállapítani, mert a cseppkövek növekedéséből vont következtetéseknél annyi a hibaforrás, hogy az eredmény teljesen megbízhatatlan. Újabban az izotópok segítségével történő kormeghatározást emlegetik, de ezzel is csak az üledékek és a cseppkőképződmények kora volna megállapítható. Felvetették már a barlangi üledékeknek pollenanalitikai vizsgálatát is, mint lehetséges módszert.

Mindezeknek komoly biológiai hatásuk van, mert a barlangi fauna keletkezésének, illetve bevándorlásának a kérdésével függenek össze. A troglobiosnak kétségtelenül volt successiója. Nyilvánvaló, hogy tagjai nem egyidősek a barlangban. A vízi fauna számára hamarabb kialakulhatott a lehetőség a barlangban élésre, mint a szárazföldi állatvilág számára. A kor szempontjából különös figyelmet érdemelnek azok a fajok, amelyeknek mai elterjedési viszonyai arra utalnak, hogy azok régi idők (harmadkor, jégkorszak) faunájának maradványfajai (relictumok), esetleg tengeri származásúak.

A különböző területek barlangi állatvilágának összehasonlító tanulmányozása világosan arra utal, hogy földtörténetünk utolsó nagy eseménye, a jégkorszak, igen nagy hatással volt a barlangi faunákra. Az egykori eljegesedett területek barlangjaiban, ha van is ma bizonyos állatvilág, az igen szegényes és valódi barlanglakó tagjai nincsenek. A periglaciális területek barlangjaiban már akadnak ilyenek, bár szerény számmal. A távolabbi, az eljegesedés hatásától mentesen maradt vidékek barlangjaiban viszont hemzsegnek az érdekesnél érdekesebb állatfajok. Sajnos, hazánk területe a periglaciális vidék része volt, ennek minden következményét érezzük barlangi faunánkon is.

A barlangok élővilága

A barlangokban található növény- és állatvilág fajai, illetve az egyes fajok állománya (populatio) a barlangban nem egyenlő korú, multú és jelentőségű és a barlanghoz, mint élethely-egységhez (biochor) való viszonyuk is különböző. Ezt már igen régen felismerték, úgyhogy SCHIÖDTE már 1849-ben három csoportját különböztette meg a barlangi állatoknak. Ezt a felosztást SCHINER (1854) tökéletesítette és ez tulajdonképpen ma is általános használatban van, bár több kísérlet történt módosítására és további csoportok vagy alcsoportok felállítására. A három élőlény-csoportot röviden a következőképpen jellemezhetjük :

1. *Barlangi vendégek (troglonexek)*: Alapjában véve semmi keresnivalójuk sincs a barlangban, hanem oda csak a sors szeszélye: szél, árvíz sodorja be őket, beesnek, betévednek, az ember hurcolja be példányait, amelyek azonban ott nem találják meg életfeltételeiket és vagy áldozatul esnek a ragadozóknak, vagy elpusztulnak és a barlangi állatok falják fel hullájukat. — 2. *Barlangkedvelők (troglophilek)*: Tulajdonképpen külvilági fajok, amelyek nincsenek a barlanghoz kötve, hanem azt önként keresik fel, hogy ott éjjelezzenek, nappalozzanak vagy átteleljenek; esetleg táplálkozás céljából (gombák, korhadó fa, guánó) keresik fel a barlangot; egyeseknek a barlangi környezet annyira megfelel, hogy a barlangban kialakul egy fajtájuk, amely szaporodik is ott; nagy ökológiai életrevalósággal rendelkező fajok, amelyeknek legtöbbször semmiféle különleges, barlangi „alkalmazkodási” jelenséget nem mutat. Egyeseknél azonban a szaporodás évszakossága megszűnik. A három élőlény-csoport közül ez a legheterogénebb és ezen belül könnyen lehet alcsoportokat megkülönböztetni. — 3. *Barlanglakók (troglobiontok)*: Kizárólag csak barlangokban élő, legfeljebb egészen kivételesen másutt előforduló fajok; a barlangi környezethez vannak kötve, többnyire valamilyen „alkalmazkodási” jelenséget mutatnak, vagyis legtöbbször színtelenek, fehérek, szemük csökevényes vagy hiányzik és szaporodásuk nem szakaszos.

Ezt a hármas felosztást ugyan állatokra találták ki, de újabban olasz botanikusok kiterjesztették azt a barlangi növényekre is. Megjegyzendő, hogy a csoportok éles elkülönítése sokszor szinte lehetetlen, ezért fel is merülhet az a kérdés, hogy valójában lehetséges-e itt igazi „kategorizálás”, (= classificatio), vagy pedig okosabb, ha csak „typizálás”-ról beszélünk. Tudnunk kell azt is, hogy ez a felosztás *idobiológiai*, vagyis az egyes fajok sajátosságain alapszik. Ha az élővilágot *cönológiai* szempontból nézzük, szükségképpen más felosztáshoz jutunk (DUDICH, 1932).

A három szervezetcsoport számbeli aránya a barlang élővilágában nem egyenlő. Legtöbb mindig a troglonex és troglophil faj, amelyeknek példányai főképpen a bejáratok szomszédságában találhatók, állományaik változók és esetleg ki-bevándorlást végeznek. Legkevesebb mindig az igazi barlanglakó faj. Ezek a legérdekesebbek, legfontosabbak és ezek nyújtják a legnehezebb problémákat.

A barlangok növényvilága

Régóta ismeretes, hogy a barlangok szájában, ahol ennek konfigurációja azt lehetővé teszi, különböző *virágos növények*, *páfrányok*, *mohák* és *zuzmók* telepsznek meg. Ezek részben mozaikos területi helyfoglalást mutatnak, részben pedig a befelé csökkenő fénynek megfelelően

bizonyos kiválogatódás révén övszerű helyi megoszlást. Hozzájuk különböző *moszatok* is csatlakozhatnak, amelyek elmennek a fénybehatolás végső határáig is. Az ezekre vonatkozó irodalom meglehetősen gazdag. A főproblémákat MORTON és GAMS (1925) foglalták össze ezekre vonatkozóan. Azóta persze az irodalom még bővebb lett. Nálunk BOROS ÁDÁM (1935, 1942) foglalkozott velük. Több szerző megemlékezett arról, hogy a villanyvilágítású barlangokban egyes helyeken a villanykörték közelében is kialakulhat egy zöldnövény-együttes.

A barlang bejáratí szakaszának változó, de a külvilágtól mégis eltérő környezeti viszonyai kiválogatják a felsőbbrendű növényeket. Egyeseken alaktani eltérések, szövettani elváltozások mutatkoznak, mások nem tudnak termést hozni. Többeknek az élettartama feltűnően megnyúlik. Valamennyien fontos szerepet játszanak a barlang produkcióbíológíája szempontjából.

A sötét barlangba bejutott magvak, ha az alacsony hőmérséklet következtében egyáltalában csíráznak, csak színtelen, etiolált csíranövényt képesek fejleszteni, amely hamarosan elpusztul vagy áldozatul esik a növényevő állatoknak.

Megjegyzendő, hogy a barlangi viszonyok bizonyos növényélettani kutatások számára igen kedvező alapfeltételeket szolgáltatnak. Az abszolút sötétségen kívül a különben csak nehézkesen, esetleg drága klímakamrák létesítésével megoldható állandó hőmérséklet és állandó relatív páratartalom itt természetből adva, nagy arányokban megtalálható. Egy esetleges barlangi laboratóriumban a sötétség mellett különböző színű fényforrások alkalmazására is mód nyílik. Mint látni fogjuk, a barlangok produkcióbíológíájának alapkérdése az elsődleges produkció, tehát a sötétben való klorofillképződés és széndioxidasszimiláció itt volna jól és változatosan tanulmányozható.

Abból a nézetből kiindulva, hogy a sötét barlangban fotoszintézis nem lehetséges és így ott zöld növények nem tenyészhetnek, alapjában véve senki sem törődött a *moszatok* rendszeres kutatásával. Régebbi és újabb szórványos adatok utaltak ugyan erre, de mégis a szenzáció erejével hatott CLAUS GYÖRGY (1955) közleménye az aggteleki barlang moszatjairól, amelyben 44 Cyanophyta, 1 Euglenophyta, 12 Chrysophyta és 12 Chlorophyta fajt közölt. Ezekhez még hozzáadhatjuk azt az 5 Euglenophytát, amelyet én mutattam ki (DUDICH, 1932, p. 40), de amelyeket régi szokás szerint a „Protozoák” közt soroltam fel. A barlang táplálkozás- és produkcióbíológíája szempontjából elsőrendűen fontos kérdés ezeknek a moszatoknak az auto-, mixo- vagy heterotrophíája, amely a barlang viszonyai között vizsgálható ki.

A barlangba került változatos növényi maradványok, fadarabok, állati hullák stb. lehetővé teszik a különböző, heterotroph *gombák* tenyésztését. Az erre vonatkozó irodalom eléggé gazdag. A hazai adatokat MOESZ G. foglalta

össze (1941). Több gombafajt barlangi lelet alapján írtak le. Bár a gombák mint saprophil lények, tulajdonképpen függetlenek a fénytől, a fény hiánya és az alacsony hőmérséklet csak kevés fajnak kedvez. Ezért sokan nem jutnak túl a myceliumképzésen, torzképződményeket mutatnak és nem fejlesztenek termőtestet. Különös érdeklődéssel kísérték a bűvárok a rovarokon, főképpen bogarakon élő, biológiailag fel nem derített jelentőségű Laboulbeniales-sorozatba tartozó apró gombákat (BÁNHEGYI, 1940, 1949). Amerikában és Afrikában egy barlangi betegség (cave disease), a *histoplasmosis* tűnt fel, amely a tüdőnek a megbetegedése. Kórokozói a *Histoplasma*-genus fajai (*H. capsulatum* DARLING *Duboisii* VANBREUS).

A barlangok bakteriológiai vizsgálata még csak a kezdet kezdetén tart. Bizonyos, hogy a vízben, levegőben és a talajban egyaránt előfordulnak baktériumok, amelyeknek szerepe a korhadás, rothadás folyamatának előrevitele a mineralizáció felé. Egyes barlangi vizek nagy nitráttartalma nitrátbaktériumokra utal. Az Actinomycetes-osztály bizonyos fajai antibiotikumokat termelnek. A Chlamydobacteriales-sorozat egyes tagjainak felfedezése az aggteleki barlangban (DUDICH, 1932) produktóbiológiailag volt jelentős, mert *Beggiatoa leptomitiformis* (MENECH.) nevű kénbaktérium, valamint a *Leptothrix ochracea* KÜTZ és *L. crassa* CHOL. nevű vashbaktériumok chemosynthesissal dolgozó „anorgoxydászok”, tehát primär producensek. A legújabban leírt *Parabacterium spelei* CAUM. ugyancsak vasvegyületeket fel dolgozó autotrof lény.

Hozzá kell még tennünk ehhez azt is, hogy egyesek bizonyos csepkképződmények keletkezését egyrészt kéalgáknak, másrészt pedig baktériumoknak tulajdonítják. Újabban a barlangi mészkövek korrosióját és az ásványtanilag kissé nehezen definiálható különös barlangi „nihilum album” (Montmilch, mondmilch) képződését baktériumok tevékenységével magyarázzák (CAUMARTIN, 1957, 1958).

Végül, hogy a vírusok se maradjanak ki, megemlítem, hogy újabban, különösen Dél-Amerikában, a veszettség terjesztésében a barlanglakó denevéreket teszik felelőssé. Ezek között ti. vannak olyan fajok, amelyek (*Diphylla* és *Desmodus*-fajok) sebet ejtenek a nyugvó, alvó emlősökön és a kifolyó vért nyalják. Így terjesztik a különben bennük élő veszettségi vírust.

A barlangok állatvilága

A világ barlangi állatainak rendszeres katalógusa, a „Animalium Cavernarum Catalogus” WOLF B. tollából 1934—1938. közt jelent meg. Hozzá a biológiai bevezetést nekem volt szerencsém megírni. Ez a hatalmas mű rendkívül megkönnyíti a munkát, mert az állatfajokat kétféle módon sorolja fel. Először

országok és barlangok szerint, másodszor pedig a rendszer szerint és a fajokon belül felsorolja a barlangokat, ahol a fajokat találták. Természetesen, mint minden katalógusnak, úgy ennek is vannak bizonyos hibái, hiányai és tévedései, ezek azonban oly elenyésző számúak, hogy a munka óriási jelentőségét nem csökkenthetik.

Az irodalom felsorolása, amelyből a néhai szerző az anyagot összegyűjtötte, 108 oldalt tesz ki. Az azóta eltelt 21 év sem volt terméketlen a speleozoológiában, és a tömértelen adatot folyóiratokból, a Zoological Recordból és a referáló folyóiratokból kell az embernek összevadásznia. Az alábbiakban természetesen nincs szándékomban rendszeres áttekintést adni a barlangi állatvilágról, hanem csak röviden, inkább ökológiai és ethológiai szempontból tárgyalom.

A barlangi vizek állatvilága

A földalatti vizek állatvilágáról két könyvünk is van (SPANDL, 1926, CHAPPUIS, 1927), de már mindkettő túlhaladott. Ez azonban csak a faunisztikájukra vonatkozik, a biológiai problémákat mindkettő jól meglátta.

Az egysejtűekkel (Protozoa) eddig nem sokat törődtek, de újabban feljűk fordult a figyelem. Többségük troglóxén vagy troglóphil. A szivacsok (Porifera) és csalánozók (Cnidaria) csak troglóxén elemek. A laposférgek közül aránylag sok faj képviseli az örvényférgeket (Turbellaria), kevés kivétellel troglóbiontok. A fonálférgekre (Nematoidea) alig terjedt ki a kutatás, mert nem látszottak reményteljes csoportnak. Újabban azonban (ANDRÁSSY, 1959) több barlangi fajuk vált ismertté. Ugyanez áll a kerekesszűférgekre is (Rotatoria), amelyeknek valódi barlanglakó alakjait úgy látszik hazánkban sikerült megtalálni (VARGA, 1959). A csillóshasúak (Gastrotricha) és a zsinórférgek (Nemertoidea) csak kivételes jelenségek barlangi vizekben. A gyűrűsférgek közül gyakoriak a különböző giliszták (Oligochaeta), de ezek legfeljebb troglóphilek, a troglóbiontok ritkák. A soksertéjűekből (Polychaeta) akad tengeri reliktum is, mint troglóbiont. A piócák (Hirudinoidea) keyesen vannak, de néhány csakis barlangból ismeretes. Nem tudjuk, miből élnek, vajon ragadozók-e, vagy élősködők.

Igen sok fajjal vannak képviselve a rákok (Crustacea). Természeteszerűleg hiányzanak azok, amelyek planktonnal, főképpen phytoplanktonnal táplálkoznak (Phyllopoda, Cladocera). Ezekből csak itt-ott akad egy-egy troglóxén példány. Gyakoriak a szerves törmelékkal táplálkozó és a ragadozók. A gylósrák (Ostracoda) nem sok van, míg feltűnően nagy az evezőlábúak (Copepoda) száma. Kevés kivétellel troglóbiontok.

A maradványrákok (Anaspidacea) és Thermosbaenaceák száma kicsiny, de hát ezekből az egész világon is csak kevés ismeretes. Mind troglobiontok. Kevés kivétellel troglobiontok a vízi ászkák (Isopoda) barlangi fajai is, köztük több tengeri származású reliktummal. Feltűnően sok a bolharák (Amphipoda), a közismert *Niphargus*-genus számos és nehezen meghatározható fajával. A nyilván tengeri származású hasadt-lábú rákok (Mysidacea) csak néhány fajjal vannak képviselve. A tízlábú rákoknak úszó alakjai (Natantia) közül több barlangi van, köztük az igen régen ismert *Troglocaris Schmidt* DORM. az illir-dalmát karszt, Franciaország és a Kaukázus barlangjaiban, jellegzetes troglobiont állat. A mászó tízlábú rákok (Reptantia) közül Európában csak a folyami rák itt-ott troglóxén, míg Észak-Amerikában a *Cambarus*-genusnak több faja igazi barlanglakó.

A rovarok közül több troglóphil kétszárnyú (Diptera) és néhány szőrösszárnyú (Trichoptera) lárvái élnek a vizekben. Mint kifejtett alak (imago) egy-két vízi bogár (Hydrophilidae, Dryopidae) és vízipoloska (Hydrocorisae) vált ismeretessé barlangokból. A pókszábasúak (Arachnoidea) számtalan szárazföldi fajával szemben alig néhány víziatka került elő barlangokból.

A kagylók többnyire csak troglóxének, míg a csigák közül valódi troglobiontok is kerülnek (*Lartetia*, *Paladilhops*). A mohállatok (Bryozoa) igen ritka troglóxének.

Európában igazi barlangi hal nincs, csupán betévedt troglóxének. A zalatapolcai Tavasbarlang fürgecselléi (*Phoxinus phoxinus* L.) talán már troglóphilnek tekinthetők, mert bizonyos alaktani és élettani sajátágaikban eltérnek a felszíni vizekben élő fajtársaiktól. Valódi, elszíntelenedett és vak halak ismeretesek Közép-Afrika, Madagaszkár, Dél- és Közép-Amerika, az Antillák és Észak-Amerika barlangjaiból. Legrégbben ismert a híres Mammutbarlang vak hala (*Amblyopsis spelaeus* DE KAY). Gondolható, hogy ezeknek szemesökevényeit többen igen alapos vizsgálat alá vették és megállapították a csökevényesedési folyamat menetét és részleteit. Egyeseken érdekes élettani vizsgálatokat is végeztek.

A kétéltűek farkos alakjai (Urodela) közül Európában csak kettő él barlangokban, mégpedig a legrégebben ismert barlangi állat, a híres olm vagy barlangi göte (*Proteus anguinus* LAURENTI, 1768) és az olasz barlangi szalamandra (*Hydromantes italicus* DUNN). Észak-Amerikában több egészen vagy félig vízi szalamandra és göte él. A békák (Anura) a barlangokban csak troglóxén elemek. Ismeretes ugyan előttem egy *Leptodactylus cavernicola* LYNN, 1954. nevű béka Jamaikából, de ezt csak felfedezésének ténye köti barlanghoz, különben semmi alkalmazkodást nem mutat.

A barlangok vízi életében a halak és a kétéltűek képviselik a legfelsőbb, ragadozó szintet.

A barlangok szárazföldi állatvilága

A szárazföldi barlangi fauna sokkal gazdagabb fajokban, mint a vízi. Ezt a fajgazdagságot főképpen a szárazföldi ászkák (Oniscoidea), rovarok (Insecta) és pókszabásúak (Arachnoidea) nagy száma idézi elő.

A barlangi talajok és korhadék egysejtű- és fonálféreg-faunájáról még meglehetősen keveset tudunk. Újabban kezdenek velük foglalkozni, mert kiderült, hogy valójában nem is olyan „ubiquisták” és „eurycönök”, mint azt eddig hitték. Több olyan fonálféreg faj van már, amelyet barlangból írtak le (Andrássy, 1959). A giliszta-k száma ČERNOSVITOV (1939) összeállítása szerint igen tekintélyes. A féreglábakat (Archipodiata) 2 őslégsőves (Onychophora) és néhány medveállatka (Tardigrada) képviseli. Ez utóbbiakból bizonyára több is fog akadni, ha utánanéznék.

A rákok közül az ászkáknak (Isopoda) számos szárazföldi faja él a barlangokban. Különösen a francia, spanyol, olasz és balkáni barlangok gazdagok ezekben, egész sereg valódi barlanglakó fajjal. Hasonló az eset az ikerszelvényesekkel (Diplopoda) és a százlábúakkal (Chilopoda) is. Észak-Amerika ilyen faunája tökéletesen más, nem is beszélve a trópusokról. Míg a félrovarokról (Protura) alig van barlangi adatunk, addig se szeri, se száma az alsórendű rovaroknak (Apterygota). Sok köztük barlanglakó. Nálunk is több fajuk található.

A kérecszek (Ephemeroptera), álkérecszek (Plecoptera) és szitakötők (Odonata), rágesáló rovarok (Corrodentia) többnyire csak troglóxének, olykor vízi lárvából nevelődve. Aránylag sok szőrösszárnyú (Trichoptera) troglóphil (*Micropterna*, *Stenophylax*). Akad köztük teljesen barlangban fejlődő is. A hártványásszárnyúak (Hymenoptera) nálunk áttelelő troglóphilek vagy troglóxének, míg a trópusokon több fajt barlangokból írtak le. Itt több hangyafaj is él barlangokban, ami nyilván ezeknek kielégítően magas hőmérsékletére vezethető vissza. Nálunk egyes lepkek nappalozó vagy éjjelező troglóphilek, esetleg troglóxének. A trópusokon a barlangok guánójában egész sereg olyan lepkefaj hernyója él, amelyek csakis barlangból ismeretesek. A szipókás rovarok (Rhynchota) barlangokban alig fordulnak elő. Zömmel a ragadozó Reduviidae és Emesidae családokba tartoznak, vagy pedig élősködők. Hátsó-Indiában és Közép-Afrikában találták őket. Néhány vizenfutkosó poloska is ismeretes Nyugat-Afrikából.

Aránylag nagy a száma a barlangokban élő egyenesszárnyúaknak (Orthoptera). Túlnyomó többségük trópusi állat, csótányok (Blattidea) és szöcskék (Tettigoniidae), melyek főképpen a guános barlangok lakói. Ez utóbbiak ragadozók. Csodálatos alakok vannak köztük! Európában csak a *Dolichopoda*- és *Troglophilus*-genusok néhány faja ismeretes.

A trópusokon akadnak barlangi t ü c s k ö k (Gryllidae) és f ü l b e m á s z ó k (Dermatoptera) is.

Feltűnően sok a barlangokban élő k é t s z á r n y ú (Diptera), főképpen a hosszúcsápúak (Nematocera) osztagából. Nemcsak troglóxének, hanem erősen troglophilek is vannak köztük, amelyek teljesen a barlangban élnek, ott is fejlődnek. Sok fajukat barlangokban fedezték fel. Azonban csak mindössze 3—4 olyan faj akad köztük, amely valamelyes barlangi alkalmazkodási jelenséget mutat. Az összes ízeltlábúak közt ezekről tehető fel legkevésbé, hogy a kőzet lithoklasisrendszeréből vándoroltak volna be a barlangba.

Messze a legtöbb barlangi fajt mutató rovarrend a b o g a r a k (Coleoptera) csoportja. Nem számítva a néhány fajjal szereplő kisebb családokat, főképpen két család teszi ki a zömüket. A f u t ó b o g a r a k (Carabidae) családjának két alcsaládjából (Trechinae, Pterostichinae) származik a legtöbb barlangi genus, igen sok fajjal főképpen a Mediterraneum vidékeinek barlangjaiban. Annak idején FRIVALDSZKY JÁNOS, CSIKI ERNŐ, BOKOR ELEMÉR és MIHÓK OTTÓ számos *Anophthalmus* (*Duvalius*) fajt írtak le hazánkból is. A d ö g b o g a r a k (Silphidae) Bathysciinae-alcsaládja a másik csoport, melynek fajai számtalan genusra szétosztva ugyanezen a területen élnek. Közéjük tartozik az elsőnek megismert barlangi rovar, a postojnai (= adelsbergi-postumiai) barlang híres bogara, a *Leptoderus Hohenwarti*, amelyet a Sopronból Krajnába kivándorolt és ott elsőrangú barlangkutatóvá lett hazánkfia, SCHMIDT FERDINÁND írt le 1832-ben. Az e családba tartozó fajok hazai ismeretét ugyancsak a fentebb említett bogarászoknak és BIRÓ LAJOSNAK köszönjük. Különleges specializációk, alkalmazkodási jelenségek bőven találhatók mindkét család barlangi fajain. Sajátos módon Észak-Amerika és a trópusok vakbogarak tekintetében összehasonlíthatatlanul szegényebbek.

A p ó k s z a b á s ú a k (Arachnoidea) nagy csoportjából s k o r p i ó k (Scorpionidea), s k o r p i ó p ó k o k (Pedipalpi) ritka jelenségek barlangokban. A többnyire parányi s z á l f a r k ú a k (Palpigradi) a mediterrán és osztrák barlangokban több troglobiont fajjal vannak képviselve. Egy fajuk nálunk is él (*Koenenia Vágvölgyii* SZALAY, 1956) az égerszögi barlangban. Számosabbak az á l s k o r p i ó k (Pseudoscorpionidae) és a k a s z á s p ó k o k (Phalangiidea), több troglobiont fajjal. A v a l ó d i p ó k o k (Araneidea) sok igen jellegzetes troglophil és troglobiont fajt mutatnak fel már a periglaciális területek barlangjaiban is, nem is szólva a délibb vidékekről. Különösen a Dysderidae, Leptonetidae, Micryphantidae és Linyphiidae családok tűnnek ki sok nevezetes barlangi fajukkal. Természetesen a trópusokon, amennyire ismeretes, hasonló a helyzet. Az a t k á k (Acaridea) szintén nagyon gyakoriak a barlangokban és sok fajukat innét írták le. Korhadékevők, ragadozók és paraziták, de különös módon alig akad köztük valóban troglobiont. Rengeteg atka él a trópusi barlangok guánótelepein, de ezek még kevésbé ismereteseek.

A c s i g á k (Gastropoda) szép számmal ismeretesek barlangokból és pl. a *Zospeum*-genus Jugoszláviában és Olaszországban több barlanglakó fajáról nevezetes. Vannak köztük igen jellegzetes és gyakori troglóphilek is. Hazánkban, a Baradlában is él egy bennszülött faj (*Daudebardia cavicola* Soós, 1928.) Leginkább ragadozók, de vannak köztük korhadékevők is.

Észak-Amerika barlangjaiban több olyan farkos kétéltű (Urodela) él, amely csak a fejlődését futja meg vízben, kifejeletten szárazföldi állat (*Aneides*, *Eurycea*, *Gyrinophilus*, *Hydromantes*, *Plethodon*, stb.). Legtöbbjük troglóphil. Európában szalamandrák és gőték csak troglóxének, kivéve a *Hydromantes*-genus olaszországi troglóphil alakjait. Csont-bőrré soványodott békák (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*, *Bombina*) mindig troglóxének. A farkos kétéltűek a barlang szárazföldjén a legfelső fogyasztási szintet jelentik, mert mint ragadozók, rovarokkal, ászkákkal, férgekkel táplálkoznak. A hüllők is csak troglóxének mindenütt, mert nagy hőigényük miatt a nekik túlságosan hideg barlangokban nem tudnak megélni.

A m a d a r a k köréből itt-ott előfordul, hogy pl. a szirtigalamb, bagolyfélék vagy fecskéfélék fészkelnek a barlangok bejáratí szakaszában, de ez is csak ritka jelenség. Tulajdonképpen csak két család van, amelyben troglóphil fajokról lehet beszélni. Az egyik az Apodidae (s a r l ó s f e c s k e f é l é k), amelyből a szalangána-fajok (*Collocalia*) Délkelet-Ázsiában (Thaiföld, Borneo, Jáva, Fülöpszigetek, stb.) rendszeresen fészkelnek tengerre nyíló barlangokban. Fészkeik az „ehető fecskéfészkek”, jelentős élelmezési cikket alkotnak. A másik a l a p p a n t y ú f é l é k (Caprimulgidae) családjá. Ebben a híres délamerikai zsírmadár (*Steatornis caripensis* HUMB. 1817) határozottan troglóphil, mert Venezuela barlangjaiban teljes sötétségben fészkel. Este-éjjel repül ki táplálkozni. Pálmák és más növények olajos terméseivel él. A barlang sötétjében ultrahang-echóval tájékozódik (echolocatio, GRIFFIN, 1953), mint a denevérek, tehát alkalmazkodott sötét biochorjához.

Mint troglóxén elemek olykor előfordulnak barlangokban cickányok, rágesálók (mókusfélék, marmoták, pelefélék, egérfélék), többnyire csak átmenetileg vagy telelés céljából. Esetleg kisebb barlangokban nagyobb állatok (tövises sülök, medvék, párduc, tigris) ütnék tanyát. A rágesálók közt bizonyos hírnévre tett szert a *Neotoma magister* BAIRD, 1857 nevű faj, amely Észak-Amerika néhány barlangjában rendszeresen, állandóan bent él, de a külvilágban is előfordul. Ez talán troglóphilnek mondható.

Külön fejezet illetné meg a d e n e v é r e k e t (Chiroptera), melyeknek minden földrészen sok faja él. Egyesek barlangokban is nappaloznak és telelnek, de vannak olyanok, amelyek csakis barlangokban nappaloznak. A sötétben echolocatióval tájékozódnak. Űrülékük, a guánó, akár kisebb foltokban található, akár nagyobb tömegekben gyűlik össze, mint pl. sok trópusi barlangban, fontos táplálkozásbiológiai tényező. A troglobios egy külön szektorának, a „guanobiontoknak” ad életlehetőséget. Maguk különben

egész sereg belső és külső élősködő gazdái. Amerikában egyeseket a veszettség vírusának terjesztésével vádolnak. Újabban sokfelé elkezdtek a denevérek gyűrűzését, így nálunk TOPÁL GYÖRGY (1954). Ezzel egyrészt vándorlásukat, másrészt pedig telelő és alvóhelyeik állandó voltát igyekeznek megállapítani. Élettani vizsgálatuk a téli álmom ismeretéhez szolgáltat adatokat.

A barlangi állatok élősködői

Ezeknek a beillesztése a barlangi állatok három kategóriájába komoly nehézséget okoz. Produkciobiológiai is nehéz őket értékelni.

A külső élősködők között a vízi állatokon csak kevés ismeretes. Mint talán közömbös epizoák élnek egyes egysejtűek víziászák, bolharák és maradványrákok végtagjain. Az örvényférgекhez (Turbellaria) tartozó Temnocephalidea-rend több nemének fajai barlangi bolharákokon és garnélákon találhatók. Életmódjuk még tisztázatlan.

A szárazföldi állatokon is vannak külső élősködők. Így epizoikus egysejtűek élnek a szárazföldi ászkák (Oniscoidea) kopolyúinak kicsiny vízterében (zootelma). Sok élősködő kínozza a denevéreket. Egy részük egész életüket gazdájukon töltik, mások csak fejlődésüknek bizonyos szakaszát, ismét mások pedig csak időről időre, vérszívás céljából látogatják meg a denevéreket. Rendszertanilag véve legtöbbjük rovar, így a szúnyogféleknek (Culicidae), pilleszúnyogoknak (Psychodidae) és a poloskaféléknek (Cimicidae) több fajtát barlangokból írtak le. Közismert élősködői a denevéreknek a kétszárnyúakhoz tartozó bábtojólegyek (Pupipara) családjainak (Nycteribiidae, Streblidae) sok faja, valamint a denevérbolhák (Ischnopsyllidae) és fésűspoloskák (Polycetenidae). A pókszabásúak (Arachnoidea) osztályából, mégpedig az atkák (Acaridea) rendjéből több kullancs (Ixodidae), óvantage (Argasidae) és a Spinturnicidae és Trombiculidae család sok faja él egész életén át vagy átmenetileg denevéreken. Legtöbbnek ismeretlen az életmódja és a fejlődése.

A belső élősködők közt ismerünk egysejtűeket, így ostorosokat (*Trypanosoma*) és spórákat (Sporozoa: *Plasmodium*), amelyeket szúnyogok és poloskák közvetítenek át. De élnek spórák egysejtűek bolharákban, bogarakban és a barlangi gőtében is. Halakból, kétélűekből és denevérekből különböző szívó- (Trematoda), galand- (Cestoda) és fonálférgек (Nematoda) kerültek elő (BABOS, 1954, CHITWOOD, 1938, MÖDLINGER G., 1930, STUNKARD, 1938).

Nem kétséges, hogy korszerű és módszeres parazitológiai kutatások még számos új élősdifelfedezésére fognak vezetni. E tekintetben nemcsak a denevérekre kell ügyelni, hanem gondot kell fordítani a gerinctelenekre is.

A barlangi állatvilág analogónjai

Vannak a természetben más olyan biochorok is, amelyekből ki van zárva a fény és ennél fogva állatviláguk bizonyos megegyezéseket mutat a barlangi faunával. Ezek: *a) A talaj rétegei (endogaea)*, vagyis a humusz, televény, mezei és erdei stb. talajok belseje bizonyos mélységen túl és bizonyos mélységi határig, továbbá a hegyvidékeken a talajba mélyen beágyazott nagy kövek alja. — *b) A mikrobárlangok (microcavernae)*: különböző gerincesek, pl. egerek, pockok, ürgék, hörcsögök, marmoták, borz, üregi nyúl, stb. földalatti üreglakásai. — *c) Az ember által készített földalatti üregek*: bányák, tárnák, kőfejtők, pincék stb. — *d) A kőzetek repedésrendszere (lithoklasisok, diaklasisok)*. — *e) Földalatti vizek*: általános talajvíz, karsztvíz, amelyeket egyrészt a kutak, artézikutak, fúrások nyitnak meg, másrészt pedig források képében jelennek meg a felszínen. — *f) Psammál*: tengerpartok, tó-, folyó- és patakpartok homokos-kavicsos lerakódásai, amelyeknek szemcséi közt levő „interstitialis” vagy „intergranuláris” üregeket víz tölti ki. Ebben a vízben különleges élővilág tanyázik, a „psammon”.

Ezeknek a biochoroknak az abiotikus környezeti tényezői nagy mértékben megegyeznek a barlangiakkal. A fényhiány, párateltség és a mélyebbekben a hőmérséklet nagyjában azonos mértékűek és egyenletességük is valószínű. Faunájukat már régen kutatják. Kitűnt, hogy ez a barlangi állatvilággal hasonlóságot és rokonságot mutat. A hasonlóság konvergencia eredménye és abban mutatkozik, hogy számos faj depigmentált, csökevényes szemű vagy vak.

A rokonságra pedig abból következtethetünk, hogy 1. ugyanazon genusznak egészen közelrokon fajai élnek barlangokban és az analóg biochorok valamelyikében. — 2. Ugyanazon faj egyaránt él barlangban és valamelyik analóg biochorban. — 3. Közös reliktum-csoportjaik, genuszaik, sőt fajaik vannak.

Ezeknek a biochoroknak az állatvilága fontos adatokat szolgáltat a barlangi fajok rokonsági és elterjedési viszonyaira és nem kevés alapot ad annak a kérdésnek a vizsgálatához, hogy a barlangi élővilág tulajdonképpen honnét is származik. Az alapprobléma itt az, hogy mennyire tágan vagy mennyire szűken szabjuk meg a „barlang” fogalmát.

A barlangi állatvilág elterjedése

A barlangkutatás eredményeit igen sok, többé-kevésbé terjedelmes faunajegyzék tartalmazza. Ezek azonban többnyire csak extenzív kutatások eredményei. Kevés az igazi barlangi monografiák száma. Még kevesebb munkát ismerünk, amely terjedelmesebb barlangvidékek vagy egy ország barlangi állatvilágát összefoglalóan tárgyalná. Kiemelendő ezen a téren

JEANNEL (1926) könyve a francia, LERUTH (1939) műve a belga barlangok állatvilágáról. A WOLF-féle katalógus, megjelenése idejéig, jól összefoglalta az adatokat, de hát ez katalógus és nem szöveges mű.

Mindezek tulajdonképpen csak a nyersanyagot tartalmazzák az állatföldrajzi tárgyalás számára. A barlangi faunák összehasonlítása révén tűnnek ki azok hasonlóságai vagy különbségei, olykor elképesztő megegyezéseket, majd érthetetlen eltéréseket vagy hiányokat mutatva fel. Ilyenkor állapítható csak meg a barlangi faunák kapcsolata a vidékek felszíni faunájával is. Mindezekből azonban a mai napig sem születhetett meg a barlangi állatföldrajz. Talán azért, mert a világ barlangjainak még csak egy kis része van tudományosan feltárva. Irdatlan nagy területek barlangjairól még semmit sem tudunk. Hiába volnának a legszebb, legjobbnak látszó feltevések vagy elméletek, egyetlen új lelet felboríthatná az egészet.

Ákárhogyan is, de mégis képződik valamelyes leíró kép a barlangok faunájáról. Hátra van azonban ennek a képnek, vagy legalább is a kép egyes vonásainak magyarázata. Ez volna az ökológiai és történeti, eredeztető állatföldrajz feladata.

Itt merül fel komolyan a barlang kialakulása korának kérdése, majd ehhez kapcsolódva a barlangi fauna korának, múltjának problémája. A fauna elemei nyilván nem egykorúak, sőt mind-egyiken belül, vízi és szárazföldi elemeket véve, több bevándorlási utat és időt kell föltételeznünk. A barlangok koráról újabban egyre többet írnak, de pozitív eredmények még alig mutatkoznak. Az eljárásoknak sok a hibaforrása és így az eredmények bizonytalanok vagy csak relatívok. Ugyanígy a barlangi üledékek és cseppkőképződmények koráról sincsenek még biztos adataink. A többszintű barlangok kapcsolatai a folyóvizek terraszaival és így összefüggésük a postglaciális klímaváltozásokkal, oksági viszonylatban nem maradtak ellentmondás nélkül. Egy ideig pedig úgy látszott, hogy ezek eléggé szilárd alapot nyújtanak.

Igen sok barlangban találtak fajokat, amelyeket maradványfajoknak (reliktum) minősítettek. Ezek valamely régebbi geológiai korból eredő, a köztes időt a barlangi életre való áttéréssel átvészelt fajok. Vannak köztük jégkorszaki és harmadkori, sőt tengerből származtatható fajok is. Ezeknek barlangi létét, előfordulását többféle elmélettel vagy föltevessel szokták magyarázni. Legáltalánosabban elterjedt a jégkorszak nagy belöldi jégtakarójának és az Alpok stb. eljegesedésének hatásával való magyarázat (HOLDHAUS, 1932, THIENEMANN, 1950, stb.). JEANNEL (1942, 1943) minden troglobiontot „living fossil”-nak tart és a regionális elterjedési képek magyarázatára megalkotta az ugyancsak tetszetős „Tethys”-teóriát. Ez a közép- és dél-európai, mediterrán és nyugat-ázsiai barlangi állatok geológiai időkből való szétterjedését, jelenlétét és hiányát, szétszaggatott elterjedési képüket stb. jól meg tudja okolni. Ennek azonban az az előfeltétele, hogy a

kérdéses rendszertani egység (alcsalád, nemzetség, nem) fajainak származástani összefüggéséről már kialakult képünk legyen. Ez azonban aránylag ritka eset, éppen azért erre nagyon kell törekednünk.

A barlangi állatok különleges sajátosságai

A barlangi állatok közül a troglóphil és troglóbiont alakoknak lehetnek, sőt általában vannak is olyan szervezeti sajátosságai, amelyek őket földfelszíni rokonságuktól megkülönbözteti. Abból a ma még vitatható föltevésből kiindulva, hogy ezek a barlangban való élet következményei, a n t r o m o r p h o s i s o k n a k nevezik ezeket. Megnyilatkozhatnak alaktani-bonctani, élettani és szaporodásmódi sajátságokban. Nem valamennyi állaton vannak meg és főképpen nem mind a három együtt. Áttekintésük a következő:

Szervezeti sajátságok

a) Elszíntelenedés (*decoloratio, depigmentatio*): számos faj teste sápadtszínű, sárgás vagy sárgásbarna, piszkosfehér vagy fehér. Kőztakarójukból hiányzik a festékanyag (*pigmentum*). — b) Szemük sokszor különböző fokban csökevényes (*rudimentatio*) vagy hiányzik, vakok. — c) Sok barlangi rovar szárnyai csökevényesek, vagy a hátulsók teljesen hiányznak. — d) Számos esetben a kőztakaró igen vékony, a lélegzőszervek csökevényesek, bőrlélegzés van. — e) A csápok és a lábak feltűnően hosszúak, szemben a földfelszíni fajokkal; a csápokon és a test más részein a tapintóérzékszervek (tangoreceptorok), így a serték, szőrök, aesthetasusok száma növekedett és hosszabbakká lettek. — f) A rovarok közül egyeseknek a potroha feltűnően felduzzadt (*physogastria, pseudophysogastria*).

Élettani sajátságok

a) Negatív phototaxia, amennyiben különböző mértékben kerülnek a fehér fényt (photophobia, stenophotia). — b) A napfény közvetlen behatására elhalnak. — c) Nem bírják a hőmérséklet tághatárok közötti ingadozását (*stenothermia*). — d) Nem tudják elviselni a relatív páratartalom nagyobb arányú csökkenését (*stenohygia*). — e) Hypersensibilitás, fokozott érzékenység mechanikai ingerekkel (légmozgás, rázkódás) szemben. — f) Az édesvízi fajok osmoregulációja más, mint esetleges tengeri rokonaiké. — g) A vízi állatok oxigénigénye csekélyebb, mint a földfelszíni fajoké.

Mivel több tényezővel szemben szűk tűréstágassággal (tolerantia) jellemezhetők, általában „stenők”, „stenotop” fajok, melyeknek ökológiai életrevalósága (valentia) kicsiny.

Szaporodási sajátságok

a) A szezonikus szaporodási ciklus megszűnése (*aperiodicitas*), vagyis az év minden szakában szaporodnak. — b) A peték számának csökkenése, de viszont a pete méreteinek megnagyobbodása. — c) Az egyedfejlődés és a metamorphosis idejének megrövidülése.

A sajátságok kutatottsága és magyarázata

Mindezeknek a sajátságoknak, természetesen a rendszertani csoport általános szervezettségének keretein belül, meg kellene lenniük egy olyan állaton, amely valóban „troglobiont”. Azonban ez irányban ismereteink még nagyon hiányosak, különösen az élettani és szaporodási viszonyok tekintetében. Kevés az alaposan megvizsgált fajok száma. A barlangbiológiának ez a legnagyobb hiányossága és a jövődő kutatásoknak ezen a ponton kell kísérleti úton beavatkozniok.

Valójában csak a kívülről is megfigyelhető szervezettani sajátságokat ismerjük valamelyest, de ezeket is csak meglehetősen eklektikusan. Főképpen a látószerv csökevényesedésével, a depigmentációval és a tangoreceptorok kompenzációs megnagyobbodásával foglalkoztak. Ennek bő irodalma van. A többiről inkább csak esetleges megfigyelések vannak, amelyekből, kapcsolva őket a barlangi környezet általános sajátságaival, eléggé meg nem okolt általánosításokat szoktak tenni. Pedig mindezeknek az alapos ismerete volna szükséges arra, hogy a jelenségeket bionomiailag magyarázhassuk és azokat a származástan értékelni és felhasználni tudja. Csakis ezek ismerete alapján juthatunk el az egyszerű megállapítástól az okozati (causalis) magyarázathoz.

Ezek a hiányosságok, amelyek egyszersmind kitűzhetik a jövődő kutatások irányát és feladatait is, részletesebben a következők:

a) A fajok autökológiája: viszonyuk az abiotikus tényezők-höz, tehát a tolerantiahatárok és az ökológiai valentia fokának megállapítása. — b) A fajok szokástan (ethológia): magatartás, viselkedés, reakciók a környezeti tényezőkkel szemben, viszonyuk a biotikus tényezők-höz (táplálék, ellenségek, ivaritárs, utódok, szociabilitás, ivadékgondozás, nemzedékek száma, életkor, symbiosisok, synökia, kommensalizmus stb.). — c) A fajok élettana: táplálkozás, anyagszere, oxigénszükséglet, vitaminok és hormonok szerepe, a fény jelentősége, osmoreguláció, bélsymbion-

ták és mycetomák szerepe, reakciók különböző ingerekre, vedlési mechanizmus, napi életcyklus stb. — *d) A fajok egyedfejlődése* (ontogenesis): embryonális és postembryonális fejlődés a különböző csoportokban, peterakás, elevenszülés stb. — *e) A fajok örökléstan*a: A tulajdonságok örökletessége, mégpedig megváltoztatott viszonyok között, tehát kísérletes kutatások alapján. Csakis ezen az úton lehet szétválasztani a troglloxén és troglphil fajok egyedeire való barlangi hatást, amely nem öröklékeny, a troglobiontok örökletesen rögzült szerzett tulajdonságaitól. Az ilyen irányú kísérletes vizsgálatok száma igen kicsiny. — *f) A fajok bionómiája*: Csak az előbbieken alapján lehet arról szó, hogy a testi sajátságok magyarázatát meg tudjuk adni. A bionómia feladata az, hogy felderítse azoknak az „okoknak” és „feltételeknek” a láncolatát, amelyek együtt vagy egymásután hatva az állatra, előidézték a barlangi állatok feltűnő sajátságait, vagyis létrehozták az ún. „alkalmazkodási jelenségeket”. Ez a terület azután átvezet a barlangi állatok keletkezésének, származástanának kutatásához.

Könnyen belátható, hogy az ilyenfajta kutatások csak bizonyos tárgyi feltételek között folytathatók le. Ezek: *a) Kielégítő* mennyiségű állatanyag rendelkezésre állása. — *b) Az állatanyag rendszertani* helyének, nevének és rokonságának ismerete. — *c) Az eredeti termőhely* abiotikus tényezőinek kielégítő megállapítása. — *d) A vizsgálatoknak* természetes viszonyok közötti lefolytatása. — *e) Adequat és korszerű* műszer- és eszközfelszerelés, amely lehetővé teszi a szükséges methodika alkalmazását és bizonyos abiotikus vagy biotikus tényezők mesterséges, kísérleti megváltoztatását. — *f) A szervezettani sajátságokon kívül* minden más életjelenség megállapításához és megfigyeléséhez megfelelő hosszú idő kell, amely alatt a folyamatok lejátszódnak. Az időtényező tehát igen jelentős az ilyen vizsgálatoknál. Futó, akcidentális, egyes megfigyeléseknek az értéke és általánosíthatósága rendkívül kérdéses.

Nyilvánvaló tehát, hogy mindezekhez a vizsgálatokhoz valamiféle laboratóriumra van szükség. Az alaktani, szervtani, szövettani és sejttani vizsgálatok, miután az állatokat helyben, a barlangban konzerváltuk, illetve rögzítettük, bármely rendszertani intézetben, múzeumban vagy általános állattani, szövettani stb. intézetben elvégezhetők. Minden más azonban azt kívánja meg, hogy eleven állatokat hosszabb-rövidebb ideig természetes vagy mesterséges környezetben tartsunk, tenyésszünk, neveljünk és közben figyeljük őket, esetleg periodikusan fixáljuk. A barlangi állatok azonban, különösen a troglobiontok, igen nehezen viselik el a szállítást, mert hő-, víz- és párateltségi igényeik igen szigorúan megszabottak és így könnyen elpusztulnak. Számukra a természetes környezeti viszonyok összességét vagy egyáltalában nem, vagy pedig csak különleges berendezésű és drága klímakamrákban tudjuk biztosítani (kondicionálás).

Ezért legegyszerűbb megoldásnak az ígérkezik, hogy magában a barlangban létesítünk laboratóriumot a tenyészetek és bizonyos vizsgálatok számára, amelyet azután egy másik, a földfelszínen épült laboratórium egészít ki.

Barlangbiológiai laboratórium az egész világon csak négy van. Legrégibb a Jugoszláviában levő *Postojna* (=Adelsberg = Postumia), amelyet az olaszok létesítettek 1932-ben (DUDICH, 1933). Franciaországban *Mouliis*-ban rendeztek be egyet (VANDEL, 1950) 1948-ban. 1958-ban nyílt meg a belgák laboratóriuma *Hansur-Less*-ben. Végül 1958/59-ben létesült az EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM jóvoltából az *aggteleki Baradla* Barlangbiológiai Laboratóriuma. Az első két helyen megvan a földfelszíni laboratórium is.

Az ilyen barlangi laboratóriumok feladatait és céljait már régebbi írásaimban kifejtettem (DUDICH, 1931, 1933, 1934). Ezek lényege az, hogy a fentebb felsorolt, a barlangbiológiára vonatkoztatott tudományágak hiányosságainak (a–f) megszüntetésére, pótlására kell törekednünk kísérletes kutatásokkal. Ezekből adódik a Baradla Barlangbiológiai Laboratóriumának munkaprogramja is. Ebből igyekszünk annyit megvalósítani, amennyire helyi adottságunk, műszereink, technikai felszereltségünk és szakembereink munkája módot fog adni.

A barlangi állatok rokonsága és származása

A barlangi állatok, főképpen a troglobiontok és az egész barlangi fauna keletkezésére vonatkozó nézetek minősége a kutatások kiterjedtségének, rendszertani anyag bőségének és a termőhelyek sokaságának volt a függvénye. A múlt évszázad végén még általános volt a felfogás, hogy: a barlangi állatvilág a földfelszínről bevándorolt fajokból alakult ki; a troglobiontok különleges sajátosságait a barlangi környezet hozta létre, vagyis a fajok „alkalmazkodtak” az új, a barlangi környezethez; a legtöbb troglobiont szigorúan egy bizonyos barlangra jellemző és másutt nem fordul elő.

Ezzel szemben, különösen a legjobban ismert európai és észak-amerikai barlangi faunák és troglobiontok tanulmányozása azt eredményezte, hogy a régi nézetet felül kell vizsgálni és módosítani. Hovatovább kiderült ugyanis a következő:

A földfelszínről való bevándorlás ugyan történt, sőt az ma is folyamatban van, azonban ez csak troglóxén és troglóphil elemeket eredményez. Minden valószínűség szerint kivételek ez alól a kétszárnyúak és a pókszabásúak. Csak igen kevés esetben eredményezhetett az ilyen bevándorlás szervezettani, élettani vagy szaporodási „barlangi” sajátosságokat. Viszont egyes esetekben valószínűsíthetők voltak olyan földfelszíni fajok, melyek a

troglobiontokkal közeli rokonságban voltak és föltételezhető, hogy azok származástani elődei, ősei.

Egyre inkább világossá vált, hogy a „barlanglakó”, troglobiont fajok ún. „alkalmazkodási” jelenségei nem különleges, nem kizárólagos sajátosságai a troglobiontoknak, hanem egészen hasonló jelenségeket találunk a lapon felsorolt *a—f*) analóg biochorok faunájának több tagján is. Szóval ezek a „barlangi” sajátosságok nem különleges és sajátos tulajdonságai a barlanglakóknak. Annál is inkább nem, mert ezek az analóg biochorok sok esetben nem különülnek el élesen a barlangtól. A talajvizek, a karsztvíz, de főképpen a kőzetek repedés-hasadékrendszere igen sokszor szoros kapcsolatban vannak a barlanggal. Egyre inkább előtérbe nyomult az a nézet, hogy van-e egyáltalában „barlangi” fauna és vannak-e igazában troglobiontok. Mivel a barlangok föltételezett kora általában jóval fiatalabb, mint az analóg biochorok legtöbbjéé, szinte természetesnek látszott a következő föltevés: a barlangi fauna, vagy legalább is annak igen jelentékeny része a troglobiontokkal együtt már előbb létezett, és a hasonló környezeti viszonyokat mutató analóg biochorokból (főképpen az *a*, *d*, és *e* jönnek tekintetbe!) származik. Az ún. „barlangi” sajátosságokra az ősök már ott szert tettek és így „praeformálva”, „praeadaptálva” jutottak be a barlangba. Itt, úgyszólván azonos környezeti viszonyok között tovább éltek, tenyészték, mert szervezetük a környezettel harmóniában volt. A barlangi környezet legfeljebb konzerválta, esetleg továbbfejlesztette a már meglevő alkalmazkodási sajátosságokat. Ez a nézet ma eléggé általánosan elterjedt, mondhatnám uralkodó. Természetesen a praeadaptatio feltételeit és lehetőségét minden csoportban és minden fajnál felül kell vizsgálni, hogy az térbelileg és ökológiai-ethológiai szempontból elképzelhető-e. Vannak csoportok, melyekre nézve ez nehézségekbe fog ütközni.

Az elterjedéstani ismeretek, karöltve az egyre finomodó rendszertani kutatásokkal, hamarosan rámutattak arra, hogy sem az egybarlangúság, sem a szűkkörű elterjedés nem általános tulajdonságai a troglobiontoknak, bár erre is van szépszámú példa. Ellenkezőleg, egyre több olyan troglobiont faj vált ismertté, melynek az elterjedési köre tág, vagyis nagyobb területeken, terjedelmesebb barlangvidékek vagy messze elszakított területek több barlangjában él a faj. Az ilyen fajok lokális, illetve regionális variálást mutatnak. Alfajaik, változataik, formáik fejlődhetnek ki, amelyek azután valóban mutathatnak szűk elterjedést, esetleg egybarlangúságot. Keletkezésük azzal magyarázható, hogy minden barlang egy-egy individuum és mindegyikben van valami olyan tényező vagy tényezőérték, amely őt a másiktól megkülönbözteti és amely kiválthatta a fajképtől való alkalmazkodást. Az ökológiai elszigeteltséghez hozzájárulhat a távolsági tényező, valamint a máris mutatkozó, főképpen a hím párzószerveiben megnyilvánuló ivari elszigetelődés is. Ezek a jelenségek, tehát a fajon belüli rendszertani egységek kialakulása, véleményem szerint valóban a barlangi élet következményei.

A barlangi állatok, főképpen a troglobiontok származástani vizsgálata két irányban folyt.

Legtöbbet foglalkoztak a troglobiont fajok különleges sajátosságainak származástani magyarázatával és értékelésével. Ennek alapját a különböző csoportokon belül összeállított fokozatos alaksorok, vagy különböző csoportok tagjaiból alkotott alkalmazkodási sorok adták meg. Ezek valamely testi bélyegnek a visszafejlődését, csökevényesedését, vagy éppen ellenkezőleg, fokozottabb fejlődését mutatták be. Ilyen sorok főképpen a rákok, bogarak és pókok köréből, valamint a halak osztályából kerültek ki. Olykor megtalálták a csatlakozó földfelszíni alakot, tehát az előfutárt, az „őst” is. Tagadhatatlan, hogy ezek a bizonyítékok eléggé meggyőzők, szuggesztívek. Nem szabad azonban szem elől tévesztenünk azt a sajnálatos körülményt, hogy fosszilis alakok hiányában mindezek nem valódi ősiségi (*euthygenetikus*) sorok.

Elméleti magyarázatokban sem volt és nincs hiány. Kezdetben vala a tiszta lamarckizmus. Ennek hívei a látószerv elcsökevényesedésében a nem-használat, a tangoreceptorok növekedésében pedig a fokozott használat evolváló hatásának, mint a kompenzációnak, fényes bizonyítékát látták. A fokozatos alaksorok a darwinizmust erősítő, lassú-fokozatos fejlődést látszottak alátámasztani. A kísérletes vizsgálatok pedig, kapcsolatban az örökléstannal, a mutációtant hozták előtérbe. Egységes nézet még nem alakult ki. (HEUTS, 1953, JANZER-LUDWIG, 1952, KOMAREK, 1955, KOSSWIG, 1935, 1949, LATTIN, 1939, LUDWIG, 1942, PETER, 1922, WOLSKY, 1934 stb.).

A másik vizsgálati irány a rendszertanra alapított. Egymással rokon olyan genuszokat vizsgáltak, amelyek vagy csupa barlangi fajt tartalmaznak, vagy pedig barlangi és földfelszíni fajokat vegyesen. Kiegészíthetők voltak ezek az analóg biochorokban esetleg előforduló rokonokkal. Ezeken belül azután a „speciatio”-t, az ún. „microevolutio”-t tanulmányozták. A sokfajos genuszokon belül csaknem mindig meg lehetett különböztetni kisebb-nagyobb fajcsoportokat, esetleg subgenuszokat, amelyek egy-egy alaktani sajátosság vonalas irányú fokozatos megváltozását, erősödését vagy gyengülését mutatják. Az ilyen, azonos fejlődési tendenciát mutató fajok összességét a franciák „*lignée*”-nek nevezik, míg a rokon genuszcsoportokat „*série phylétique*” néven emlegetik. Mindezeket nem csupán alaktanilag vizsgálják, hanem az eredményeket párhuzamosítják az el-, illetve szétterjedéssel és ösföldrajzi alapon igyekeznek magyarázni, mint azt a „Tethys”-teória megengedi. Ebben az irányban a legtöbbet és legmaradandóbbat franciák, főképpen JEANNEL R. (bogarak) és VANDEL A. (szárazföldi ászkák) alkottak.

Sajnálatos, hogy mindezeket a tartalmas és nagy elmeéllal megalkotott elméleteket és föltevéseket, hihetőleg és remélhetőleg csak egyelőre, semmiféle fosszilis lelet sem támasztja alá. Teljesen a recens fajokra vannak alapítva. Mindössze két fosszilis barlangi leletet ismerünk eddig a gerinctelenek köréből.

JEANNEL (1928) Algéria egy barlangjában talált egy, stalaktitba bekövesedett bogárszárnyfedőt (*Duvalius jurjurae semedanensis* JEANNEL), LOKSA IMRE pedig *Brachydesmus Topáli* LOKSA, 1959 néven egy ikerszelvényest (Diplopoda) ismertetett Budapest környéke egyik barlangjának jégkorszaki rétegéből.

A közösségi élet a barlangban

Mint régebbi írásaimban már kifejtettem, a barlangi élővilág megismerésének eredménye egy synthesis kell hogy legyen. Ehhez a fenti kutatások csak alapot szolgáltatnak, de belőlük az egybefogás nem valósítható meg. Rájuk építve, eredményeiket a szükséghez képest felhasználva, de más típusú kutatásokkal továbbfejlesztve érhetjük csak el azt a szintet, amelyen a synthesis megvalósítható.

Ezek a más típusú kutatások a cönológiai vizsgálatok. Már régebben (DUDICH, 1931, 1932, 1934) rámutattam arra, hogy a barlang, mint olyan, nem egyetlen és egységes élőhely (*biotop*), hanem bejáratú és sötét szakaszra oszlik, szárazföldi és vízi élőhelyek vannak benne, amelyek eléggé változatos, olykor mozaikszerű elosztásban összességükben egy *bioc hort* alkotnak. A biotopoknak bizonyos hierarchikus rangsora van, amelyek mindegyikének az élővilág egy-egy cönológiai egysége felel meg. Ezeknek a biotopoknak és életközösségüknek a kikutatása, a biotopok egymásra hatásának, az életközösségek kölcsönhatásainak, az életközösségi tagok kapcsolatának megállapítása a cönológia feladata. Mennyiségi gyűjtés nélkül ez alig valósítható meg. Mindazt, amit BALOGH JÁNOS könyvében (1958) olvasunk, a lehetőségekhez képest át kell ültetnünk a barlangi élővilágra is és a barlangban alkalmaznunk.

Az egyes életközösségek belső szerkezetébe csak így pillanthatunk bele és csak így, a karakterisztikák megállapítása után tudjuk azokat egymástól annyira-mennyire elhatárolni. Ezáltal ugranak ki az életközösség tagjai, illetve az életformák közötti életbevágó kapcsolatok. Ennek ismerete két további lépésre ad lehetőséget.

Az egyik a barlangi állatvilág *o s z t á l y o z á s á n a k* (tipizálásának) megkísérlése, immár nem idiobiológiai, hanem cönológiai alapon, amint azt aggteleki munkámban (1932) előrevetítettem: *eutroglobiontok*, *hemitroglobiontok*, *pseudotroglobiontok* és *tychotroglobiontok*. Későbbi vizsgálatok fogják majd eldönteni, hogy ez mennyire helytálló vagy mennyire módosítandó.

A másik a barlang *t á p l á l k o z á s*-, illetve *p r o d u k c i ó b i o l ó g i á j á n a k* felderítése. Ezzel részletesebben is foglalkoztam (DUDICH, 1930, 1932). Mint már mondtam, régebben azt gondolták, hogy a barlangi állatvilág *k o p l a l*, *é h e z é s i* állapotban van. Ennek a nézetnek az alaptalanságáról azonban hamarosan meggyőződtek. Kiderült, hogy nem-

csak hogy van táplálék, hanem az b ő s é g e s is. A barlang táplálék-ellátása tekintetében két utat vagy módot kell megkülönböztetni: a k í v ü l r ől v a l ó b e v i t e l t (allochthon produkciósor) és a b e l s ő t e r m e l é s t (autochthon produkciósor). A bejárat szakaszt itt különösen élesen kell elválasztani a sötét barlangtól.

A kívülről való bevitel szempontjából a befolyó és beszivárgó vizek, a befelé irányuló légáramlás (szél), betévedő troglóxén állatok, a denevérek és az ember a főtényezők. A vizek és a szél sok növényi anyagot, állati hullát szállítanak be. A troglóxének saját testük anyagával, a denevérek ürülékükkel (guanó) gyarapítják a felhasználható táplálékmenyiséget. Az ember sok mindent szállít és hurcol be. Ilyen megfontolások alapján az a nézet alakult ki, hogy a barlangba minden táplálék, amelyet a korhadék- és növényevők fogyaszthatnak, kívülről kerül be, vagyis a b a r l a n g, m i n t b i o c h o r, t e l j e s e n a k ü l v i l á g t ó l f ü g g ő é l e t t é r. A ragadozók és a paraziták a többiek rovására élnek. Ez volna az allochthon produkciósor.

Elöl, a barlangok növényvilágáról szóló fejezetben láttuk, hogy a barlangok szájában, a bejárat szakaszban a fényviszonyoktól függően előfordulhatnak felsőbbrendű növények (virágosak, páfrányok, mohok), zuzmók, sőt moszatok is. Produkcióbíológiai szempontból ez azt jelenti, hogy a barlang bejárat szakaszában lehetséges és m e g i s v a n a f o t o s z i n t é z i s e n a l a p u l ó z ö l d n ö v é n y i a s s z i m i l á c i ó, v a g y i s i t t v a n b e l s ő t e r m e l é s. Valamilyen módon ennek a termelésnek az eredményei, élő vagy elhalt növényi részek a bejárat szakaszából továbbjutnak a sötét barlangba. Behullanak, a szél viszi be azokat, vagy a vizek sodorják be őket. Ez a tény több szempontból figyelemre méltó.

Először is produkcióbíológiai szempontból élesen elkülöníti a bejárat szakaszt (fotoszintézis lehetséges vagy van) a sötét barlangtól (fotoszintézis nem lehetséges?). Másodszor: ha a barlangot egységes egésznek tekintjük, (bejárat szakasz + sötét barlang), akkor a zöld növények jelenléte máris rést üt azon a nézeten, hogy „a barlang” teljesen a külvilágtól függő biochor volna. Harmadszor: a növényzet jelenléte természetesen lényeges táplálékforrás a barlangi baktériumflóra, gombák és a korhadék-, gombaevő állatok számára.

A belső, sötét barlangról azt tartották, hogy az uralkodó abszolút sötétség miatt ott zöldnövények nem élhetnek, fotoszintézis nem lehetséges és nincs is. Belső termelés nincs, a barlang tehát függő biochor. Mondanom sem kell, hogy ebben az időben senki sem számolt algák jelenlétével, tehát ezek teljesen kimaradtak a produkcióbíológiai elgondolásokból.

Későbbi megfigyelések azonban kiderítették, hogy a b e l s ő, s ö t é t b a r l a n g b a n i s l e h e t s é g e s t e r m e l é s. Itt nem a szórványosan található, besodródott magvakból fejlődő csíranövénykékre, vagy a látványos

barlangokban itt-ott a villanykörték körzetében kialakuló zöldnövény-együttesekre gondolunk. A vas- és kénbaktériumoknak az aggteleki barlangban való fölfedezése (DUDICH, 1932), amely leletet másutt is megismételték (MAGDEBURG, 1932), megdöntötte a barlangi biochor teljes függőségének tételét. E szervezetek ugyanis fény nélkül, chemosynthesissel asszimiláló lények, ún. anorgoxydászok. Ezek tehát primärproducensek és így igenis van a barlangban termelés, primärprodukción, amely alapja az autochthon produkciósornak.

MAGDEBURG (1932) továbbvitte a gondolatmenetet. Fölteszi, hogy az általa talált kékalgák a vasbaktériumokkal „consortium”-ban élnek és heterotrof módon a vasbaktériumoktól termelt szerves vegyületeket használják fel. Ennek tisztázása, kapcsolatban az újabb algaleletekkel a további kutatások feladata.

Rá kell itt mutatnom arra, hogy pl. az aggteleki cseppkőbarlang egyes vizeiben feltűnően sok a nitrát. Ez származhatik szennyezésektől, utalhat nitrátbaktériumok jelenlétére, de minden esetre arra mutat, hogy a barlangi vizekből hiányzik a phytoplankton, amely a nitrátokat felhasználná. De mást is jelenthet ez. Az irodalom szerint bizonyos kékalgák elegendő kötött N jelenlétében képesek klorofilljukat és phycocyánjukat sötétben is újraképezni! Talán ez is jelez egy utat, amelyen az algaleletek által fölvetett produkciobiológiai problémát meg lehet közelíteni. Természetesen nem lehet egyszerűen elvetni azt a gondolatot sem, hogy a CO₂-asszimilálást esetleg más természetű energiaforrások, pl. a fény láthatatlan tartományai vagy más természetű sugárzás teszik lehetővé a sötétben. Ezen lehetőségek vizsgálata a növényfiziológusok feladata.

Legújabban egy további autotrof baktériumot fedeztek fel, a *Parabacterium spelei*-t (CAUMARTIN & RENAULT, 1958), amely ugyancsak szervetlen vasvegyületeket képes hasznosítani. A francia szerzők természetesen nem vesznek tudomást a vasbaktériumok már régebben megtörtént fölfedezéséről.

Ha az ember csak kissé is beletekint a fotoszintézis irodalmába, hamarosan rádöbben, hogy a fotoszintézis, chemoszintézis, CO₂-asszimiláció, autotrofia és heterotrofia sokszor még ma is általánosan használt fogalmi meghatározásai, a köztük kialakított viszonylatok és az ezeken alapuló nézetek és felosztások jórészt túlhaladottak vagy pedig túlságosan szimplifikáltak és vulgarizáltak. Az újabb növényélettani és biokémiai vizsgálatok, a C¹⁴-gyel végzett kísérletek és a sugárbiológiai kutatások sok mindent egészen más színben tüntetnek fel. A régi fogalmakat és nézeteket ezért fölül kell vizsgálnunk és hozzá kell idomítanunk az új eredményekhez. A barlangbiológiában is túlságosan egyszerűen láttuk a kérdést, mert elgondolásunk alapja a felsőbbrendű növények fotoszintéziséhez kapcsolódott. Ezért váltunk annyira taga-

dókká. Most pedig hovatovább az a helyzet alakul ki, hogy a felsőbbrendű zöld növényeket félre kell tolnunk a kérdés középpontjából és oda a moszatok különböző törzseit kell beállítanunk, vagy kapcsolatban a vasbaktériumokkal, vagy pedig külön-külön a két csoportot. A barlangi primärprodukciónak ténye ma már bizonyított. A jövő kutatásainak kell eldönteniök, hogy a vasbaktériumok és az algák külön-külön végzik-e ezt, vagy pedig ez utóbbiak valamiféle viszonyba lépnek a vasbaktériumokkal.

A további feladat a primärproducensektől a ragadozóig terjedő tápláléklánc consumens tagjainak felderítése. Sok kutatás és szerencsés leletek szükségesek ahhoz, hogy majdan tisztán álljon előttünk az egész kérdés. Talán minden barlangra, vagy barlangtípusra külön-külön kell majd megállapítani ezt a láncot. Különösen nem tudhatjuk, hogy ebben a tekintetben hogyan viselkednek a trópusi barlangok.

Elöl láttuk, hogy a barlangokat eredetük és keletkezési módjuk szerint lehet osztályozni. A biológiai viszonyok bizonyosfokú ismerete azonban lehetővé teszi azt is, hogy a produktóbiológiai tényekre alapítsunk felosztást. Valószínűleg fiatalkori merészség volt tőlem, amikor ezt annak idején (DUDICH, 1932, 1933) meg is tettem. Megkülönböztettem a következő barlangtípusokat:

- I. Monotroph barlangok
 1. Exotroph barlangok
- II. Amphitroph barlangok
 2. Photo-endotroph-barlangok
 3. Chemo-endotroph barlangok
 4. Photo-chemo-endotroph barlangok

Annak idején meglehetősen kevés ismert tény állott* csak rendelkezésemre. A producensekre vonatkozó vizsgálatok fogják majd eldönteni, hogy ez a felosztás időálló lesz-e, vagy pedig módosításra szorul.

Ugyancsak a jövő kutatásai és elméleti megfontolásai fogják eldönteni, hogy a produktóbiológiának a tényekhez kapcsolódó elméleti, elvi, eszmei tartalma, szemléltető módjai, lénybeosztásai és az energetikai szemlélet mennyiben alkalmazhatók a troglobiosra.

A barlangok és az ember

A barlangok még a mai kor emberével is eléggé szoros kapcsolatban vannak: tudományos spelaeológia, föltáró barlangi kutatások, idegenforgalom a látványos barlangokban, a barlangok fölhasználása háború idején óvóhelynek, városok vízellátása barlangi vizekből, hasznos nyersanyagok kitermelése (gipsz, salétrom, foszfát, föld, guanó), gombatermesztés stb.

Újabbban előtérbe nyomult a barlangok egészségügyi jelentősége is. Már a régebbi irodalomban is találunk följegyzéseket, megfigyeléseket bizonyos barlangok gyógyító hatásairól. A második világháború alatt óvóhelynek használták fel a Ruhr-vidék közelében fekvő Klutert-barlangot. Ennek mikroklímája bronchitiszes és asthmaticus megbetegedésekre igen jó, gyógyító hatásúnak bizonyult. Alapos vizsgálat után hivatalos gyógyhelynek nyilvánították és ebből a szempontból kiépítették.

JAKUCS LÁSZLÓ a Békebarlang felfedezése kapcsán tett megfigyeléseit közölte (1953), majd DUDICH (1956) a Klutert-barlangot ismertette ebből a szempontból. Öröndetes módon már az orvosi körök is komolyan bekapcsolódtak az ilyen irányú kutatásokba. A miskolc-tapolcai forrásbarlangban gyógyfürdőt létesítettek, mikrobiológusok megkezdették a barlangi mikroorganizmusok vizsgálatát antibiotikumok termelése szempontjából és megindult a barlangi aerosol kutatása is (JAKUCS L., 1959). A Baradla Barlangbiológiai Laboratóriuma megindította a barlang talajának, vizeinek és levegőjének bakteriológiai vizsgálatát. A Békebarlangban megindult a gyógyhatás kísérleti vizsgálata orvosi felügyelet alatt.

*

Az irodalmi jegyzék látszólag igen hosszú, pedig a rendszertani irodalmat teljesen mellőztem. Arra törekedtem, hogy a szövegben említett vizsgálati irányokra vonatkozó, lehetőleg újkeletű munkákból a legjelentősebbeket válogassam ki. Sajnos, így is csak töredéket adhattam.

IRODALOM

- ANDRÁSSY, I.: Nematoden aus der Tropfsteinhöhle »Baradla« bei Aggtelek (Biospeol. Hung. I.). — *Acta Zool. Hung.*, 4, p. 253—277. (1959).
- ARNDT, W.: Die Höhlen als Lebensraum der Tiere. — *Jahresber. Ges. f. Höhlenforsch.*, p. 6—7. (1924).
- ARNDT, W.: Literaturbericht über rezente Höhlenfauna für den Zeitraum 1914—1924. — *Mitt. ü. Höhlen- u. Karstforsch.*, p. 11—29. (1925).
- ARNDT, W.: Fortschritte unserer Kenntnisse der tierischen Bewohnerschaft der Meereshöhlen. — *Mitt. ü. Höhlen- u. Karstforsch.*, p. 137—141. (1936).
- BAILEY, W.: Animal life in the Carlsbad Cavern. — *Baltimore*, pp. XIII + 195 (1928).
- BALOGH, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere. — *Budapest*, pp. 560 (1958).
- BANTA, A.: The fauna of Mayfields Cave. — *Carnegie Inst. Publ. No. 67*, pp. 114 (1907).
- BANTA, A.: A comparison of the reactions of a species of surface Isopod with those of a subterranean species. — *Journ. Exper. Zool., Philad.*, 8, p. 243—310, 439—488. (1910).
- BÁNHÉGYI, J.: Előmunkálatok a magyarországi Laboulbenia-félék monográfiájához. Études préliminaires sur les Laboulbeniales de la Hongrie. — *Index Horti Botanici Univ. Budapest*, 4, p. 39—59. (1940).
- BEIER M.: Zur Phylogenie der trogllobionten Pseudoscorpione. — *Intern. Entomol. Congr.* 1935, p. 519—527. (1940).
- BIRSTEIN J. A. & LOPASCHOV G. W.: Biospeologica sovietica, I. Erforschung der Höhlenfauna der USSR in den Jahren 1933—1939. — *Bull. Soc. Nat. Mosc. Sect. Biol.* 49, No. 3—4, p. 29—38. (1940).
- BLATCHLEY W.: Indiana caves and their fauna. — *Ann. Rep. Indiana Dept. Geol.*, 27, p. 123—471 (1903).

- BOETTGER C. R.: Diskussion über Probleme der Höhlenfauna. — Zool. Anz. Suppl. 21, p. 530—532. (1958).
- BOLDORI L.: Problemi biospeologici. — Bull. Soc. ent. ital., 74, p. 16—19. (1939).
- BOROS Á.: A szilicei és barkai jégbarlangok növényzete. — Botan. Közlem., 32, p. 104—114. (1935).
- BOROS Á.: A Sebes Körös-menti barlangok századjának növényvilága. — Scripta Mus. Transsilv., 1, p. 152—156. (1942).
- BREDER C. M. jr. & RASQUIN P.: Comparative studies in the light sensitivity of blind characins from a series of Mexican caves. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 89, p. 323—351. (1947).
- BREHM V.: Fortschritte der Erforschung der Tierwelt unterirdischer Gewässer. — Mikrokosmos, 31, p. 160—163. (1938).
- BULLA B.: Általános természeti földrajz. II. — Budapest, pp. 549 (1954).
- BURBANK W. D. & AL.: Toleration of lowered oxygen tension by cave and stream crayfish. — Ecology, Brooklyn, 29, p. 360—367. (1948).
- CAUER H.: Chemisch-physikalische Untersuchungen der Klimaverhältnisse in der Kluterthöhle. — Arch. f. physikal. Therapie, 6, p. 8—25. (1954).
- CAUMARTIN V.: La microflore des cavernes. — Notes Biospéol., 12, p. 59—64. (1957).
- CAUMARTIN V. & RENAULT PH.: La corrosion biochimique dans un réseau karstique et la genèse du mondmilch. — Notes Biospéol., 13, p. 87—190. (1958).
- CENTRE NATIONAL de la Recherche Scientifique: Le laboratoire souterrain de Moulis. — Paris, pp. 23 (1954).
- CHAPPUIS P. A.: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. — Die Binnengewässer, 3, pp. 175 (1927).
- CHAPPUIS P. A.: Zoologische Höhlenforschung. — Acta Sci. Math. Natur. Univ. Kolozsvár, 19, pp. 18 (1943).
- CHAPPUIS P. A.: Speologie. — Experientia, Basel, 3, p. 429—438. (1947).
- CHAPPUIS P. A.: Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines. — Commun. I. Congr. Internat. Spéléologie, Paris, 3, p. 47—53. (1953).
- CHOLNOKY J.: A barlangokról. — Budapest. Természettud. elemei, 15, pp. 48 (1944).
- CLAUS G.: Algae and their mode of life in the Baradla cave at Aggtelek. — Acta Botan. Hung., 2, 1—21. (1955).
- CULLINGFORD C. H. D.: British caving. An introduction to spéléology. — London, pp. XVI + 468 (1953).
- DEROUET L.: Métabolisme comparé de deux Araignées l'une troglophile, l'autre épigée obscuriole. Influence de variations brusques de température et d'humidité. — Comm. I. Congr. Internat. Spéléologie, Paris, 3, p. 237—240. (1953).
- DEROUET L.: Étude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. — Notes Biospéol., 8, p. 102—109. (1953).
- DOSIEDLA J.: Esplorazioni speleologiche nella Russia sovietica. — Rass. Spel. Ital., 7, p. 44—46. (1955).
- DUCROCQ A.: Atomwissenschaft und Urgeschichte. — Hamburg, pp. 151 (1957).
- DUDICH E.: Az aggteleki barlang állatvilágának élelemforásai. — Állat. Közlem., 27, 67—85. (1930).
- DUDICH E.: A barlangok biológiai kutatásáról. — Állatt. Közlem., 28, p. 1—23. (1931).
- DUDICH E.: Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle »Baradla« in Ungarn. — Wien, Speläolog. Monographien, 12, pp. XII + 246 (1932).
- DUDICH E.: Die Klassifikation der Höhlen auf biologischer Grundlage. — Mitt. ü. Höhlen- u. Karstforsch., H. 3, p. 35—43. (1933).
- DUDICH E.: Die speläobiologische Station zu Postumia und ihre Bedeutung für die Höhlenkunde. — Speläolog. Jahrb., 13—14, p. 51—65. (1933).
- DUDICH E.: Einleitung. — In: WOLF, Animalium Cavernarum Catalogus, I, p. VII—XXIII. (1934).
- DUDICH E.: A barlang mint gyógytényező. — Földtani Közlöny, 85, 3. f. (1955).
- EHRENBERG K.: Über Speläologie und über Aufgaben speläologischer Forschung in Österreich. — Die Höhle, Wien, 9, p. 10—14. (1958).
- FACE L.: Biospeologica, LV. Araneae, Sér. V. Précédé d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. — Arch. Zool. exp. génér. 71, p. 99—291. (1931).
- FARKAS H.: A barlangok élővilága. — Élet és Tudomány, 13, p. 857—858. (1958).
- FEJÉRVÁRY G. GY.: Bionómiai megfigyelések a barlangi gótéről (*Proteus anguinus* LAUR.). — Barlangkutatás, 6, p. 6—15. (1918).
- FRANZ H.: Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. — Berlin, pp. X + 316 (1950).
- GAÁL I.: A magyar barlangkutatás és jelentősége. — A Természet, 25, p. 203—206. (1929).

- GÁNTI T.: A barlangok keletkezésének kémiai vonatkozásai. — *Hidrobiológiai Közl.*, 37, p. 285—288. (1957).
- GEBHARDT A.: Az abaligeti barlang élővilága. — *Mat.-természettud. Közlem.*, 37, 4. sz. p. 1—264. (1934).
- GINET R.: Contribution à la connaissance de la faune cavernicole du Jura méridional. Influence des glaciations quaternaires. — *Comm. I. Congr. Internat. Spéléologie*, Paris, 3, p. 125—130. (1953).
- GORTANI M.: Dei problemi speleologici in Italia e dell'Istituto Italiano di Speleologia. — *Le Grotte d'Italia*, 4, p. 129—141. (1930).
- GRAETER A.: Die zoologische Erforschung der Höhlengewässer seit dem Jahre 1900 mit Ausschluss der Vertebraten. — *Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol.*, 2, p. 457—479. (1909).
- HADŽI J.: Die Bedeutung der Höhlenfauna für die Speläologie und Biologie. — *Prvi Jugosl. Speleol. Kongres Ljubljana*, p. 72—79. (1955).
- HADŽI J.: Fortschritte in der Erforschung der Höhlenfauna des Dinarischen Karstes. — *Zool. Anz. Suppl.*, 21, p. 470—477. (1958).
- HAMANN O.: Europäische Höhlenfauna. — Jena, pp. 296 (1896).
- HEUTS M. J.: Regressive evolution in cave animals. — *Sympos. Soc. f. exper. Biology*, 7, p. 290—309. (1953).
- HOLDHAUS K.: Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. — *Zoogeographica*, 1, p. 1—53. (1932).
- HOLDHAUS K.: Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — *Abh. zool.-bot. Ges. Wien*, 18, pp. 493 (1954).
- HORUSITZKY H.: A barlangok rendszeres osztályozása. — *Barlangkutatás*, 3, p. 71—79. (1915).
- IVES J. D.: Cave fauna with especial reference to ecological factors. — *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. Chapel Hill, N. C.* 18, p. 84—90. (1927).
- JAKUCS L.: Aggteleki cseppkőbarlang. — Budapest, pp. 120 (1952).
- JAKUCS L.: A Békebarlang felfedezése. — Budapest, pp. 95 (1953).
- JAKUCS L.: A Békebarlang gyógyhatásvizgálatának első eredményei. — *Természettud. Közlöny*, 90, p. 20—22. (1959).
- JANETSCHKE H.: Die tierische Besiedlung nordtiroler Höhlen in ihren Beziehungen zum Problem der alpinen Präglazialrelikte. — *Natur u. Land, Wien*, 36, p. 84—90. (1950).
- JANZER & LUDWIG W.: Versuche zur evolutorischen Entstehung der Höhlentiermerkmale. — *Zft. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre*, 84, p. 462—479. (1952).
- JEANNEL R.: Faune cavernicole de la France. — Paris, pp. 334 (1926).
- JEANNEL R.: La genèse des faunes terrestres. — Paris, pp. 513 (1942).
- JEANNEL R.: Les fossiles vivants des cavernes. — Paris, pp. 321 (1943).
- JEANNEL R.: Les problèmes biospéologiques. — *Sciences, Paris*, 73, 49, p. 78—87. (1946).
- JEANNEL R.: La marche de l'évolution. — *Publ. Mus. Hist. nat. Paris*, 15, p. 1—171 (1950).
- KADIĆ O.: A magyar barlangkutatás céljai és útjai. — *Barlangkutatás*, 1, p. 12—18. (1913).
- KARAMAN S.: Die Faune der unterirdischen Gewässer Jugoslawiens. — *Verh. internat. Ver. f. Limnol.*, 7/1, p. 46—74. (1935).
- KARAMAN S.: Über unsere unterirdische Fauna. — *Acta Mus. Maced. Sci. Nat.*, 1, p. 195—216. (1954).
- KESSLER H.: Barlangok mélyén. — Budapest, évszám nélkül, pp. 152.
- KESSLER H.: Az örök éjszaka világában. — Budapest, pp. 180 (1957).
- KNEBEL W.: Höhlenkunde mit Berücksichtigung der Karstphänomene. — Braunschweig, pp. 222 (1906).
- KOLOSVÁRY G.: Réflexions sur l' "adaptation", des organismes dans les grottes. — *Acta Biotheoretica, Ser. A*, 2, p. 19—22 (1936).
- KOLOSVÁRY G.: Über die biologischen Probleme des Troglodytismus. — *Folia zool. et hydrobiol.*, Riga, 9, p. 72—76. (1936).
- KOMÁREK J.: Herkunft der Süßwasser-Endemiten der dinarischen Gebirge, Revision der Arten, Artentstehung bei Höhlentieren. — *Arch. f. Hydrobiol.*, 48, p. 269—349. (1953).
- KOMÁREK J.: Mutation und Adaptation bei dem Entstehungsprozess von Höhlenwassertieren. — *Zool. Anz.*, 155, p. 168—173. (1955).
- KOSSWIG C.: Die Evolution von „Anpassungs“-Merkmalen bei Höhlentieren in genetischer Betrachtung. — *Zool. Anz.*, 112, p. 143—155. (1935).
- KOSSWIG C.: Phänomene der regressiven Evolution im Lichte der Genetik. — *Commun. Fac. Sci. Univ. Ankara*, 2, p. 110—150. (1949).
- KOVÁCS I. E.: Első vizsgálatok az aggteleki Békebarlang faunáján. — *Állatt. Közlem.*, 44, p. 95—98. (1954).

- KOWALSKI K.: Fauna jaskin Tatr polskich. The cave fauna of the polish Tatra mountains. — *Ochrony Przyrody*, 23, p. 283—333 (1955).
- KRAUS F.: Höhlenkunde. — Wien, pp. 306 (1894).
- KÜHNELT W.: Bodenbiologie. — Wien, pp. 368 (1950).
- KYRLE G.: Aufgaben der Höhlenkunde. — *Mitt. d. geogr. Ges. Wien*, 62, p. 360—373. (1919).
- KYRLE G.: Grundriss der theoretischen Speläologie. — Wien, *Speläolog. Monographien*, 1, pp. XVIII + 353 (1923).
- DE LATTIN G.: Über die Evolution der Höhlencharaktere. — *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*. — p. 11—41 (1939).
- LEEL-ÖSSY S.: A barlangok osztályozása. — *Földrajzi Értesítő*, 1, p. 130—137. (1952).
- LELEUP N.: Réflexions sur l'origine probable de certains Arthropodes troglobies. — *Rev. zool. bot. Afr.*, 45, p. 210—221. (1952).
- LELEUP N.: Le laboratoire souterrain de Moulis et considération sur l'écologie des Coléoptères reliques des Pyrénées. — *Bull. Inst. R. Soc. Sc. Nat. Belg.*, 29/5, p. 1—16. (1953).
- LENGERSDORF F.: Von Höhlen und Höhlentieren. — *Die neue Brehm-Bücherei*, 26, pp. 52 (1952).
- LERUTH R.: La biologie du domain souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. — *Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 87, pp. 506 (1939).
- LINDBERG K.: Grottes et spéléologie en Suède. — *Rass. Speleol. Ital.*, 8, p. 194—204. (1956).
- LOKSA I.: Ein *Brachydesmus*-Fossil aus der Glazialzeit Ungarns. (*Biospeol. Hung. II.*) — *Acta Zool. Hung.*, 4, p. 369—374 (1959).
- LUDWIG, W.: Zur evolutionären Erklärung der Höhlentiermerkmale durch Allelelimination. — *Biol. Zbl.*, 62, p. 447—455. (1942).
- LÜLING K. H.: Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichys jordani* HUBBS und INNES (Characidae). — *Naturwiss. Rundsch.*, 5, p. 197—203. (1954).
- LÜLING K. H.: Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichys jordani* HUBBS und INNES, II. — *Zool. Jahrb. Allg. Zool.*, 65, p. 9—42. (1954).
- MACDEBURG P.: Organogene Kalkkonkretionen in Höhlen. — *SB. naturforsch. Ges. Leipzig*, 56—59, p. 1—23. (1929—32).
- MARTEL E. A.: La Spéléologie. — Paris, pp. 126 (1900).
- MARTEL E. A.: La spéléologie au XX^e siècle. Revue et bibliographie des recherches souterraines de 1901 à 1905. — *Spelunca*, Paris, 6, p. 1—162, 196—450, 453—810. (1905—1906).
- MAUCHA R.: Az aggteleki cseppkőbarlang vizeinek kémiai vizsgálat. — *Hidrolog. Közlem.*, 10, p. 201—207. (1930).
- MEGUSÁR F.: Ökologische Studien an Höhlentieren. — *Carniola*, p. 63—83. (1914).
- MOESZ G.: A bányák és barlangok gombái Magyarországon. — *Botan. Közlem.* 38, p. 4—11, (1941).
- MORTON FR.: Speläobotanik, ein wichtiger Zweig moderner Höhlenforschung. — *Protok. 6. Vollvers. Höhlenkomm. Wien*, p. 107—115. (1951).
- MORTON FR.: Absolute Lichtmessungen im Dachsteinhöhlenparke und in der Koppenbrüllerhöhle. — *Mitt. d. Höhlenkomm. Wien*, p. 41—53. (1955).
- MORTON FR. & GAMS H.: Pflanzliche Höhlenkunde. — *Ber. staatl. Höhlenkomm. Wien*, 2, p. 143—185. (1921).
- MORTON FR. & GAMS H.: Höhlenpflanzen. — *Wien. Speläolog. Monographien*, 5, pp. X + 227 (1925).
- MOTAS C.: Die speläologischen Forschungen in Rumänien. — *Geologie*, 6, p. 551—553. (1957).
- MÖDLINGER G.: A magyarországi denevérek szívóférgei. Trematoden ungarischer Chiropteren. — *Studia Zoologica*, 1, p. 177—203. (1930).
- MÜLLER G.: La biospeleologia in Italia. Sguardo retrospettivo e problemi da risolvere. — *Atti I. Congr. Spel. Nazion. Trieste*, p. 162—178. (1933).
- PACKARD A. S.: The Mammoth Cave and its inhabitants. — *Amer. Natur.*, 5, p. 39—761. (1871).
- PALIK P.: Adatok a Bükk-hegység lithophyta algavegetációjához. — *Index Horti Botan. Univ. Budapest*, 3, p. 1—8. (1938).
- PAVAN M.: Problemi e mete della Biospeleologia. — *Boll. di Zoologia*, Torino, 11, p. 219—226. (1940).
- PAVAN M.: Appunti di biospeleologia. I. Considerazioni sui concetti di troglobio, troglolito e troglossenno. — *Le Grotte d'Italia*, 5, p. 33—41. (1944).
- PETER, W.: Augenlose Höhlentiere, Mutationstheorie und Lamarckismus. — *Naturwiss. Wochenschr.*, 21, p. 199—200. (1922).
- PEYERIMHOFF P.: Considérations sur les origines de la faune souterraine. — *Ann. Soc. Ent. France*, 75, p. 223—233. (1906).

- PONYI J.: Földalatti vizek állatvilága. — Természettud. Közl., 1957. június, p. 173—178. (1957).
- RACOVITZA E.: Essai sur les problèmes biospéologiques. — Arch. Zool. exp. et génér., 4, p. 371—488. (1907).
- RASQUIN P.: The influence of light and darkness on thyroid and pituitary activity of the characin *Astyanax mexicanus* and its cave derivatives. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 93, p. 501—531. (1949).
- REMY P.: Observations sur les mœurs de quelques Orthoptères cavernicoles. — Ann. Sci. nat. Zool., Ser. 10, 14, p. 263—274. (1931).
- RUFFO S.: Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi delle acque sotterranee europee e dei paesi mediterranei. — Commun. I. Congr. Intern. Spéléol., 3, 13—37. (1953).
- SAVNIK R.: L'évolution de la spéléologie slovène et quelques-unes des tâches actuelles. — Acta Carsologica, Ljubljana, 1, p. 5—17, 18—23. (1955).
- SCHELLENBERG A.: Der *Niphargus* des Thüringerwaldes und die Glazialreliktenfrage. — Arch. f. Hydrob., 25, p. 274—281. (1935).
- SCHELLENBERG A.: Die unterirdische Amphipodenfauna des Rheingebiets im Spiegel der geologischen Entwicklung. — Arch. f. Hydrob., 40, p. 1—7. (1943).
- SCHLACEL S. R. & BREDER C. M.: A study of the oxygene consumption of blind and eyed cave Characins in light and in darkness. — Zoologica, New York, 32 p. 17—27 (1947).
- SOÓS L.: Adatok a magyarországi barlangok Mollusca-faunájának ismertetéséhez. Contributions to the knowledge of the Mollusc fauna of some Hungarian caves. — Állatt. Közlem., 24, p. 163—180, 207—211. (1928).
- SPANDL H.: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. — Wien, Speläolog. Monographien, 11, pp. XII + 235 (1926).
- STADLER H.: Fortschritte in der Erforschung der tierischen Bewohnerschaft der Höhlen Südasien und Indonesien. — Mitt. ü. Höhlen- u. Karstforsch. 1927, p. 92—101.
- STAMMER H. J.: Untersuchungen über die Tierwelt der Karsthöhlengewässer. — Verh. Intern. Ver. f. Limnol., 7, p. 92—98. (1935).
- STAMMER, H. J.: Alter und Herkunft der Tierwelt der Höhlengewässer Europas. — C. R. XII^e Congr. Internat. Zool. Lisbonne, p. 1051—1056. (1936).
- STSCHERBAKOV B.: Die Höhlen als biologisches Medium und ihre Bewohner. — Jestestv. i geogr. Moskov., 14, p. 36—49. (1909).
- STRAKHOV N. M.: Sur le véritable rôle des bactéries dans la formation des carbonates. — Bull. Acad. Sci. URSS, Nr. 3, p. 9—30. (1948).
- STRÖMPL G.: A barlangok nomenklaturája és terminológiája. — Barlangkutatás, 2, p. 65—76, 100—102. (1914).
- STROUHAL, H.: Die Tierwelt der Höhlen von Warmbad Villach in Kärnten. — Arch. f. Naturg., N. F. 9, p. 372—434. (1940).
- STROUHAL H.: Die Höhlentiere Österreichs in ihrer Abhängigkeit von den Kältezeiten. — Protok. 3. Vollvers. Bundeshöhlenkomm. Wien, p. 60—65. (1949).
- STROUHAL H.: Der heutige Stand der Arbeiten am Katalog der rezenten Höhlentiere Österreichs. — Protok. 5. Vollvers. Höhlenkomm. Wien, p. 55—69. (1950).
- STROUHAL H.: Die Anpassungsmerkmale der Höhlentiere an das subterrane Leben. — Protok. 6. Vollvers. Höhlenkomm. Wien, p. 29—39. (1951).
- SZALAY L.: Der erste Fund von Palpigraden in Ungarn. — Ann. Mus. Nation. Hung. S. N. 7, p. 439—442. (1956).
- TÁRCZY-HORNOCH Z.: Report on the measurement of radioactive radiation in the stalactite cave of Aggtelek. — Acta Botan. Hung., 2, p. 21—24. (1955).
- THIENEMANN A.: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. — Die Binnen-gewässer, 17, pp. 809 (1950).
- THINES G.: Étude comparative de la photo-sensibilité des poissons aveugles. *Caecobarbus geertsii* BLGR. et *Anoptichthys jordani* HUBBS & INNES. — Ann. Soc. R. Zool. Belg. 85, p. 35—58. (1954).
- TOMASELLI R.: Relazione sulla nomenclatura botanica speleologica. — Arch. botan. Forli, 31, p. 193—211. (1955).
- TOPÁL GY.: Denevérgyűrűzés Magyarországon, I. Beringen von Fledermäusen in Ungarn, I. — Állatt. Közlem., 44, p. 43—48. (1954).
- TOPÁL GY.: Denevérgyűrűzés Magyarországon, II. Beringen von Fledermäusen in Ungarn, II. — Állatt. Közlem., 44, p. 231—238 (1954).
- TORII H. S.: Über die Höhlenfauna Mikronesiens. — Annot. Zool. Japon. 22, p. 190—194. (1944).

- TORII H. S.: Die Züchtungsmöglichkeit von Troglöbien bei Tage. — *Die Höhle*, 8, p. 72—75. (1957).
- TORII H. S.: Ergebnisse biospeläologischer Forschungen in Japan. — *Die Höhle*, 9, p. 37—39. (1958).
- TRIMMEL H.: Grundsätzliche Bemerkungen über Fragen der Höhlenbildung. — *Mitt. d. Höhlenkomm. Wien*, p. 37—39 (1953).
- TRIMMEL H.: Zur Frage der einheitlichen Begriffsbestimmung höhlenkundlicher Fachausdrücke. — *Die Höhle*, 4, p. 58—60. (1953).
- TRIMMEL H.: Internationale Bibliographie für Speläologie, Jahr 1950. — *Wiss. Beihefte z. Zft. „Die Höhle“*, Nr. 2, Wien, pp. 62 (1954).
- TRIMMEL H.: Internationale Bibliographie für Speläologie, Jahr 1951. — *Ibid.* Nr. 3, Wien, pp. 72 (1956).
- TRIMMEL H.: Internationale Bibliographie für Speläologie, Jahr 1952. — *Ibid.* Nr. 4, Wien, pp. 72 (1958).
- TRIMMEL H.: Internationale Bibliographie für Speläologie, Jahr 1953. — *Ibid.* Nr. 5, Wien, pp. 80 (1959).
- TRIMMEL H.: Die Probleme der alpinen Karst- und Höhlenforschung. — *Festschr. z. Hundertjahrfeier d. geogr. Ges. Wien*, p. 193—208. (1957).
- TROMBE, F.: *Traité de spéléologie*. — Paris, pp. 376 (1952).
- TROMBE F.: Aspect général de la physique et de la chimie souterraines. — *Comm. I. Congr. Intern. Spéléol.*, 2, p. 293—300. (1953).
- VANDEL A.: Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoides. — *Bull. biol. France—Belg. Suppl. No. 30*, pp. 136 (1943).
- VANDEL A.: L'énigme de la reproduction des Arthropodes cavernicoles et plus particulièrement des Isopodes terrestres. — *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, 82, p. 263—275 (1947).
- VANDEL A.: La période xéothermique postglaciaire et la répartition des Isopodes terrestres. — *Bull. Soc. linn. Lyon*, 16, Part Sci. p. 21—24. (1947).
- VANDEL A.: Le laboratoire souterrain de C. N. R. S. — *Bull. Soc. zool. France*, 85, p. 151—158 (1950).
- VANDEL A.: Les recherches biospéologiques en France. — *Comm. I. Congr. Intern. Spéléologie*, Paris, 3, p. 9—12. (1953).
- VARGA L.: Beiträge zur Kenntnis der aquatilen Mikrofauna der Baradla-Höhle bei Aggtelek. (*Biospeol. Hung. III.*) — *Acta Zool. Hung.*, 4, p. 428—441. (1959).
- VIRÉ L.: La faune souterraine de France. — Paris, pp. 158 (1900).
- VIRÉ L.: La biospéléologie. — *C. R. Acad. Sci. Paris*, 13., p. 992—995. (1904).
- VORNATSCHER J.: *Arctaphaenops angulipennis* MEIXNER, der voreiszeitliche Höhlenlaufkäfer Oberösterreichs. Fundorte und Forschungen 1924—1949. — *Jahrb. Oberöstr. Musealver. Linz*, 95, p. 351—355 (1950).
- VORNATSCHER J.: Der erste Fund eines echten Höhlentieres nördlich der Drau. — *Die Höhle*, 1, p. 6—8. (1950).
- WAGNER J.: Magyarországi barlangjainak puhatestű faunája. Die Weichtierfauna der ungarischen Höhlen. — *Barlangvilág*, 12, p. 1—15. (1942).
- WALDNER F.: Die Höhlenforschung in Europa. — *Protokoll 5. Vollvers. d. Höhlenkomm. Wien*, p. 121—149. (1952).
- WETTSTEIN R.: Die allgemeine wissenschaftliche Bedeutung der Speläologie. — *Ber. d. Bundeshöhlenkomm.*, Wien, 2, p. 109—112. (1921).
- WILLNER R.: Kleine Höhlenkunde. — pp. 113 (1917).
- WOLF B.: *Animalium Cavernarum Catalogus*. — Gravenhage, I. pp. XXIII + 108 (Bibliographie), 1934. II. Höhlen-Catalog, pp. 616, 1934—37. III. Tier-Catalog, pp. 918, 1934—38.
- WOLSKY S.: Filogenetikai és mutatív szemdegeneráció a Gammaridák családjában. — *Mat. természettud. Értesítő*, 51, p. 645—670. (1934).
- WOLSKY A.: Über einen blinden Höhlengammaride, *Niphargus aggtelekiensis* DUDICH, mit Bemerkungen über die Rückbildung des Gammaridenauges. — *Verh. Intern. Ver. f. Limnologie*, 7, p. 449—463. (1935).
- ZILAHY-SEBESS G.: Adatok a Kecskebarlang Nematocera faunájához. Beiträge zur Kenntnis der Nematoceren-Fauna der Kecske-Höhle. — *Ann. Biol. Univ. Debreceniensis*, 1, p. 262—266. (1950).
- ŽMUDA A. J.: Über die Vegetation der Tatraer Höhlen. — *Bull. intern. d. Cl. d. sci. math. natur. Acad. Cracovie*, p. 121—179. (1915).