
Farne als Überlebenskünstler in der lichtlosen Unterwelt - Ökologische Studien in einer Schauhöhle (Wiehler Tropfsteinhöhle) des Bergischen Landes

GUIDO ASCHAN & HARDY PFANZ

Kurzfassung

In der Umgebung der elektrischen Beleuchtungseinrichtungen zahlreicher Schauhöhlen hat sich eine spezielle Höhlenflora entwickelt, die sog. Lampenflora.

An zwei unterschiedlichen Standorten im Bereich künstlicher Lichtquellen innerhalb der Wiehler Tropfsteinhöhle (Nordrhein-Westfalen, Deutschland) wurde das jeweilige Mikroklima mittels der Erfassung der Temperatur, der relativen Luftfeuchte und der Einstrahlung (Photonenflußdichte) charakterisiert. Die mikroklimatischen Faktoren hängen klar von der Distanz zur Strahlungsquelle ab. In nur 70 cm Entfernung von der Glühlampe war keine Einstrahlung mehr meßbar, während die mittlere Temperatur im horizontalen Transekt um 2 K absank und die relative Luftfeuchte um 13% anstieg. Die mikroklimatischen Bedingungen in der Wiehler Höhle erwiesen sich insgesamt als sehr homogen mit Lufttemperaturen um 9°C und hohen Luftfeuchten konstant über 90%.

Repräsentativ für die Lampenflora wurden zwei Farnarten (*Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*) untersucht. Beide Farne entwickeln extreme Höhlenformen, die durch bestimmte morphologische und physiologische Anpassungen an die Schwachlicht-Umgebung gekennzeichnet sind. Insbesondere die photosynthetische Leistungsfähigkeit wird durch das vorherrschende Lichtregime beeinflusst, was sich in geringerer Dunkelatmung, niedrigerer maximaler Photosyntheserate sowie verringerter Lichtkompensationspunkte und Lichtsättigungen der schattadaptierten Farne manifestiert.

Abstract

In the vicinity of electric lighting equipments a special form of caveflora, the „Lampenflora“, is developed in many show-caves.

The site-specific microclimate of two different locations in the zone of artificial light sources within the Wiehler dripstone cave (North-Rhine Westfalia, Germany) was assessed by measurements of temperature, relative humidity and radiation as photon flux density. The microclimatic factors clearly depend on the distance to the radiation source. Only 70 cm apart from an electric lamp no light quanta were detected, while mean temperature is lowered by 2 K and average air humidity increased about 13%. Generally, the overall microclimatic conditions in the Wiehler cave are very homogeneous with air temperatures about 9°C and high air humidities constantly above 90%.

As representatives of the „Lampenflora“ two fern species (*Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*) were studied. Both species develop extreme cave forms, characterized by distinct morphological and physiological adaptations to the low-light environment. Especially the photosynthetic performance is influenced by the prevailing light regime, as shown by slightly lower dark respiration, lower maximum photosynthesis as well as reduced light compensation and light saturation in the shade-adapted ferns.

Einleitung

Höhlen gehören aufgrund ihrer extremen Ökofaktorenkonstellation zu den lebensfeindlichsten terrestrischen Lebensräumen. Unterirdische Hohlräume künstlichen oder natürlichen Ursprungs sind zwar im Unterschied zu anderen Extremstandorten wie Wüsten, Hochgebirgen oder Polarregionen relativ kleinräumige, jedoch weltweit verbreitete Biotope (TRIMMEL 1968, JACKSON 1983).

Typisch für Höhlen ist der Lichtmangel bis hin zur absoluten Dunkelheit. Unterirdische Hohlräume werden gemäß der dort vorherrschenden klimatischen Bedingungen in drei Bereiche eingeteilt (u.a. MORTON & GAMS 1925, DOBAT 1977): in der durch temporär direkten Lichteinfall gekennzeichneten Eingangsregion werden die Schwankungen der Klimaelemente zwar moduliert, aber deren Schwankungen dennoch deutlich spürbar. In der Übergangsreaktion wird die diurnale und saisonale Variabilität der Klimaelemente nur noch abgeschwächt wirksam, während in der lichtlosen Tiefenregion Temperatur und Luftfeuchte weitgehend konstant sind, lediglich die Luftbewegung innerhalb der Höhle saisonalen Schwankungen unterworfen sein kann.

Beim Betreten einer Höhle kann man parallel zur Abnahme des Tageslichtes auch das Verschwinden der grünen Pflanzen beobachten. Photoautotrophe Pflanzen, die Licht bzw. Sonnenenergie zum Gedeihen benötigen, kommen, je nach ihrem minimalen Lichtbedürfnis, vorwiegend in den Höhleneingängen vor. Entsprechend ihres jeweiligen Lichtbedarfs ergibt sich dort eine typische Zonierung der Vegetation: Blütenpflanzen – Farne – Moose – Algen (von außen nach innen bzw. von oben nach unten). Bei den künstlich verschlossenen Höhlen markieren hingegen die massiven Türen einen abrupten Übergang zwischen Eingangs- und Tiefenregion, wodurch die ökologischen Verhältnisse im Eingangsbereich drastisch verändert werden.

Dem aufmerksamen Besucher von Schauhöhlen fallen häufig „Vergrünungen“, mitunter sogar üppiger Farn- und Moosbewuchs im Umfeld der Beleuchtungseinrichtungen auf. Die seit Ende des 19. Jahrhunderts in zahlreichen Schauhöhlen installierte elektrische Beleuchtung erschließt auch die lichtlose vegetationsfeindliche Tiefenregion für die Besiedelung durch photoautotrophe Organismen. Diese Sonderform der Höhlenvegetation, die sich in Natur- oder Kunsthöhlen im Bereich künstlicher Lichtquellen entwickelt, wird als „Lampenflora“ bezeichnet.

Ziel dieser erstmalig in der Wiehler Tropfsteinhöhle durchgeführten ökologischen Studien ist zum einen die Erfassung und Analyse der Standortfaktoren im Umfeld der Beleuchtungseinrichtungen, zum anderen die Untersuchung der pflanzlichen Anpassungen an diese Umweltbedingungen am Beispiel zweier typischer Farnarten.

Das Untersuchungsgebiet

Bei Sprengungen in einem etwa ein Kilometer südlich der oberbergischen Stadt Wiehl (7°32'O, 50°57'N; ca. 200m NN) am Pfaffenberg gelegenen Steinbruch wurde 1860 eine Tropfsteinhöhle entdeckt, die allerdings schnell wieder in Vergessenheit geriet und erst in den zwanziger Jahren des letzten Jahrhunderts aufgrund ihrer vielgestaltigen und attraktiven Sinterbildungen als Schauhöhle

erschlossen und schließlich am 4. August 1927 für die Besichtigung freigegeben wurde. Große Teile der Höhle waren ursprünglich fast vollständig mit Höhlenlehm zugefüllt und wurden deshalb im Rahmen der Erschließung partiell freigelegt. Die Gesamtlänge des teilweise künstlich illuminierten Gangsystems wird mit 1500 bis 1600 m angegeben.

Die Wiehler Tropfsteinhöhle liegt in einem isolierten Kalksteinnest, bei dem es sich um ein fossiles Riff aus dem unteren Mitteldevon handelt. In diesem massigen Riffkalk findet man eine Vielzahl von versteinerten Korallen (*Amphipora ramosa*) und Stielglieder von Seelilien. Die Kalkschicht ist etwa 30-50 m dick und wird von den Sandsteinen (und Tonschiefern) der Mühlenbergsschichten überlagert.

Während der variszischen Gebirgsfaltung des Rheinischen Schiefergebirges wurden auch die Gesteinsschichten erfasst, in denen sich die Wiehler Höhle befindet. Die dabei entstandenen tektonischen Klüfte markieren den Verlauf des Gangsystems entlang dieser wasserdurchlässigen Schichtfugen. Die Höhle weist zwei Haupt-Gangrichtungen auf. Die NO-SW-Richtung liegt im Streichen der Gesteine, die NW-SO quer dazu. Zwei weitere Richtungen, WNW-SSO und N-S, sind diagonal dazu angeordnet und bilden somit ein paariges Scherflächensystem, das diagonal zur Richtung der Dehnung (SW-NO) bzw. der Einengung (NW-SO) verläuft. Die mittlere Temperatur in der Wiehler Tropfsteinhöhle wird mit konstanten 8-9°C angegeben (u.a. <http://www.akkh.de/wiehlerhoehle.html>).

Die Wiehler Tropfsteinhöhle ist durch eine artenreiche Flora gekennzeichnet, die DOBAT (1969) tabellarisch zusammenfaßt.

Material und Methodik

Die mikroklimatischen Bedingungen im Umfeld typischer Beleuchtungseinrichtungen von Schauhöhlen wurden im Rahmen einer Meßkampagne in der Wiehler Tropfsteinhöhle über einen Zeitraum von mehreren Tagen im Mai 1998 ermittelt. Die mikroklimatischen Faktoren Strahlung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden mit entsprechenden Sensoren erfaßt, mit einem Datenlogger (Typ 1043, ELTEK, UK) minütlich registriert und als 15 min-Mittelwerte gespeichert. Für die Messung der im Bereich der Lampen entstehenden Strahlungstransekte wurde der 1 m lange, stabförmige Quantumsensor eines Sunscan Canopy Analysis Systems (DeltaT, UK) verwendet.

Für die pflanzenökologischen Studien wurden zwei für Höhlenstandorte charakteristische Farnarten (*Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*) ausgewählt und deren Photosynthese am natürlichen Standort mit einem portablen CO₂/H₂O-Porometer (LI-6400, LI-COR, USA) untersucht. Für weitere detaillierte Analysen des Photosyntheseverhaltens von Höhlenfarnen wurden mehrere Individuen von *Asplenium trichomanes* über einen Zeitraum von zwei Jahren unter definierten Lichtbedingungen (47 µmol m⁻²s⁻¹ bzw. 7 µmol m⁻²s⁻¹) in der Klimakammer kultiviert. An diesen Farnen wurden weitere potentielle Anpassungen an das standörtliche Strahlungsklima mittels der Messung der Chlorophyllfluoreszenz (Fluorometer PAM-210, WALZ, D) sowie der non-destruktive Bestimmung des Chlorophyllgehaltes (SPAD-510, MINOLTA, J) untersucht.

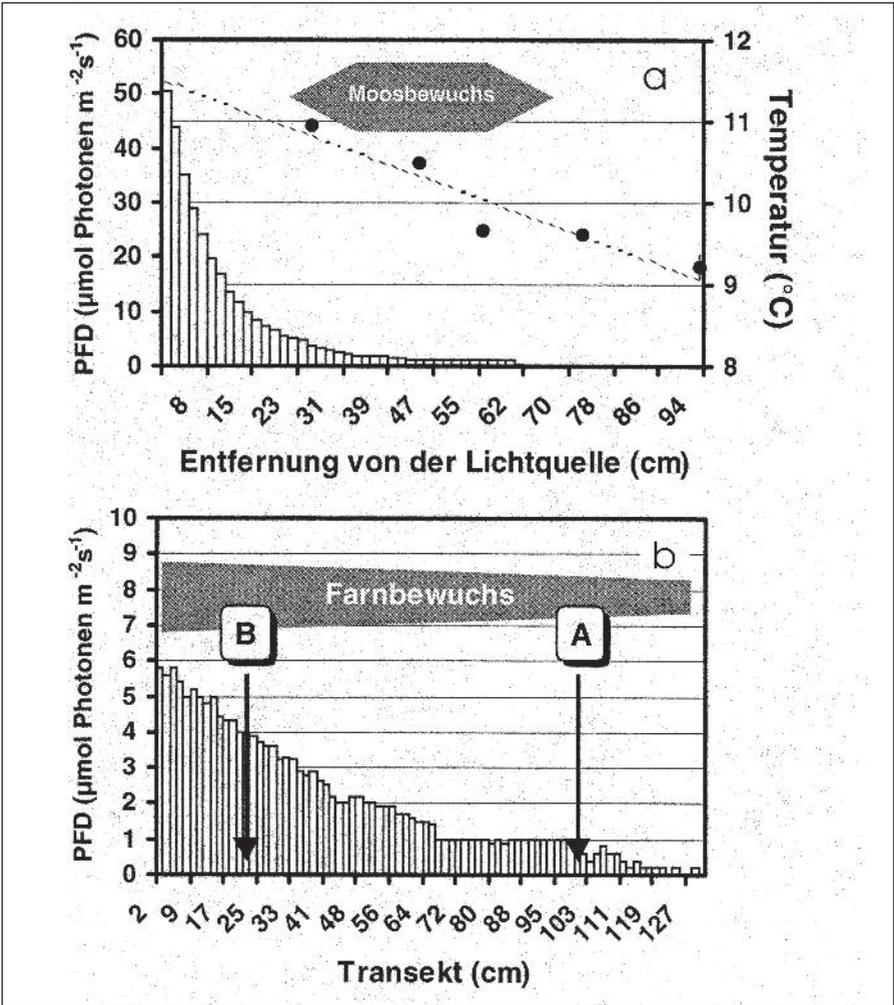


Abb.1: Veränderung der mikroklimatischen Faktoren Temperatur (gefüllte Kreise) und Licht (Photonenflußdichte (PFD): Balken) im Bereich künstlicher Lichtquellen in der Wiehler Höhle. a) Mikroklima-Transpekt im Nahbereich einer Glühlampe, Bewuchs mit *Fissidens spec.* zwischen 30 und 70 cm Distanz. b): Strahlungs-Transpekt in einer beleuchteten Felsnische, Bewuchs mit verschiedenen Moos- und Farnarten (*Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*), Entfernung zur Lichtquelle etwa 2 m. A und B markieren Orte der Gaswechsellmessungen (vgl. Abb. 2).

Ergebnisse und Diskussion

Mikroklima

Abb. 1 stellt die mikroklimatischen Bedingungen im Umfeld von Beleuchtungseinrichtungen am Beispiel zweier typischer pflanzlicher Höhlenstandorte der Wiehler Höhle dar. Abb. 1a zeigt die Licht- und Temperaturverhältnisse in Abhängigkeit von der Entfernung zu einer Beleuchtungseinrichtung: von Ausgangswerten um $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nimmt die Photonenflußdichte (PFD) exponentiell ab, bis in ca. 70 cm Entfernung von der Glühlampe keine Lichtquanten mehr messbar sind. Gemittelt über diese Distanz beträgt die PFD $5,7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Entsprechend sinkt die mittlere Lufttemperatur linear von über 11°C an der Lichtquelle auf 9°C in ca. einem Meter Distanz ab. Die relative Luftfeuchte steigt gegenläufig mit zunehmendem Abstand von 80% auf 93% an. Daraus errechnet sich eine Reduzierung des Sättigungsdefizites der Luft von 0,26 kPa auf 0,08 kPa.

Der von Laubmoosen der Gattung *Fissidens* geprägte Moosbewuchs beschränkt sich im Wesentlichen auf die mittleren Entfernungen (30-70cm) von der Lichtquelle. Diese auffällige Zonierung der im Lichtkegel einer Beleuchtungseinrichtung angesiedelten Vegetation kann nach DOBAT (1969, 1972) als typisch gelten. Der Nahbereich der Lampe wird aufgrund der weitgehend fehlenden pflanzlichen Besiedelung als Letalzone bezeichnet. Diese Zone ist aufgrund der dort intensiveren Wärmeemission bei Glühlampen deutlich ausgeprägter als bei Leuchtstoffröhren. Daran anschließend findet sich die allgemeine Mooszone, die von Laub- und Lebermoosen sowie Farnen besiedelt wird, und die sog. *Fissidens*-Zone mit einer Dominanz der anspruchslosen Laubmoos-Gattung *Fissidens*. Im Fernbereich folgt schließlich die Algenzone mit sehr genügsamen Grün- und Blaualgen. Insbesondere die Blaualgen (Cyanophyceae) gelten als ausgesprochene Schwachlichtspezialisten, die bei nur 0,01% des Tageslicht existieren können (TOMASELLI 1958).

Für die Lampenflora Deutschlands sind insgesamt 159 Pflanzenarten beschrieben (u.a. DOBAT 1969, 1972). Am häufigsten in Höhlen anzutreffen sind die Laubmoose, die genetisch auf lichtarme Verhältnisse fixiert sind und bei einem relativen Lichtgenuß von nur 0,04% existieren können (MORTON 1925, BIEBL 1954). *Asplenium*-Arten können noch Standorte mit lediglich 0,15% relativem Lichtgenuß besiedeln, benötigen zur Fertilität ca. 0,3% und zählen daher zu den häufigsten Farnen in Höhlen (LÄMMERMAYR 1912, TOMASELLI 1958). Als allgemeines Minimum für das vegetative Wachstum von Phanerogamen in Höhlen werden Werte um 0,5% relativen Lichtgenusses angegeben, für die Blütenbildung 1,25% (MORTON 1925).

Die Strahlungsverhältnisse in einer farnbewachsenen Felsnische, die von einer gegenüberliegenden, etwa 2 m entfernten Lampe teilweise angestrahlt wurde, sind in Abb. 1b wiedergegeben. Ausgehend von ca. $6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fällt die Photonenflußdichte nahezu linear auf Werte unter $1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in den entfernteren, dunkleren Bereichen ab. Im Mittel über dieses gesamte Transekt werden lediglich etwa $2 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ erreicht. Im Vergleich zu sonnenexponierten Standorten mit sommerlichen Einstrahlungsmaxima bis zu $2000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bedeutet

das eine Minderung um den Faktor 1000. Der Farnbewuchs zieht sich bis in die dunklen Bereiche der Nische hinein, ist jedoch im lichtexponierten Bereich wesentlich üppiger ausgeprägt. DOBAT (1966, verändert in FREY & LÖSCH 1998) gibt für die Grenze des Vorkommens von Farnen an künstlichen Lichtquellen (Leuchtstoffröhre) einen Wert von 5-6 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ an.

Über einen Beobachtungszeitraum von 24 h herrschten im Bereich dieser Felsnische weitgehend isotherme Bedingungen mit mittleren Temperaturen von 9,6°C und einer konstant hohen relativen Luftfeuchte von 99,2%. In einem Vergleich von acht Schauhöhlen variierten die mittleren Temperaturen geringfügig zwischen 8,4 und 9,5°C und die relativen Luftfeuchten zwischen 90 und 98% (DOBAT 1969). Daraus errechnet sich eine Durchschnittstemperatur von 8,9°C und eine mittlere Luftfeuchte von 95,3%. Nahezu konstante Jahrestemperaturen zwischen 8 und 10°C und gleichbleibende relative Luftfeuchten um 95 bis 98% können als typisch für mitteleuropäische Höhlenstandorte gelten (DOBAT 1972). Die Temperatur der Tiefenregion einer Höhle ist im Jahreslauf weitestgehend konstant und entspricht etwa dem Jahresmittel an der Erdoberfläche (TOMASELLI 1947).

Aufgrund der nahezu konstanten Lebensbedingungen wird die Lampenflora von diesen beiden epigäischen Klimafaktoren somit nur marginal beeinflusst. In unmittelbarer Entfernung zur Strahlungsquelle wird das Höhlenklima jedoch von deren direkten Einfluss überprägt und pflanzliche Existenz dort deshalb erheblich erschwert. Als weiterer wichtiger standörtlicher Faktor sind die Substrateigenschaften, insbesondere die Nährstoff- und Bodenwasserverhältnisse zu nennen. Die in der Wiehler Höhle untersuchten lehmigen Substrate erwiesen sich durch die an den Wänden herabrinnenden Sickerwässer als gut durchfeuchtet, eine ausreichende Wasserversorgung war somit gewährleistet. Die CO₂-Konzentrationen in der Wiehler Höhle waren im Vergleich zum atmosphärischen Niveau (360 ppm) deutlich erhöht (500-600 ppm). Als einziger variabler und somit dominierender Standortfaktor verbleibt die Quantität und Qualität der elektrischen Beleuchtung.

Pflanzenökologische Untersuchungen

Pflanzen adaptieren sich auf physiologischer und morphologischer Ebene in vielfältiger Weise an das in ihrem Lebensraum vorherrschende Strahlungsangebot. Die schwachlichtexponierten Farne zeigen einen filigraneren Phänotyp mit reduziertem Wachstum, kürzeren und dünneren Wedeln, dünneren Hauptachsen, zarteren und heller grünen Fiederblättern sowie insgesamt geringerer Biomasse. Die Kleinwüchsigkeit der Höhlenformen im Vergleich zu sonnenexponierten Exemplaren resultiert u.a. aus dem geringeren Energiegehalt des künstlichen Lichtes. Deshalb ist neben der Lichtquantität auch dessen Qualität von grundlegender Bedeutung für die pflanzliche Existenz, die durch die spektralen Eigenschaften der verwendeten Lampen determiniert wird.

Ähnliche anatomische Veränderungen von Höhlenfarnen im Vergleich zu entsprechenden „Normalpflanzen“ beschrieb z.B. HOFMANN (1927). Eine rasche Reduzierung der Blattdicke von *Asplenium trichomanes* mit zunehmender Distanz vom Eingang polnischer Höhlenstandorte stellte auch STARZECKI (1958, 1960) fest. Derartige morphologisch-anatomische Veränderungen entlang natürlicher

Lichtgradienten an Höhleneingängen wurden ebenfalls für zahlreiche Blütenpflanzen beschrieben (MARTINCIC & BATIĆ 1979, GÖBEL 1996). Eine morphologisch-anatomische Besonderheit vieler Höhlenpflanzen ist die senkrechte Stellung der Blätter zur Richtung des einfallenden Lichtes. Diese auch hier beobachtete sog. euphotometrische Orientierung bzw. „Breitseitenstellung“ ermöglicht eine optimale Ausnutzung der vorhandenen Lichtquanten.

Die Untersuchung der Lichtabhängigkeit des photosynthetischen CO₂ Austausches typischer Höhlenfarne ergab deutliche Unterschiede in Abhängigkeit vom jeweiligen Wuchsort (Abb.2). Die mehr lichtexponierten Farne zeigten nahezu eine Verdoppelung der maximalen Photosyntheserate und eine geringfügige Erhöhung des Lichtkompensationspunktes sowie der Lichtsättigung. Der Lichtkompensationspunkt liegt bei niedrigen PFD-Werten um 1,5 (C.f.) bzw. 2,5 bis 3,5 (A.t.) $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (vgl. Ausschnitte in Abb. 2). Die Photosynthese ist bereits bei 40-60 (C.f.) bzw. 60-80 (A.t.) $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ lichtgesättigt.

Die am Höhlenstandort von *Asplenium trichomanes* erreichten maximalen Photosyntheseraten liegen deutlich unter den von BIRON (1997) für Streifenfarne an Felsstandorten beschriebenen 4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ oder den von LUDLOW & WOLF (1975) für verschiedene Schattenfarne als typisch genannten 3-5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Die entsprechenden Lichtkompensationspunkte der Freilandfarne lagen um Faktor 10 erhöht bei nahezu 30 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$, die Lichtsättigung wurde bei 90 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ erzielt (BIRON 1997). Nach HILL (1972) sind Schattenfarne i.A. zwischen 75 und 95 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ lichtgesättigt und kompensieren ihre Atmung schon bei 10 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Die Dunkelatmung der schattenadaptierten Farne ist nur bei *Asplenium trichomanes* deutlich reduziert, bei *Cystopteris fragilis* beider Standorte hingegen liegt sie ebenso wie die Lichtkompensationspunkte in vergleichbarer Größenordnung (Abb. 2). Für *Asplenium trichomanes* ergeben sich im Vergleich zu *Cystopteris fragilis* folglich deutlichere Modifikationen der Photosyntheseparameter, die sicherlich zu der enormen Anpassungsfähigkeit der Gattung *Asplenium* an diese extremen Standorte beitragen. *Asplenium trichomanes* wurde in polnischen Höhlen noch bis zu einer Entfernung von 22 m vom natürlichen Eingang entfernt gefunden (STARZECKI 1958). In einem Vergleich der Photosyntheseaktivität unterschiedlich lichtexponierter Streifenfarne (*Asplenium trichomanes*) in einer polnischen Höhle stellte auch STARZECKI (1960) erhebliche Modifikationen der photosynthetischen Kardinalpunkte fest: eine um den Faktor 8 geringere Dunkelatmung führt bei dem schattadaptierten Farn zu einem entsprechend verringerten Kompensationspunkt und einer Verminderung der maximalen Photosyntheserate um 70% im Vergleich zur lichteexponierten Pflanze, deren Photosynthese erst bei wesentlich höheren Lichtintensitäten (Faktor 20) gesättigt ist. Nach einer Umrechnung der in lux vorliegenden Angaben (vgl. MCCREE 1981) ergeben sich niedrige Kompensationspunkte von 0,3 bzw. 3 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und Lichtsättigungen bei 3 bzw. 60 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

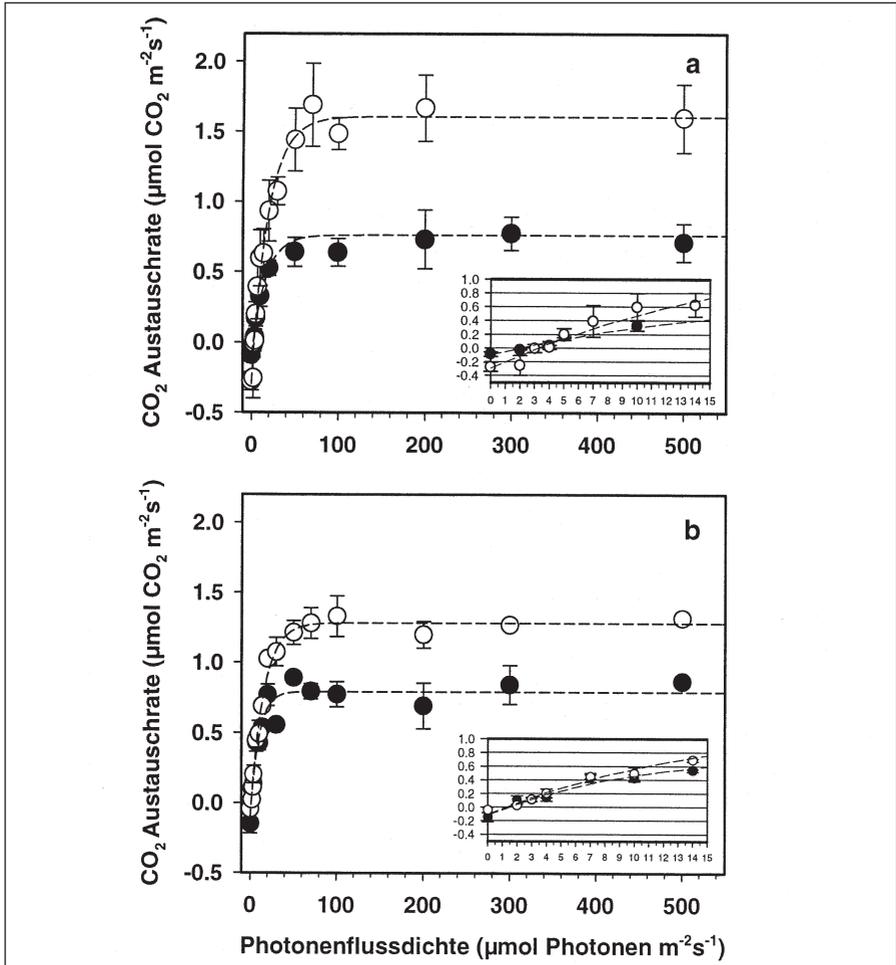


Abb. 2: Lichtabhängigkeit der photosynthetischen CO₂-Fixierung unterschiedlich lichtexponierter Farne: a) *Asplenium trichomanes*, b) *Cystopteris fragilis*. (Mittelwerte und Standardabweichungen, n=4-6). Gefüllte Kreise: Position A, entsprechend 1-2 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$; offene Kreise: Position B, entsprechend 4-5 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (vgl. Abb. 1). Die beiden Ausschnitte vergrößern den Bereich der niedrigen Lichtintensitäten. Vorgegebene Meßbedingungen entsprechen der natürlichen Höhlenumgebung d.h. Temperatur 10°C, Relative Luftfeuchte 80-90%, CO₂-Konzentration 600 ppm.

Die i.A. geringere Dunkelatmung von schattenadaptierten Pflanzen (Skiophyten) führt somit zu niedrigen Lichtkompensationspunkten, die beispielsweise für Schattenkräuter mit 5-10 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$, für Schattenfarne mit 1-5 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und für Baumsämlinge des tropischen Regenwaldes mit 2-5 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ angegeben werden. Die Photosynthese dieser Pflanzen ist bereits zwischen 50 und 200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ lichtgesättigt. Aufgrund der größeren Leistungsfähigkeit des Elektronentransportsystems nutzen lichtadaptierte Pflanzen

höhere Strahlungsintensitäten besser und erzielen dadurch höhere Photosyntheseausbeuten. Im Gegensatz dazu können schattenadaptierte Pflanzen i.A. niedrige Lichtquantitäten effektiver nutzen als lichtadaptierte, erreichen die Lichtsättigung bei relativ niedrigem Lichtgenuß und sind dafür bei optimaler Beleuchtung weniger leistungsfähig (u.a. LARCHER 2001).

Trotz der in Position B um den Faktor 3 höheren Einstrahlung können beide vor Ort ausgewählte Standorte aufgrund des insgesamt sehr geringen Strahlungsangebotes als Extreme gelten.

Zur detaillierten Untersuchung der Photosynthese von *Asplenium trichomanes* wurden Farnpflanzen über einen Zeitraum von mehreren Jahren unter definierten und erheblich unterschiedlichen Lichtbedingungen in einer Klimakammer kultiviert. Abb. 3 zeigt exemplarisch die Meßergebnisse der Chlorophyllfluoreszenzmethode (PAM-210, WALZ, D) der Fiederblätter von zwei Farnen, die dauerhaft mittleren Strahlungsintensitäten von 7 bzw. 47 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ exponiert wurden.

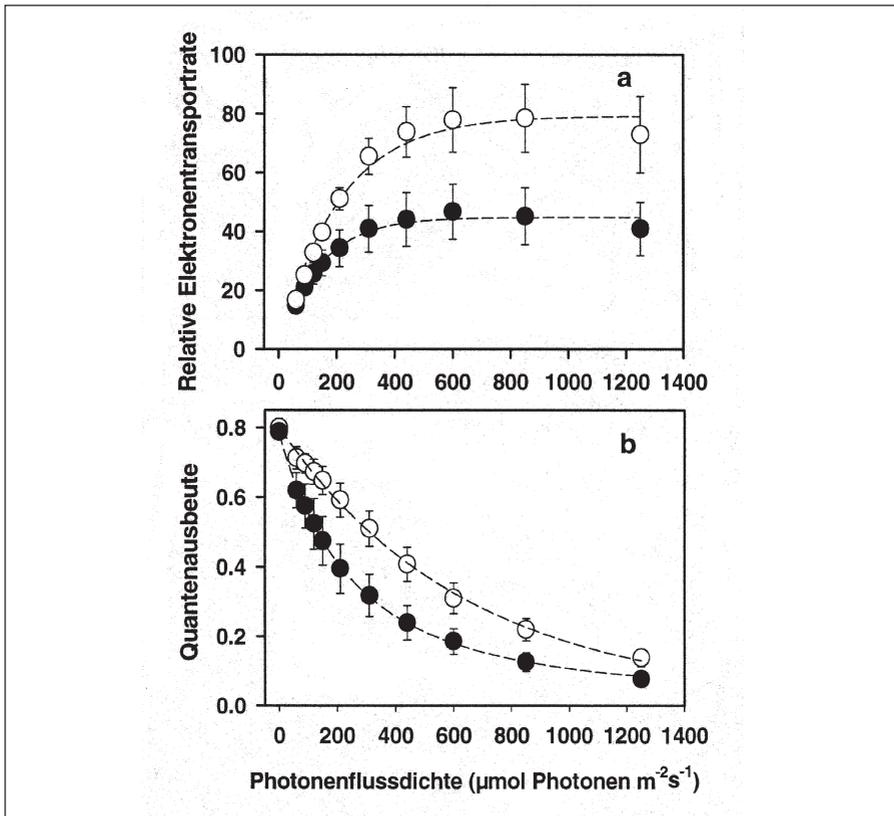


Abb. 3: Lichtsättigungskurven unterschiedlich lichtexponierter Farne (*Asplenium trichomanes*). Gefüllte Kreise: Anzucht bei 7 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$, offene Kreise: Anzucht bei 47 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$. a) Relative Elektronentransportrate und b) Relative Quantenausbeute von PSII, jeweils in Abhängigkeit von der Photonенflussdichte (PFD), (Mittelwerte und Standardabweichungen, n=15).

Die untersuchten Farne weisen je nach Lichtexposition unterschiedliche Lichtnutzungen auf. Die Anfangssteigung der Lichtkurven gibt die photosynthetische Effizienz der Strahlungsausnutzung wieder. Die bei höherer Lichtintensität kultivierte Pflanze zeigt eine um etwa 70% bessere Lichtquantenausnutzung als die Schwachlicht-Form. Auch die maximalen Elektronentransportraten des lichtexponierten Farns (79) liegen um mehr als 40% über denen der dunkelexponierten Pflanze (45) (Abb. 3a). Die Quantenausbeuten der „Licht“-Pflanze sind über den gesamten Strahlungsbereich deutlich höher als die der „Schatten“-Pflanze, die absorbierten Lichtquanten werden also durchgehend effektiver genutzt (Abb. 3b). Bei den höchsten Lichtintensitäten ist nach einem temporären Sättigungszustand bei beiden Formen ein Absinken der relativen Elektronentransportraten zu verzeichnen, die sowohl auf Lichtschädigung als auch auf regulatorische Prozesse hinweist (Photoinhibition).

Die nach Vorverdunklung gemessene maximale Quantenausbeute der lichtexponierten Pflanzen ($0,80 \pm 0,03$) liegt hingegen nur geringfügig über den Werten der bei geringen Lichtintensitäten kultivierten Farne ($0,79 \pm 0,02$). Für gesunde, ungestresste Pflanzen werden Maximalwerte von 0,83 angegeben (BJÖRKMAN & DEMMING 1987)

Die flächenbezogenen Chlorophyll-Gehalte der „Schatten“-Farne liegen um etwa 20% unter denen der stärker lichtexponierten *Asplenium*-Pflanzen. Eine Reduzierung der Chlorophyllmenge bei geringerem Lichtangebot kann für viele photoautotrophe Pflanzen als typisch angesehen werden (u.a. BOARDMAN 1977, LARCHER 2001).

Die Genügsamkeit der höhlenbesiedelnden Pflanzen ist erstaunlich: von Anfang November bis Mitte März ist die Wiehler Schauhöhle nur an zwei Tagen in der Woche für lediglich 5 h geöffnet und das elektrische Licht wird während der übrigen Zeit ausgeschaltet. Durch ihre effektiven Anpassungsmechanismen überleben die photoautotrophen Pflanzen auch diese nochmalige Reduzierung des ohnehin vergleichsweise geringen Strahlungsangebotes. Zum Verständnis dieser komplexen Mechanismen sind weitere vertiefende Studien notwendig.

Während die „Lampenflora“ von Höhlenbesuchern als durchaus attraktiv in einer häufig leblos erscheinenden Unterwelt empfunden wird, wird sie von Höhlenbetreuern und –forschern meist als „unnatürlich“ manchmal sogar als echte Plage angesehen, die es auf mechanischem oder chemischem Wege zu bekämpfen gilt. Ein praktischer Anwendungsaspekt ökologischer Forschung ist beispielsweise der Einsatz spezieller Lampen mit bestimmten spektralen Eigenschaften, die sich ungünstig auf die Pigmentsynthese und somit die Photosynthese der Höhlenpflanzen auswirken. In weiteren Untersuchungen sollten daher neben den für die Ausbildung der Lampenflora maßgeblichen Umweltparametern auch die chemische Zusammensetzung der Höhlenatmosphäre, insbesondere deren CO₂-Gehalt sowie die Brenndauer der Lampen und deren spektrale Eigenschaften Berücksichtigung finden.

Danksagung

Für die Ermöglichung des Zugangs zur Höhle und die logistische Unterstützung vor Ort bedanken wir uns herzlich bei Familie Hartmann, Waldhotel Hartmann, Wiehl.

Literatur

- Biebl, R. (1954): Lichtgenuß und Strahlungsempfindlichkeit einiger Schattenmoose. - Österr. Botanische Zeitschr. 101, 5.
- Biron, U. (1997): Der Gaswechsel von Felsfarnen in der Übergangszeit Herbst/Winter. Examensarbeit an der H.-Heine-Univ. Düsseldorf, Abt. Geobotanik, Inst. f. ökolog. Pflanzenphysiologie und Geobotanik.
- Björkman, O. & Demming, B. (1987): Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origin. - *Planta* 170: 489-504.
- Boardman, N.K. (1977): Comparative photosynthesis of sun and shade plants. - *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355-377.
- Dobat, K. (1966): Die Kryptogamenvegetation der Höhlen und Halbhöhlen im Bereich der schwäbischen Alb. Abh. Karst- und Höhlenkunde, Reihe E, Heft 3, 1-153.
- Dobat, K. (1969): Neue Ergebnisse zur Lampenflora Deutschlands. 5. Internationaler Kongress für Speläologie Stuttgart. Abhandl. Sektion Biospeläologie, München, B28: 1-7.
- Dobat, K. (1972): Ein Ökosystem im Aufbau: die Lampenflora der Schauhöhlen. - *Umschau* 72, 15: 493-94.
- Dobat, K. (1977): Zur Ökogenese und Ökologie der Lampenflora deutscher Schauhöhlen. In: Frey, W., Hurka, H., Oberwinkler, F. (Hrsg.): Beiträge zur Biologie niederer Pflanzen, 177-215. G. Fischer Verl., Stuttgart.
- Frey, W. & Lösch, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik – Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. G. Fischer Verl., Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Göbel, E. (1996): Morphologische, anatomische und ökophysiologische Untersuchungen an photoautotrophen Höhlenpflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Lichtfaktors. Diplomarbeit an der TU Dresden, Inst. f. Forstbotanik und Forstzoologie Tharandt.
- Hill, R.H. (1972): Comparative patterns of CO₂ exchange of three fern species of Southeastern Michigan. - *Michigan Academician* 4: 303-310.
- Hofmann, E. (1927): Die Anatomie der Höhlenpflanzen. In: Morton, F. (ed.) Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschritte der Naturwiss. Forschung 12, 190-234. Urban und Schwarzenberg, Berlin, Wien.
- Jackson, D.D. (1983): Höhlen. Time-Life-Bücher, Amsterdam.
- Lämmermayr, L. (1912): Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften; Mathemat.-Naturwissensch. Klasse, Bd. 87, Wien.
- Ludlow, J.C. & Wolf, F.T. (1975): Photosynthesis and respiration rates of ferns. - *American Fern Journal* 65: 43-48.
- Martincic, A. & Batic, F. (1979): The influence of cave biotop on some morphologic and anatomic plant characteristics. - *Biol. Vestn. (Ljubljana)* 27 (2): 135-146.
- McCree, K.J. (1981): Photosynthetically active radiation. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12A, 41-55. Springer, Berlin.
- Morton, F. & Gams, H. (1925): Höhlenpflanzen. *Speleol. Monogr.* 5, 1-227. E. Hölzel Verl. Wien.
- Starzecki, W. (1958): The influence of the climate of the caves on the morphology, anatomy and physiology of *Asplenium trichomanes* L. and *Asplenium ruta-muraria* L. - *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 27 (2): 221-248.
- Starzecki, W. (1960): Dependence of photosynthesis on light intensity and thickness of the leaf of *Asplenium trichomanes*. - *Acta Biologica Cracoviensia Ser. Bot.* II: 35-42.
- Tomaselli, R. (1947): Notes sur la Vegetation des Grottes de l'Herault. - *Ann. de Speleologie* 2,4: 173-185.
- Tomaselli, R. (1958): La vegetazione delle caverne. - *L'Italia Alpina* 2: 120-123.
- Trimmel, H. (1968): Höhlenkunde. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Anschrift der Verfasser:

GUIDO ASCHAN & HARDY PFANZ

Angewandte Botanik - FB9

Universität Duisburg-Essen

D-45117 Essen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Aschan G., Pfanz Hardy

Artikel/Article: [Farne als Überlebenskünstler in der lichtlosen Unterwelt - Ökologische Studien in einer Schauhöhle \(Wiehler Tropfsteinhöhle\) des Bergischen Landes 195-206](#)