

Die Temperaturreistenz makaronesischer *Sempervivoideae*

Rainer Lösch und Ludger Kappen

Cold and heat resistance of about 30 species of Macaronesian *Semperviva* (genera *Aeonium*, *Aichryson*, *Greenovia*, *Monanthes*) were tested under identical conditions. The limits of their resistance against heat ranged between +41 °C and +48 °C, and against cold between -4 °C and -10 °C. Diurnal change of heat tolerance was related to changes of cellular acidity due to CAM. A shift in the tolerance limits was also due to heat-hardening. About half of the tested species developed freezing tolerance, the others were injured only as soon as ice was formed in the leaves. The most cold resistant species belonged to the latter type, because it was able to avoid freezing to a high degree. This illustrates well an evolutionary trend of the cold resistance of these plants: Avoidance mechanisms are typical for species colonizing in higher altitudes with moderate frosts, as in the Canary islands. Species extending their distribution into higher geographical latitudes with more severe frosts have developed freezing tolerance. The heat resistance measured here does not suffice in all habitats. In some cases adaptive increase of resistance or secondary avoidance features are necessary in order to cope with thermal stress of the environment. The capacity of adaptation to extreme temperatures can be related to certain evolutionary branches within the subfamily of the *Sempervivoideae*.

Canary islands, cold resistance, heat resistance, *Sempervivoideae*, succulents.

1. Einführung

Die Besetzung unterschiedlicher Habitate durch einen pflanzlichen Formenkreis im Zuge einer adaptiven Radiation kann ein besonders augenfälliges Beispiel bieten für die evolutive Anpassung an die Gegebenheiten ökologischer Nischen (CZIHAK et al. 1976). Die Crassulaceen-Unterfamilie *Sempervivoideae* mit den Gattungen *Aeonium*, *Aichryson*, *Greenovia*, *Monanthes* hat auf den als Makaronesien zusammengefaßten Inselgruppen des Atlantiks (Kanaren, Madeira, Salvage-Inseln, Azoren, Kapverden) seit dem Tertiär eine solche Differenzierung in eine Vielzahl endemischer Arten durchgemacht (MEUSEL 1965; LÖTSCHERT 1977). In einer Fülle unterschiedlicher Formen besiedeln diese Sippen heute Lebensräume, die trocken-heiße Mediterran-Biotope, gemäßigt temperierte, perhumide Nebelwälder und hochmontane Felsstandorte mit beträchtlichen Schwankungen der Temperatur und Umgebungsfeuchte umfassen. Die Gruppe wurde von PRAEGER (1967) monographisch bearbeitet; Bestimmungsschlüssel und floristische Angaben sind bei BRAMWELL & BRAMWELL (1974) zu finden. VOGGENREITER (1974) untersuchte die Soziologie und Chorologie der auf Teneriffa vorkommenden *Aeonium*- und *Greenovia*-Arten. Eine vergleichend experimentell-ökologische Bearbeitung soll die ökophysiologischen Grundlagen der Anpassbarkeit der makaronesischen Semperviven an ihre verschiedenen Standorte analysieren. Im Rahmen dieses Projektes (vgl. auch LÖSCH, KAPPEN 1981) soll hier für eine Reihe von Arten über deren unter konstanten Kulturbedingungen entwickelte plasmatische Resistenz gegenüber Extremtemperaturen berichtet werden.

2. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an rund 30 Arten aus allen vier Gattungen der makaronesischen Semperviven durchgeführt. Die Namen sind in Tab. 1 und 3 aufgeführt; die Nomenklatur folgt PRAEGER (1929), BERGER (1930) und BRAMWELL & BRAMWELL (1974). Die Pflanzen waren in der Mehrzahl von den natürlichen Standorten auf Teneriffa, La Palma und Madeira mitgebrachte Exemplare bzw. Klonkulturen von solchen, in einigen Fällen auch bereits langjährig in botanischen Gärten gehaltene Formen, bei denen aber sehr auf Artreinheit geachtet wurde. Die Erhaltungs- und Vermehrungskultur erfolgte im Gewächshaus bei 15-20 °C. Mindestens 14 Tage bis drei Wochen vor Versuchsbeginn wurden die Töpfe für die Hitzeresistenzuntersuchungen in eine Klimakammer mit 12:12 Stunden Lichtwechsel und einem Temperaturrehythmus von tags 18 °C, nachts 12 °C überführt (rel. Luftfeuchte 70%). Die Vorkultur für die im Februar durchgeführten Kälteresistenzuntersuchungen erfolgte in einem klimatisierbaren Gewächshaus bei 12 ± 2 °C tagsüber und 10 ± 1 °C nachts (rel. Luftfeuchte um 70%).

Tab. 1: Hitzeresistenz der untersuchten makaronesischen Semperviven.

Art	Sektion	Hitzeresistenz (°C)
<i>Aeonium cuneatum</i>	<i>Canariensia</i>	48
<i>Aeonium tabulaeforme</i>	<i>Canariensia</i>	46
<i>Aeonium canariense</i>	<i>Canariensia</i>	46
<i>Aeonium palmense</i>	<i>Canariensia</i>	46
<i>Aeonium glutinosum</i>	<i>Canariensia</i>	45
<i>Aeonium spathulatum x simsii</i>	<i>Goochia</i>	45
<i>Aeonium simsii</i>	<i>Goochia</i>	44
<i>Aeonium goochiae</i>	<i>Goochia</i>	44
<i>Aeonium arboreum</i>	<i>Holochrysa</i>	44
<i>Aeonium castello-paivae</i>	<i>Urbica</i>	44
<i>Aeonium haworthii</i>	<i>Urbica</i>	44
<i>Aeonium spathulatum</i>	<i>Goochia</i>	43
<i>Aeonium nobile</i>	<i>Nobilia</i>	43
<i>Aeonium urbicum</i>	<i>Urbica</i>	43
<i>Aeonium ciliatum</i>	<i>Urbica</i>	42
<i>Aeonium lindleyi</i>	<i>Goochia</i>	41
<i>Aichryson bethencourthianum</i>		48
<i>Aichryson laxum</i>		46
<i>Aichryson bollei</i>		45
<i>Aichryson palmense</i>		44
<i>Aichryson punctatum</i>		44
<i>Greenovia aurea</i>		45
<i>Monanthes brachycaulon</i>		43
<i>Monanthes laxiflora</i>		43
<i>Monanthes polyphylla</i>		41

Die Kälteresistenz der Arten wurde nach KAPPEN (1969) in einem programmgesteuerten Kryostaten (MGW Lauda) mit 6 separaten Kühlkammern ermittelt. Dazu wurden je 10 Blätter mittleren Alters mit einem Gradienten von 6 °K/h auf definierte Endtemperaturen (-4°, -6°, -8°, -10°, -12°, in einigen Fällen -14 °C) abgekühlt, 2 h bei dieser Temperatur belassen und dann mit dem gleichen Gradienten wieder erwärmt. Mit in die Blätter eingestochenen Cu-Konstantan-Thermoelementen wurden die Gewebetemperaturen gemessen.

Die osmotischen Potentiale des Blattpreßsaftes wurden kryoskopisch bestimmt (Gefrierpunkt-Osmometer, Knauer/Berlin). Zur Preßsaftgewinnung wurden die Blätter 24 Stunden lang bei -28 °C gefroren, dann aufgetaut und ausgepreßt. Die Werte stellen jeweils das Mittel aus drei Wiederholungen dar.

Die Hitzeresistenz wurde pro Temperatur- und Zeitstufe an fünf Blättern mittleren Alters getestet. Diese wurden dazu für je 30 min in Wasserbäder (Lauda-Thermostat) definierter Temperatur gebracht.

Die Schädigung der Blätter durch Kälte- und Hitzebehandlung wurde durch regelmäßige Bonitierung während der 10- bis 14tägigen Nachkulturen in feuchten Kammern beobachtet. Die Ausdifferenzierung des Schädigungsgrades (Blattflächenverfärbung in Prozent der gesamten Blattfläche) wurde graphisch dargestellt. Als Resistenzgrenze wurde die Temperatur festgesetzt, bei der nach fünf Tagen rund 20% der Blattfläche Nekrosen zeigten ('beginnende Schädigung'; vgl. KAPPEN 1981).

Der Sukkulenzgrad der Blätter wurde in g H₂O/dm² Blattfläche ausgedrückt. Die Oberfläche wurde nach der Methode von THOMPSON & LEYTON (1971) gemessen. Die stark behaarten und wenig sukkulenten *Aichryson*-Blätter wurden zur Flächenbestimmung photokopiert und ausplanimetriert (Kontron-Digiplan).

Die Malatgehalte der Blattpreßsäfte wurden enzymatisch nach HOHORST (1970) ermittelt (Testsatz Boehringer/Mannheim).

Die Untersuchungen zur Kälteresistenz wurden im Botanischen Institut der Universität Würzburg, die zur Hitzeresistenz im Botanischen Institut der Universität Kiel durchgeführt.

3. Ergebnisse

Die artspezifischen Hitze- und Kälteresistenz-Grenzen verteilen sich über den Bereich von +41 °C bis +48 °C bzw. von -4 °C bis -10 °C (Tab. 1 und 3).

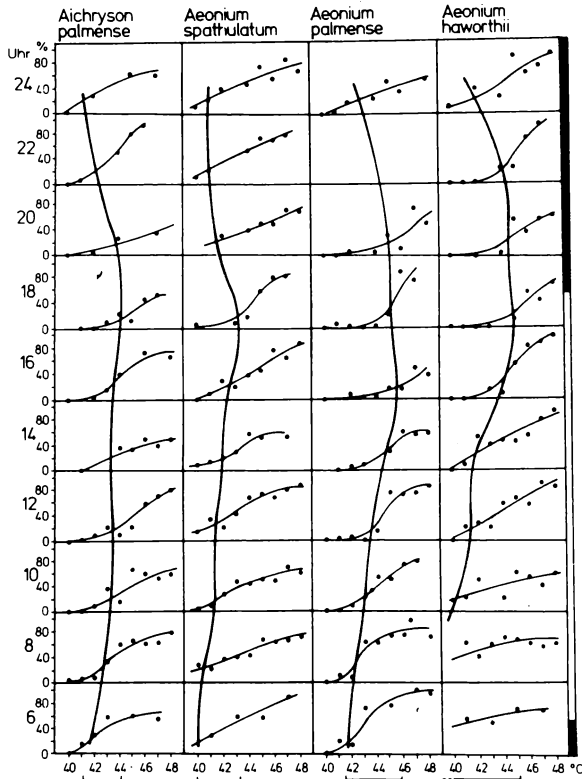


Abb. 1: Tagesschwankungen der Hitzeresistenz (30 min Erhitzung im Wasserbad) einiger kanarischer Semperviven.
 Abszisse: Temperaturstufen; Schwankungsspanne.
 Ordinate: Tageszeit; innerhalb der einzelnen Zeitabschnitte:
 Blattflächenschädigung in Prozent der Gesamtfläche.
 Hitzeresistenzgrenze: Temperaturbelastung, die 20% Schädigung hervorruft.

3.1 Hitzeresistenz

Bei den meisten Arten veränderte sich die Hitzeresistenz im Tagesverlauf. Allgemein waren die Blätter am frühen Morgen am empfindlichsten (Abb. 1; Tab. 2). Die Höhe der Tagesschwankungen war unterschiedlich. Relativ geringe Schwankungen ergaben sich bei *Aichryson*-Arten, stärkere bei den meisten Aeonien. Auffällig war, daß Arten mit hoher Sukkulenz stärkere Tagesschwankungen der Hitzeresistenz aufwiesen als schwach sukkulente Arten (Sukkulenzgrade unter $3 \text{ g H}_2\text{O/dm}^2$ Blattfläche gegenüber solchen mit Werten von $5 \text{ g H}_2\text{O/dm}^2$ Blattfläche und größer). Diese Beobachtung lenkt die Suche nach der Ursache solcher Rhythmen auf die Besonderheiten des Sukkulentenstoffwechsels. Nach unveröffentlichten Untersuchungen herrscht bei vielen *Aichryson*-Arten der C_3 -Photosyntheseweg vor. Unter Streß können allerdings die meisten von ihnen auf CAM umstellen. Eine Reihe von *Aeonium*-Arten, darunter auch *Aeonium spathulatum* (Abb. 1), scheinen sog. schwache CAM-Pflanzen (KLUGE, TING 1978) zu sein, bei anderen wurde stets deutlich das CAM-Syndrom (Gaswechsel, Zellsaft-pH und Malatgehalt der Blätter) erkennbar. *Aeonium haworthii* gehört zu den ersten literaturbekannten Arten, bei denen das CAM-Phänomen in seinen gaswechselbiologischen Besonderheiten ausführlich beschrieben und in seiner Bedeutung erkannt wurde (NEALES et al. 1968). Abb. 2 illustriert ein Beispiel für die Beziehung zwischen Hitzeresistenz und Azidität im Tagesgang. Die untersuchten Pflanzen zeigten im Vergleich zu anderen CAM-Arten eine bemerkenswert hohe Malatakkumulation. Die Gründe dafür bedürfen noch der näheren Untersuchung. Bei *Aeonium canariense*, einer CAM-Art, steigen und fallen die Werte der Hitzeresistenz spiegelbildlich zur Malatab- und -anreicherung in den Blättern. Bei der C_3 -Pflanze *Aichryson laxum* bleiben alle gemessenen Parameter über den Tag hin auf einem mehr oder minder konstanten Wert. Die größte Tagesamplitude in der Hitzeverträglichkeit

Tab. 2: Tagesschwankungen der Hitzeresistenz einiger *Aeonium*- und *Aichryson*-Arten

Art	Temperaturgrenzen (°C)	Schwankungsintervall (°K)
<i>Aeonium haworthii</i>	< 40 - 45	> 5
<i>Aichryson bollei</i>	41 - 45	4
<i>Aeonium arboreum</i>	40 - 44	4
<i>Aeonium palmense</i>	42 - 46	4
<i>Aeonium tabulaeforme</i>	43 - 46	3
<i>Aeonium simsii</i>	41 - 44	3
<i>Aeonium spathulatum</i>	40 - 43	3
<i>Aichryson laxum</i>	43 - 46	3
<i>Aichryson palmense</i>	41 - 44	3
<i>Aichryson bethencourthianum</i>	46 - 48	2
<i>Aeonium goochiae</i>	42 - 44	2

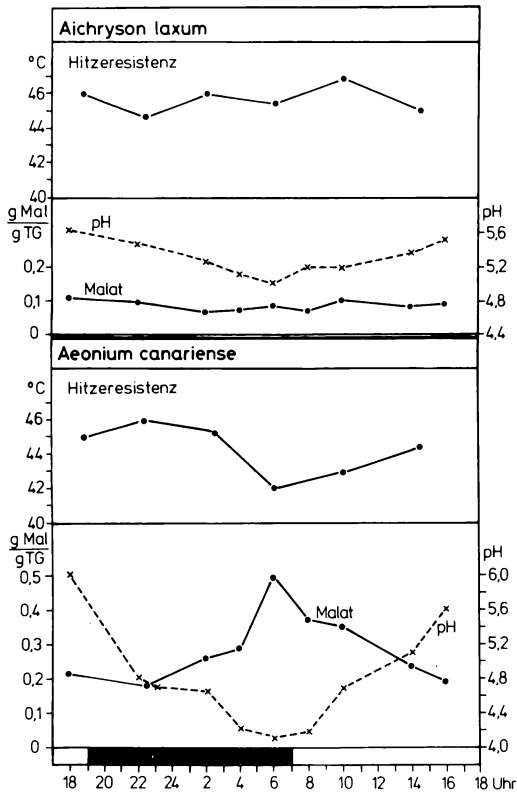


Abb. 2: Tagesgang von Hitzeresistenz (30 min Erhitzung im Wasserbad), Zellsaft-pH und Malatgehalt bei *Aichryson laxum*, einer C₃-Pflanze, und bei *Aeonium canariense*, einer CAM-Pflanze.

zeigte *Aeonium haworthii*, dessen sehr geringe Hitzeresistenzgrenze am frühen Morgen noch unterhalb des in den Experimenten geprüften Temperaturbereichs liegen muß, während die Art am Nachmittag bis zu fast 45 °C ertragen kann.

Die jeweils höchsten Grenzwerte der Hitzeresistenz entsprechen in der Gattung *Aichryson* weitgehend der Ökologie und Konstitution der einzelnen Arten. *Aichryson bethencourthianum* von Felsstandorten des ariden Fuerteventura gehört mit 48 °C zu den resistentesten Arten. Das vergleichsweise zarte *Aichryson punctatum* aus dem Unterwuchs der Wälder in der unteren Passatwolkenzone ist bereits bei 44 °C deutlich geschädigt. Die mittlere Position der übrigen *Aichryson*-Arten in diesem Vergleich entspricht den mehr gemäßigten Bedingungen ihrer Standorte.

Bei den *Aeonium*-Arten können in groben Zügen Parallelen zwischen dem Grad der Hitzeresistenz und der verwandtschaftlichen Zugehörigkeit zu den einzelnen Sektionen erkannt werden. Die widerstandsfähigsten der untersuchten Arten gehören durchweg zur Sektion *Canariensis*. Die von ihnen entwickelten Resistenzgrade werden wohl nur selten voll ausgeschöpft. Weniger entwickelt ist hingegen die Wärmetoleranz bei den meisten *Urbica*-Arten. Deren Verbreitungsschwerpunkte in der eumediterran geprägten Zone unter den Wolken ließen weit eher eine höhere Widerstandsfähigkeit gegen Erwärmung fordern. Die Vertreter der Sektion *Goochia* besitzen - ganz im Gegensatz zu ihrer ausgeprägten Kälteresistenz - keine allzu auffällige Hitzetoleranz. Für eine allgemeine Charakterisierung der *Holochrysa* sind noch zu wenige Arten untersucht. Das in seiner Sektion monotypische *Aeonium nobile* von trocken-heißen Standorten an der Westküste La Palmas rangiert in seiner Hitzeresistenz bei unerwartet niedrigen Werten.

Das Beispiel mancher *Urbica*-Vertreter (*Aeonium ciliatum*!) und von *Aeonium nobile* macht deutlich, daß eine vergleichende Studie der Hitzeverträglichkeit der Semperviven unter Standardbedingungen wohl die genetisch festgelegten resistenzökologischen Potenzen der einzelnen Verwandtschaftskreise klären kann, diese physiologischen Fähigkeiten aber nicht stets in den Standortsbedingungen der einzelnen Arten wiederzufinden sein müssen. Zur genotypischen Ausstattung treten Härtings- und Enthärtungsprozesse im Verlauf der individuellen Ontogenie, die die aktuelle Resistenz der einzelnen Arten oft um etliche Grade verschieben können. Dies illustriert Abb. 3 am Beispiel von *Aeonium goochiae*. Blätter von Pflanzen, die über 4 Wochen hin bei einem Temperaturregime von tags 28 °C und nachts 18 °C kultiviert wurden, zeigten um 3 °K höhere Hitzetoleranz als die bei 18 C/12 °C angezogenen Blätter. Eine umfassende vergleichende Untersuchung der artspezifischen Härtingfähigkeiten im gesamten Verwandtschaftskreis steht noch aus. Differenzierungen darin, zusammen mit den prinzipiell unterschiedlichen Resistenzgrenzen der einzelnen Arten, und sekundäre Mechanismen zur Vermeidung von Hitzeschäden dürften dann die temperaturökologischen Standortsbezüge gut charakterisieren.

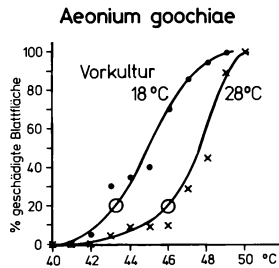


Abb. 3: Verschiebung der Hitzeresistenz von *Aeonium goochiae*-Blättern durch Wärme-Härtung (4 Wochen Vorkultur).

3.2 Kälteresistenz

Deutlicher als bei der Hitzeresistenz korrespondieren die artspezifischen Werte der Kälteresistenz (Tab. 3) mit den natürlichen Standortspräferenzen der einzelnen Sippen. Hier sind andererseits Bezüge zu verwandtschaftlichen Gruppierungen weniger auffällig.

Ungefähr die Hälfte der untersuchten Arten weist eine gewisse Eisverträglichkeit auf, d.h. die Schädigungstemperatur unterschreitet um mehr als 1 °K die Temperatur, bei der in den Geweben Eisbildung einsetzt (Temperatur der Exotherme bei kontinuierlicher Abkühlung). Zu diesen Arten gehören sämtliche untersuchten *Greenovia*- und *Monanthes*-Arten, etliche Aeonien und *Aichryson bollei* (Tab. 3).

Die übrigen Arten können in gewissem Umfang die Bildung von Eis in den Geweben durch Erniedrigung ihres osmotischen Potentials vermeiden ('avoidance type', LEVITT 1972). Es wird ihnen dadurch möglich, mehr oder weniger tiefe Temperaturen zu überdauern; sobald sie aber ausfrieren, sterben sie ab. Auffallenderweise sind es gerade die kälteverträglichsten Arten der makaronesischen Semperviven, die mit diesem avoidance-Mechanismus noch Gebiete regelmäßigen leichten Winterfrostes (VOGGENREITER 1974) besiedeln können. Die Kälteresistenzgrenzen der eisoleranten Arten liegen um etliche Grade weniger tief.

Tab. 3: Kälteresistenz, Temperatur der Eisbildung im Blatt (Exotherme) und osmotisches Potential der makaronesischen *Sempervivoideae*.

	Kälte- resistenz (°C)	Temperatur bei Eisbildung (Exotherme, °C)	Osmotisches Potential (bar)
<i>Aeonium spathulatum</i>	-10	-9.3	-6.3
* <i>Aeonium lindleyi</i>	- 9	-4.1	-3.7
<i>Aeonium goochiae</i>	- 8	-8.3	-5.4
<i>Aeonium sedifolium</i>	- 8	-8	-5.78
* <i>Aeonium glandulosum</i>	- 7	-5.5	-3.98
* <i>Aeonium urbicum</i>	- 7	-3	-3.98
* <i>Aeonium tabulaeforme</i>	- 6.5	-2.3	-3.6
<i>Aeonium glutinosum</i>	- 6	-6.6	-3.8
* <i>Aeonium canariense</i>	- 6	-3.4	-4.8
<i>Aeonium haworthii</i>	- 6	-6.1	-3.4
<i>Aeonium holochrysum</i>	- 5	-4	-4.1
* <i>Aeonium palmense</i>	- 5	-3.5	-3.4
* <i>Aeonium nobile</i>	- 5	-3.6	-3.5
<i>Aeonium cuneatum</i>	- 5	-4.6	-3.5
<i>Aeonium glutinosum</i> x <i>glandulosum</i>	- 4.5	-3.5	-4.36
<i>Aeonium ciliatum</i>	- 4	-4.2	-3.26
<i>Aichryson palmense</i>	- 9	-8	-5.3
* <i>Aichryson bollei</i>	- 8	-5.3	-6.15
<i>Aichryson pachycaulon</i>	- 7	-7.3	-7.23
<i>Aichryson laxum</i>	- 7	-6.7	-4.82
<i>Aichryson punctatum</i>	- 5.5	-5	-6.0
* <i>Greenovia aurea</i>	- 7	-4.2	-4.22
* <i>Greenovia diplocycla</i>	- 5	-3.2	-4.7
* <i>Monanthes muralis</i>	- 8	-2.4	-4.46
* <i>Monanthes anagensis</i>	- 7.5	-6.1	-4.46
* <i>Monanthes polyphylla</i>	- 6	-4.2	-4.5
* <i>Monanthes laxiflora</i>	- 6	-2	-4.34

Gefriertolerante Arten sind durch einen Stern gekennzeichnet.

Der Grund für die artspezifisch unterschiedlichen Werte der Frostresistenz kann, einer Überlegung LEVITTS (1972) folgend, gesucht werden in der unterschiedlich stark ausgeprägten Fähigkeit der Arten, zelluläre Entwässerung zu ertragen. Ein formales Indiz dafür ist das Verhältnis zwischen kryoskopischer Gefrierpunkts-erniedrigung des Zellsaftes und der Frostschadenstemperatur. Je kleiner der Wert des Quotienten aus diesen beiden Größen ist, desto höher ist die Entwässerungsverträglichkeit des Plasmas. Danach wäre *Aeonium lindleyi* sehr resistent, *Aichryson punctatum* sehr empfindlich gegen Plasma-Entquellung (LÖSCH, KAPPEN 1981).

4. Diskussion

Die makaronesischen Semperviven haben im Zuge ihrer Formenausbildung sowohl an der Hoch- wie an der Tieftemperaturgrenze jeweils eine breite artspezifische Abstufung ihrer Temperaturresistenz erlangt. Die physiologischen Grundlagen dieser Resistenz werden durch die Besonderheiten des zellulären Wasserhaushaltes bei der Kälteresistenz, und bei der Hitzeresistenz durch den diurnalen Säurerhythmus der obligaten oder potentiellen CAM-Arten beeinflusst.

Die Frostresistenz der Arten kann nur begrenzt durch eine Erniedrigung des osmotischen Potentials erhöht werden. Dies reicht aber offensichtlich aus, der Familie den montanen Bereich der atlantischen Inseln zu erschließen, z.B. mit dem (von den untersuchten Arten) am höchsten frostresistenten *Aeonium spathulatum*.

Von den eistoleranten Arten haben nur wenige, z.B. *Greenovia aurea*, ihr Areal bis in die Zone regelmäßiger leichter Winterfröste ausgeweitet. Nach LARCHER (1980) kann in vielen Pflanzensippen die Tendenz beobachtet werden, bei vertikaler Arealausweitung die Frostresistenz durch avoidance-Mechanismen zu erhöhen, wogegen für ein Vordringen in höhere geographische Breiten der Erwerb echter Frosttoleranz unumgänglich ist. Die Semperviven der atlantischen Inseln besitzen in vielen Arten bereits diese Eigenschaft, ohne allerdings die extremen Resistenzwerte der festlandeuropäischen Eusemperviven zu erreichen (KESSLER 1935: *Sempervivum tectorum* var. *glaucum*: -25 °C). Im Prinzip wird durch die vorliegenden Messungen die aus der gärtnerischen Praxis entlehnte Aufteilung der beiden Entwicklungsstadien der Unterfamilie in die nördlichen 'hardy *Semperviva*' und die makaronesisch-mediterranen 'tender *Semperviva*' (PRAEGER 1967) sachlich gestützt.

Tagesperiodische Hitzeresistenzschwankungen liegen in der Größenordnung der in der Literatur genannten Werte oder übertreffen sie sogar. Ihr Verlauf stimmt mit älteren Befunden von LAUDE (1939) - allerdings an C₃-Arten - überein (vgl. auch ALEXANDROV, YASKULIEV 1961; BREGETOVA, POPOVA 1962). Tagesschwankungen der Hitzeresistenz von Sukkulenten wurden bisher insbesondere bei der CAM-Pflanze *Kalanchoe blossfeldiana* beobachtet (SCHWEMMLE, LANGE 1959). Kausale Deutungen eines Zusammenhangs zwischen diurnaler Ansäuerung und Hitzeresistenz wurden jedoch noch nicht erarbeitet (KLUGE, TING 1978). SCHWEMMLE & LANGE (1959) fanden Extremwerte der Resistenz jeweils in der Mitte der Licht- bzw. Dunkelperiode, nur in einigen Fällen gegen Ende der jeweiligen Lichtphasen, wie es hier für die Semperviven berichtet wird.

Phylogenetische Entwicklungstendenzen im Resistenzverhalten der makaronesischen Semperviven kommen vor allem bei der Hitzeresistenz zum Ausdruck. Geht man von dem von LEMS (1960) entworfenen und von VOGGENREITER (1974) weiter entwickelten morphologischen Stammbaum der Unterfamilie aus, so ist eine Evolutionstendenz zu höherer Hitzeresistenz vor allem in dem zur *Aeonium*-Gruppe der *Canariensia* und zur Gattung *Greenovia* verlaufenden Zweig entwickelt worden, während die anderen Sektionen durch keine allzu hohen Werte hervorstechen. In der Gattung *Aichryson* hat offenbar eine eigenständige standörtliche Differenzierung, sowohl im Hitze- wie auch im Kälteresistenzverhalten stattgefunden.

Im Vergleich mit den standörtlichen Bedingungen ihres Verbreitungsareals unerwartet niedrig ist die Hitzeresistenz etlicher *Aeonium*-Arten. Für *Aeonium nobile* und *A. lindleyi* wird die Möglichkeit adaptiver Resistenzsteigerung vermutet. Avoidance-Mechanismen (KAPPEN 1981) erleichtern anderen Arten die Existenz am sonnenexponierten Standort. Bei *Aeonium arboreum* findet man Saisondimorphismus. Während des trockenen Sommers überdauern nur eng geschlossene, knospenartige Rosetten offenbar sehr resistenter Blätter an den Sprossenden. Großflächige Blätter, wie sie im Versuch verwendet wurden, entwickeln sich in der feuchtkühlen Winterzeit. *Aeonium urbicum* und *A. ciliatum* steht diese Möglichkeit der Schadensvermeidung an den Blättern nicht zur Verfügung. Bei ihnen fällt hingegen eine graugrüne bis graublau gefärbte Wachsüberzüge auf. Die hierdurch verstärkte Strahlungsreflexion und damit verminderte Blattüberhitzung sind als avoidance-Einrichtung mancher wärmeexponierter Pflanzenarten bekannt (KAPPEN 1981).

Die Tieflagenarten *Aichryson bethencourthianum*, *Greenovia diplocycla*, *Aeonium castello-pavvae* und die maderesischen *Aeonium glutinosum*, *A. glandulosum*, der Bastard beider Arten, *A. tabulaeforme* und die *Monanthes*-Arten dürften trotz ihrer geringeren Widerstandsfähigkeit gut den gemäßigten Temperaturverhältnissen ihrer mehr oder weniger schattigen Standorte angepaßt sein. Erst recht übersteigt die Resistenz der Arten temperat-humider Biotope wesentlich die standörtlichen Temperaturextreme (Klimadaten bei KÄMMER 1974; CEBALLOS, ORTUNO 1978): Die Hitzeresistenz von *Aeonium canariense*, *A. palmense*, *A. cuneatum*, *A. haworthii*, *A. goochiae* und den meisten *Aichryson*-Arten liegt in der gleichen Größenordnung wie die der mesophytischen Bodenflora des Lorbeerwaldes und seiner Randbiotope (LÖSCH 1980).

Mit der Obergrenze der Passatwolkendecke, bis zu der die kälteresistentesten Semperviven vordringen, endet das Verbreitungsareal der Gruppe. Einer Ausweitung ihres Vorkommens in die subalpinen und alpinen Zonen von Teneriffa und La Palma stehen wohl mehrere Standortsfaktoren gleichzeitig entgegen (Niederschlagsarmut, edaphische und atmosphärische Trockenheit, Temperaturextreme u.a.). Standort-ökologische Messungen müssen über die relative Bedeutung dieser Faktoren Aufschluß bringen. Dann wird auch ein Vergleich möglich zwischen mediterran-subtropischen Gebirgslagen und den Verhältnissen in den Hochgebirgen nördlicherer Breiten, wo der europäische Zweig der Semperviven wesentlich erfolgreicher in der Kolonisation der Höhenstandorte war.

Für umsichtige gärtnerische Betreuung der Versuchspflanzen danken wir Herrn M. Erhard und Herrn H. Schumacher, für Hilfe bei der Fertigstellung des Manuskripts Frau C. Walz und Frau H. Bibrach.

Literatur

- ALEXANDROV V.Y., YASKULIEV A., 1961: The heat hardening of plant cells in nature. *Tsitologiya* 3: 702-707.
- BERGER A., 1930: Crassulaceae. In: (Ed. ENGLER A., PRANTL K.): Die natürlichen Pflanzenfamilien 18a. 2. Aufl. Leipzig: 352-386, 420-436.
- BRAMWELL D., BRAMWELL Z., 1974: Wild flowers of the Canary Islands. London/Burford.
- BREGETOVA L.G., POPOVA A.I., 1962: Twentyfour hour rhythms of changes of warm resistance in protoplasts of plants. *Nekot. Wopr. Fotosynthesa i Bodonovo Regima Rast.*, Temat. Sornik 1: 41-46.
- CEBALLOS L.F., ORTUNO F.M., 1976: Vegetacion y flora forestal de las Canarias occidentales. Sta. Cruz de Tenerife.
- CZIHAK G., LANGER H., ZIEGLER H. (Hrsg.), 1976: Biologie. Berlin/Heidelberg/New York.
- HORHST H.J., 1970: L-(-)-Malatbestimmung mit Malat-Dehydrogenase und NAD. In: (Ed. BERGMAYER H.U.) *Meth. enzym. Anal.* 2: 1544-1548.
- KÄMMER F., 1974: Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. *Scripta Geobot.* 7.
- KAPPEN L., 1964: Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). *Flora* 155: 123-166.
- KAPPEN L., 1969: Frostresistenz einheimischer Halophyten in Beziehung zu ihrem Salz-, Zucker- und Wassergehalt im Sommer und Winter. *Flora B* 158: 232-260.
- KAPPEN L., 1981: Ecological significance of resistance to high temperatures. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. 12A. Berlin/Heidelberg/New York: 439-474.
- KESSLER W., 1935: Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. *Planta* 24: 312-352.
- KLUGE M., TING I.P., 1978: Crassulacean acid metabolism. *Ecol. Stud.* 30.
- LARCHER W., 1980: Ökologie der Pflanzen. 3. Aufl. Stuttgart.
- LAUDE H.H., 1939: Diurnal cycle of heat resistance in plants. *Science* 89: 556-557.
- LEMS K., 1960: Botanical notes on the Canary Islands II. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. *Ecology* 41: 1-17.
- LEVITT J., 1972: Responses of plants to environmental stress. New York/London.
- LÖSCH R., 1980: Die Hitzeresistenz der Pflanzen des kanarischen Lorbeerwaldes. *Flora* 170: 456-465.
- LÖSCH R., KAPPEN L., 1981: The cold resistance of Macaronesian Sempervivoideae. *Oecologia* 50: 98-102.
- LÖTSCHERT W., 1977: Zur Ökologie, pflanzengeographischen Stellung und Entstehung der Kanaren-Flora. *Beitr. Biol. Pfl.* 53: 429-446.
- MEUSEL H., 1965: Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur süd- und mitteleuropäischen Flora. In: (Ed. GERSCH M.): *Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre* 1. Jena: 117-136.
- NEALES T.F., PATTERSON A.A., HARTNEY V.J., 1968: Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature* 219: 469-472.
- PRAEGER R.L., 1929: Semperviva of the Canary islands area. *Proceed. Roy. Irish Acad. Sect. B* 38: 454-499.
- PRAEGER R.L., [1932] 1967: An account of the Sempervivum group. *R. Horticult. Soc. London* [Reprint: *Lehre*].
- SCHWEMMLE B., LANGE O.L., 1959: Endogen-tagesperiodische Schwankungen der Hitzeresistenz bei *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* 53: 134-144.
- THOMPSON F.B., LEYTON L., 1971: Method for measuring the leaf surface area of complex shoots. *Nature* 229: 572.
- VOGGENREITER V., 1974: Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife. *Diss. Bot.* 26.

Adressen

Prof. Dr. L. Kappen
Dr. R. Lösch
Botanisches Institut Univ.
Olshausenstr. 40-60
D-2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Lösch Rainer, Kappen Ludger

Artikel/Article: [Die Temperaturreistenz makaronesischer Sempervivoideae 521-528](#)