

# Einige ökophysiologische Untersuchungen auf Tenerife (Kanarische Inseln)\*

Von

M. Höllwarth und U. Kull

Mit 6 Abbildungen und 8 Tabellen im Text

## Abstract

HÖLLWARTH, M. & KULL, U.: Einige ökophysiologische Untersuchungen auf Tenerife (Kanarische Inseln). [Some eco-physiological investigations on Tenerife (Canaray Islands).] — Bot. Jahrb. Syst. 100: 518—535. 1979. — ISSN 0006-8152.

Three characteristic types of vegetation (xerophytic scrub, laurel forest, montane semi-desert scrub) were investigated in the spring, with respect to the daily fluctuations of the usual meteorological and the principal physiological parameters. By correlation analysis and analysis of the principal factors, the correlation between these parameters was tested (the latter method, not yet extensively used in eco-physiological work, yields good results especially when many events are involved and many parameters are compared). As a general result, good correlation between meteorological and physiological parameters has been found in areas with open vegetation, whereas in the laurel forest correlation is less obvious. — In the xerophytic succulent scrub, *Euphorbia regis-jubae*, *E. balsamifera* and *E. bourgaeana* are stenohydric xerophytes. *Kleinia neriifolia* behaves as a CAM plant with regard to gas exchange and diurnal acid accumulation. *Euphorbia regis-jubae* and *Kleinia neriifolia* are shallow rooting, whereas *Plocama pendula* has deep reaching roots. — In the laurel forest, *Laurus azorica* shows high rates of net assimilation with high atmospheric humidity and medium light intensities. A high humidity is probably an important condition for a competitive production rate of this species. *Myrica faya*, whose rate of net assimilation, at a drier locality of the laurel forest, is nearly identical to that of *Laurus*, seems to better regulate its transpiration rate.

## Einleitung

Die Kanarischen Inseln sind ein klassisches Gebiet der Vegetationskunde. Während ihre Flora mittlerweile ziemlich gut bekannt ist (ERIKSSON et al. 1974, CEBALLOS & ORTUÑO 1976), sind bisher nur wenige ökophysiologische Untersuchungen durchgeführt worden. Von Tenerife liegt eine neue, grundlegende Arbeit von KÄMMER (1974) vor; zur Ökologie der *Aeonium*-Standorte gibt es Angaben im Rahmen der umfangreichen Untersuchungen VOGGENREITERS (1974; dort auch weitere Lit.). Wir haben an typischen Standorten der charakteristischen Vegetationseinheiten Sukkulentenbusch, Lorbeerwald und Gebirgshalbwüste („Gebirgssteppe“) bei gleicher Groß-

\* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. HEINRICH WALTER zum 80. Geburtstag gewidmet.

wetterlage (normale Schönwetterperiode am Ende der feuchteren Jahreszeit) die Tagesperiodik der üblichen meteorologischen Größen sowie der wichtigsten physiologischen Parameter von charakteristischen Arten gemessen und die bestehenden Korrelationen ermittelt. Es sollte dann geprüft werden, inwieweit Aussagen über die Konkurrenzfähigkeit von Arten möglich sind, wobei dem Lorbeerwald besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde.

### Material und Methoden

Die Messungen erfolgten Anfang April 1977 und Mitte März 1978. Die einzelnen Standorte wurden durch ihre Pflanzengesellschaften charakterisiert (zur Soziologie vgl. OBERDORFER 1965). Bezüglich der klimatischen Situation sei auf KÄMMER (1974) verwiesen. Das Meßgebiet im Sukkulentenbusch wird durch das Klimadiagramm von Santa Cruz, das Meßgebiet in der Gebirgshalbwüste durch das Diagramm von Izaña charakterisiert (vgl. WALTER 1968). Die Klimaverhältnisse des Lorbeerwaldes werden von KÄMMER ausführlich diskutiert.

Gemessen wurden Tagesgänge (im Sukkulentenbusch über 24 h, sonst von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang) der meteorologischen Größen, Blatt-Temperaturen, Transpirationsraten, Refraktometerwerte, Nettophotosynthese- und Atmungsraten. Außerdem wurde Pflanzenmaterial für Laboruntersuchungen stabilisiert.

### Messungen

Folgende Größen wurden nach den bei STEUBING (1965) angegebenen Methoden bestimmt: Lufttemperatur, Bodentemperatur in 1 cm Tiefe, Evaporationsrate (mit Piché-Evaporimeter), relative Luftfeuchtigkeit (mit Aspirationspsychrometer), Lichtintensität, Blatt-Temperaturen (mit NTC-Meßfühlern), Transpirationsrate (Momentanmethode nach STOCKER), Refraktometerwerte. Nettophotosynthese- und Atmungsraten wurden nach dem Verfahren von ZUNKER & KREEB (1970) in der von HÖLLWARTH & NAGLSCHMID (1976) modifizierten Form gemessen, die für die Geländearbeit besonders geeignet ist. Während des jeweils fünfminütigen Einschlusses des Zweigs in die Plexiglasküvette lief die Pumpe weiter, da dann die Erwärmung in der Küvette geringer bleibt. Jeweils spätestens nach 4 Stunden wurde die Reaktionslösung erneuert (vgl. ZUNKER & KREEB 1970). Die Erhöhung der Blatt-Temperatur eingeschlossener besonnener Zweige wurde mit NTC-Fühlern gemessen; sie betrug innerhalb der Meßzeit zumeist 1,5–2,5 °C, maximal 3,2 °C.

Für die Transpirationmessungen nach der Momentanmethode wurden in der Regel nur Meßdaten innerhalb von 5 Minuten nach Abschneiden verwendet; bei keinem Objekt wurde hierbei eine signifikante Abnahme der Gewichts-differenz beobachtet. Bei *Kleinia* und *Spartocytisus*, die beide eine geringe Transpirationsrate aufwiesen, mußte jeweils 10 Minuten lang gemessen werden. Der hierbei gemachte Fehler kann insbesondere bei *Kleinia* bis zu etwa 30 % des Meßwertes betragen. Der allgemeine Befund der geringen Transpirationsraten bleibt davon unberührt. Im Lorbeerwald wurden verschiedentlich Wiederholungsmessungen mit Blättern von Zweigen unterschiedlicher Insertion ausgeführt, um festzustellen, inwieweit Abweichungen auftreten. Bei den meisten dieser Kontrollmessungen ergaben sich fast gleiche Meßwerte.

Die Bestimmung der osmotischen Werte erfolgte im Labor nach dem bei BRECKLE & KULL (1971) beschriebenen Verfahren. Die Säuregehalte von *Kleinia* wurden gaschromatographisch nach der von NIERHAUS & KINZEL (1971) angegebenen Methode bestimmt.

## Auswertung

Zur Auswertung der Meßdaten wurde zunächst die Korrelationsanalyse herangezogen (vgl. CAMPBELL 1971). Darüber hinaus wurde eine Faktorenanalyse nach dem Hauptkomponentenmodell durchgeführt (vgl. GAENSSLEN & SCHUBÖ 1976). Die Hauptkomponentenanalyse wurde bisher für ökophysiologische Daten nur wenig verwendet. Durch sie können Interkorrelationen erkannt werden, d. h. die Informationsanteile, welche die beobachteten Variablen mit anderen beobachteten Variablen teilen, können festgestellt werden. Ausgehend von der jeweiligen Korrelationsmatrix werden neue, voneinander unabhängige Größen, die Hauptkomponenten, abgeleitet. Sie sind abstrakte Größen, die man als steuernde Faktoren verstehen kann, und lassen sich durch ihre Ladungen, d. h. die Korrelationskoeffizienten zwischen Hauptkomponente und beobachtbaren Variablen, interpretieren. Die Rechnungen für die Hauptkomponentenanalyse wurden im Rechenzentrum der Technischen Hochschule Darmstadt durchgeführt.

Die Hauptkomponentenanalyse ist insbesondere dann wertvoll, wenn eine große Anzahl von Ereignissen vorliegt und viele Parameter verglichen werden sollen; bei uns also im Tagesgang Sukkulentenbusch, der Meßwerte über 24 Stunden hinweg enthält. Wo die Tagesgänge von Sonnenauf- bis -untergang gemessen wurden und daher nur 13 Einzelereignisse vorliegen, läßt die Auswertung der für alle Meßreihen durchgeführten Hauptkomponentenanalyse nichts erkennen, was über die einfache Korrelationsanalyse hinausginge. Ferner ist zu beachten, daß bei den Variablen Lichtintensität, Luft- und Bodentemperaturen hohe Autokorrelationen ( $> 0,5$ ) auftreten. Dem wurde Rechnung getragen durch Verringerung der Freiheitsgrade beim Signifikanztest bzw. durch andere Wahl der Signifikanzschwelle.

## Ergebnisse

### Sukkulentenbusch

Die Messungen im Sukkulentenbusch erfolgten im Gebiet von San Isidro SW Santa Cruz beim Barranco del Chorillo nahe der Hauptstraße (bei km 11,3). Es handelt sich um mindestens seit einigen Jahrzehnten verlassenenes Kulturland. Die soziologische Aufnahme (Tabelle 1) belegt die Zugehörigkeit zum *Kleinio-Euphorbion canariensis*.

Die Bestimmung des Blattflächen-Index in einigen Probestellen ergab aufgrund der Messungen an *Euphorbia regis-jubae* und *Kleinia neriifolia* maximale Werte von ca. 0,44 und minimale Werte von ca. 0,27. Eine Bestandsanalyse der oberirdischen Masse in Probestellen des Standorts ist in Tabelle 2 wiedergegeben. Die Tagesgänge der gemessenen Größen zeigt Abb. 1. Blatt-Temperaturen (bei *Plocama* die Temperaturen grüner Achsen), Photosynthese und Atmungsraten wurden bei *Plocama*, *Euphorbia* und *Kleinia* bestimmt; Transpirationsraten, Refraktometerwerte und Osmotische Werte an *Plocama* und *Kleinia*.

Der über die Lufttemperatur hinaus erhebliche Anstieg der Bodentemperatur zeigt die hohe Strahlungsintensität an, dementsprechend steigen auch die Blatt-Temperaturen tags bis  $3,2^{\circ}\text{C}$ , die Achsentemperaturen bei *Kleinia* bis zu mehr als  $9^{\circ}\text{C}$  und bei *Plocama* bis zu  $7^{\circ}\text{C}$  über die Lufttemperatur an. Dagegen war ein nächtlicher Ausstrahlungseffekt nicht zu erken-

Tabelle 1. Charakterisierung des Standortes Sukkulentenbusch: San Isidro, SW. Santa Cruz, beim Barranco del Chorillo. — Höhe: 270 m; Exposition: SSE, Hangneigung 3—5°; Aufnahmefläche: 25 × 25 m; Deckungsgrad: 25 %; pH-Wert des Bodens: 8,4; in 30 cm Tiefe: 8,2; Boden ab 35 cm Tiefe mit Feuchtigkeit, darüber völlig trocken; an der Oberfläche örtlich Kalkkrusten.

Kleinio-Euphorbion canariensis prov. (OBERDORFER 1965).

Strauchschicht:	<i>Kleinia neriifolia</i> HAW.	1
	<i>Plocama pendula</i> AIT.	1
	<i>Euphorbia regis-jubae</i> WEBB & BERTH.	+
	<i>Argyranthemum frutescens</i> (L.) WEBB. & BERTH.	+
	<i>Fagonia cretica</i> L.	+
	<i>Launaea arborescens</i> (BATT.) MURB.	+
	<i>Lavandula canariensis</i> (L.) MILL.	+
	<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) MILL.	(+)
	<i>Euphorbia canariensis</i> L.	(+)
	<i>Periploca laevigata</i> AIT.	(+)
Krautschicht:	<i>Asteriscus aquaticus</i> (L.) LESS.	+
	<i>Hyparrhenia hirta</i> (L.) STAFF	+
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) PERS.	+
	und andere Gräser, nicht blühend	

abgestorbene Exemplare von *Euphorbia regis-jubae*.

Tabelle 2. Bestandsanalyse Sukkulentenbusch im Frühjahr (April), bezogen auf 1 m<sup>2</sup>.

	Frischgewicht	Trockengewicht
<i>Euphorbia regis-jubae</i>		
grüne Anteile (Blätter)	73,5 g	19,7 g
nichtgrüne Anteile (Achsen)	227,7 g	59,8 g
<i>Kleinia neriifolia</i>		
grüne Anteile (Blätter)	2,7 g	0,9 g
Achsen	40,3 g	7,2 g
<i>Plocama pendula</i>		
grüne Anteile	4,9 g	1,7 g
nichtgrüne Anteile (Achsen)	30,3 g	13,0 g
<i>Launaea arborescens</i>		
grüne Anteile	6,6 g	3,2 g
nichtgrüne Anteile	6,9 g	5,0 g
<i>Lavandula</i> und <i>Argyranthemum</i>		
grüne Anteile	7,4 g	3,7 g
nichtgrüne Anteile	8,6 g	5,5 g
<i>Fagonia</i> , <i>Asteriscus</i> , Gräser	9,2 g	6,4 g
Bestandsabfall an der Bodenoberfläche		18,5 g
Oberirdische Masse insgesamt	436,6 g	209,4 g
Unterirdische Masse nicht bestimmt		

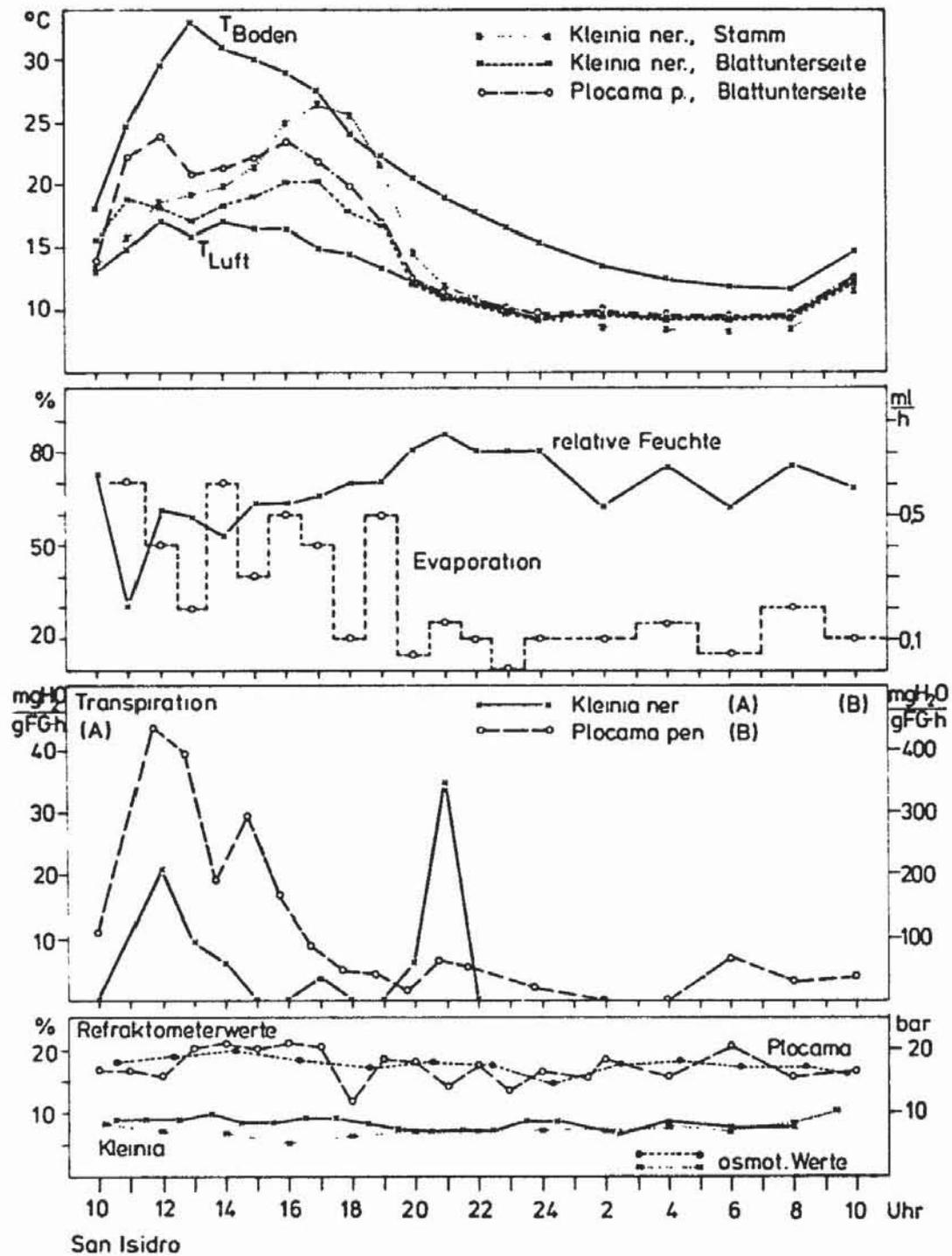
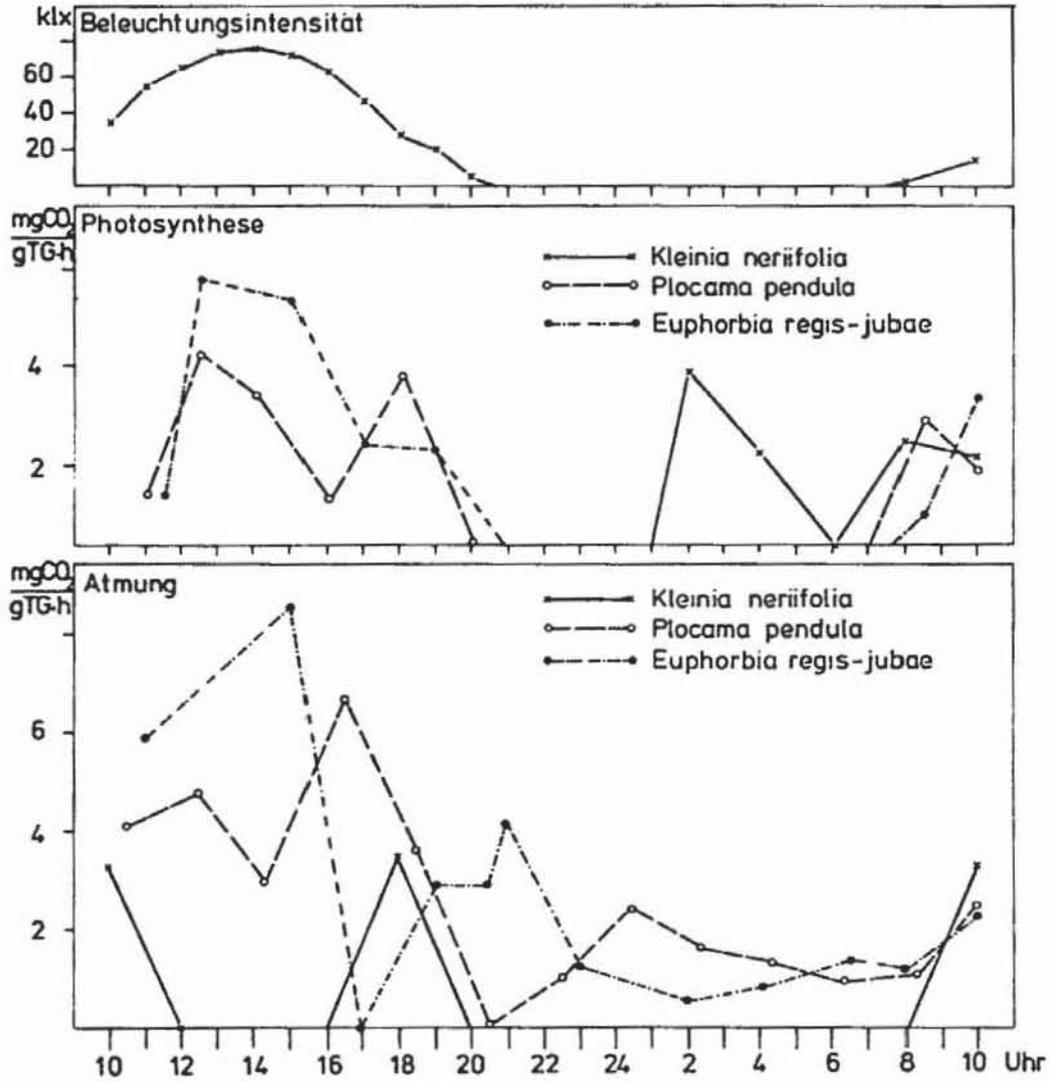


Abb. 1. Tagesgänge der meteorologischen Größen sowie des  $H_2O$ - und  $CO_2$ -Gaswechsels am Standort Sukkulentenbusch. Die Diagramme zeigen: links von oben nach unten: Luft-, Boden- und Pflanzentemperaturen; Evaporationsrate und relative Luftfeuchtigkeit; Transpirationsraten von *Kleinia* und *Plocama*; Refraktometer- und potentielle osmotische Werte von *Kleinia* und *Plocama*; rechts von oben nach unten: Beleuchtungsintensität; Photosyntheseraten; Atmungsraten.



San Isidro

nen. Die Transpirationsrate ist bei *Kleinia* sehr gering, hingegen bei *Plocama* hoch.

Durch Ausgraben wurde festgestellt, daß *Kleinia* und ebenso *Euphorbia regis-jubae* typische Flachwurzler sind (Pflanzen von über 1 m Höhe besitzen Wurzeln nur in den obersten 30 cm des Bodens), während *Plocama* tief wurzelt (bei Pflanzen von 80 cm Höhe konnten die Wurzeln bis 80 cm Bodentiefe verfolgt werden, sie reichen aber noch tiefer). Aufgrund der Bodenfeuchtigkeitsverhältnisse (vgl. Tabelle 1) hatte *Plocama* am Meßtag also hinreichend Wasser zur Verfügung. Der an *Euphorbia* und *Kleinia* gemessene Blattflächen-Index ist gering und würde auch bei Einbeziehung der sehr geringen Blattflächen der weiteren Arten nicht nennenswert größer. Die transpirierende Oberfläche des Bestandes ist also klein, so daß die flachwur-

zelnden Pflanzen auch bei geringem Wasservorrat in den obersten Bodenschichten ihren Wassernachschub noch decken können. Der Refraktometerwert und der osmotische Wert zeigen keine tagesperiodischen Schwankungen. Ihre Lage relativ zueinander spricht für einen beträchtlichen Anteil organischer Stoffe im Zellsaft. Die Gaswechsel-Kurven zeigen bei *Kleinia* eine nächtliche CO<sub>2</sub>-Aufnahme, wie sie für CAM-Pflanzen charakteristisch ist.

Die Hauptkomponentenanalyse für die 3 untersuchten Arten (Tabelle 3—5) zeigt deutlich deren Unterschiede im physiologischen Verhalten. Für *Euphorbia* erklären die ersten 4 Hauptkomponenten zusammen bereits 96 % der Gesamtvarianz, weitere Hauptkomponenten brauchen also nicht berücksichtigt zu werden. In der ersten Hauptkomponente finden wir hohe La-

Tabelle 3. Varimax-rotierte Hauptkomponentenmatrix für *Euphorbia regis-jubae* (Sukkulentenbusch). Alle Hauptkomponenten-Ladungen < 0,50 sind weggelassen.

erklärte Varianz (%)	Hauptkomponente			
	1	2	3	4
	46	16	16	18
Lichtintensität	0,72			0,50
Temperatur, Luft	0,81			
Temperatur, Boden	0,86			
rel. Feuchte		0,92		
Evaporation			0,85	
Blatt-Temperatur	0,82			
Photosynthese	0,52			0,82
Atmung	0,80			

Tabelle 4. Varimax-rotierte Hauptkomponentenanalyse für *Plocama pendula* (Sukkulentenbusch). Alle Hauptkomponenten-Ladungen < 0,50 sind weggelassen.

erklärte Varianz (%)	Hauptkomponente						
	1	2	3	4	5	6	7
	31	11	11	14	10	12	8
Lichtintensität	0,67						
Temperatur, Luft	0,72						
Temperatur, Boden	0,68						
rel. Feuchte			0,89				
Evaporation					0,82		
Blatt-Temperatur	0,76						
Transpiration							0,71
Refraktometerwert		-0,95					
Osmot. Wert				-0,84			
Photosynthese						0,88	
Atmung	0,92						

Tabelle 5. Varimax-rotierte Hauptkomponentenanalyse für *Kleinia neriifolia* (Sukkulenbusch). Alle Hauptkomponenten-Ladungen < 0,50 sind weggelassen.

erklärte Varianz (%)	Hauptkomponente							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	36	10	9	9	10	9	9	6
Lichtintensität	0,89							
Temperatur, Luft	0,94							
Temperatur, Boden	0,91							
rel. Feuchte				0,86				
Evaporation	0,53							0,73
Blatt-Temperatur	0,87							
Transpiration			0,97					
Refraktometerwert					-0,94			
Osmot. Wert							-0,92	
Photosynthese						0,92		
Atmung		0,95						

dungen für die meteorologischen Parameter und die Atmung, während die Photosynthese mit nur mittelhoher Ladung keinen eindeutig sicheren Bezug zu diesen Größen aufweist.

In der zweiten und dritten Hauptkomponente stehen relative Feuchte bzw. Evaporation mit hohen Ladungen allein, ein Zeichen für die statistische Unabhängigkeit von anderen Größen. In der vierten Hauptkomponente lädt die Photosynthese hoch, während die Lichtintensität eine mittelhohe Ladung aufweist. Hier zeigt aber die Korrelationsmatrix einen Zusammenhang mit hoher Signifikanz.

Die Messungen an *Plocama* ergeben ein ähnliches Muster der Hauptkomponenten-Matrix. Die meteorologischen Parameter laden wiederum gemeinsam mit der Atmung in der ersten Hauptkomponente hoch. Die anderen Hauptkomponenten werden je von einer einzigen Variablen hoch geladen.

Bei *Kleinia* laden in der ersten Hauptkomponente nur die meteorologischen Größen hoch, gemeinsam mit einer mittelhohen Ladung der Evaporation. Die Größen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels sind infolge dessen abweichender Physiologie unabhängig. Zur Erklärung von 96 % der Gesamtvarianz sind hier 8 Hauptkomponenten erforderlich.

Der bei *Kleinia* beobachtete CAM-Gaswechsel legte es nahe, die Tagesperiodik der Carbonsäure-Speicherung zu untersuchen. Abb. 2 zeigt, daß eine nächtliche Zunahme von Äpfelsäure erfolgt. Auch Citronensäure nimmt nachts zu, sie erreicht ihre maximalen Werte aber nachmittags. Auffällig ist die deutliche tagesperiodische Mengenveränderung von Chinasäure, die infolge ihres relativ hohen Gehaltes zur Tagesperiodik der Gesamtsäure nicht unerheblich beiträgt.

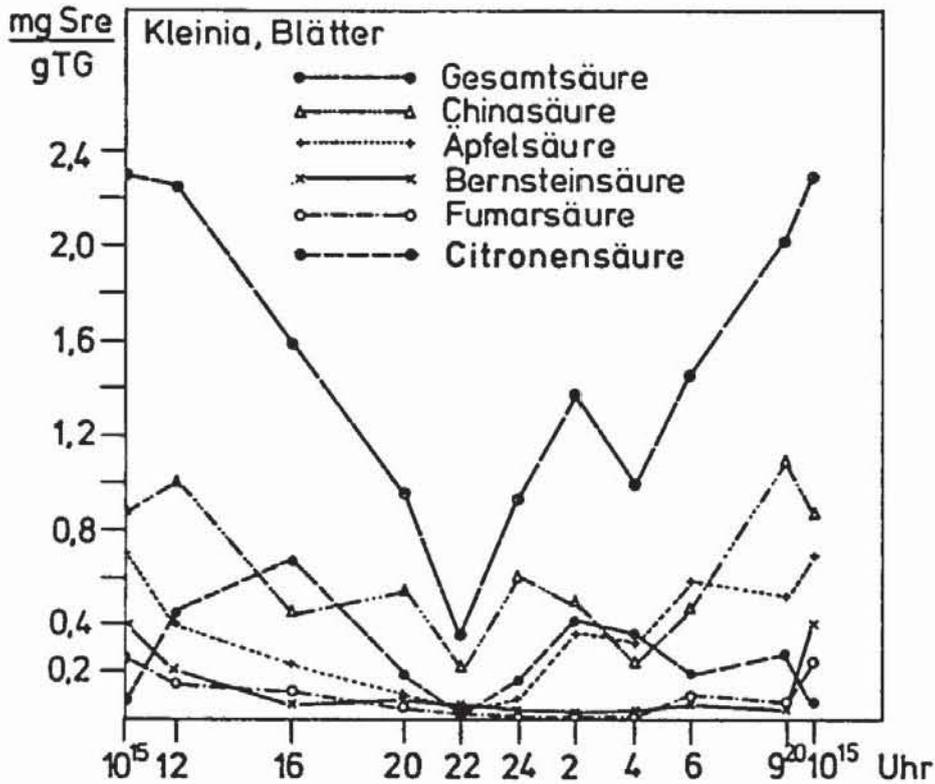


Abb. 2. Tagesperiodik der Carbonsäuregehalte in Blättern von *Kleinia neriifolia* am Standort Sukkulentenbusch.

### Lorbeerwald

Im Bereich des Lorbeerwaldes wurde an zwei Stellen gemessen. Eine Untersuchung erfolgte im trockenen Bereich, in dem keine Moose und nur vereinzelte Flechten als Epiphyten auftreten, in einer Mulde unterhalb der Ermita Cruz del Carmen nahe der Straße, die durch den Mercedes-Wald zum Anagakamm führt (soziologische Aufnahme Tab. 6). Die andere Meßserie wurde im epiphytenreichen Lorbeerwald am N-exponierten Kamm gewonnen, wo am Meßtag der typische Nebelaufzug während des Nachmittags stattfand. Dieser Meßplatz lag bei der Casa Forestal W von Cruz del Carmen und in unmittelbarer Nachbarschaft der Meßstelle Nr. 21 a von KÄMMER (1974). Die charakteristischen Daten sind in Tab. 7 wiedergegeben.

Epiphytenarmer Lorbeerwald bei der Ermita Cruz del Carmen: Über die Tagesgänge der gemessenen Größen unterrichtet Abb. 3. Als Versuchspflanzen wurden *Laurus azorica* und *Myrica faya* herangezogen. Die Bodentemperatur am Waldboden lag stets weit unter der Lufttemperatur; die durch Strahlung hervorgerufene Erwärmung der Sonnenblätter über Lufttemperatur erreichte bei *Laurus* bis 3,3 °C, bei *Myrica* bis 4,7 °C. Transpirationsraten, Refraktometerwerte und osmotische Werte wiesen bei *Laurus* stärkere Schwankungen auf als bei *Myrica*. Bei *Myrica* bleibt bei

Tabelle 6. Charakterisierung des Standortes Lorbeerwald, trockene Variante: Mercedes-Wald, bei der Ermita Cruz del Carmen. — Höhe: 945 m; Exposition: eben bis NNW; Hangneigung max. 5°; Lichtung im SE bis S; Aufnahme­fläche: 30 × 30 m; pH-Wert des Bodens: 5,65; in 30 cm Tiefe 4,5; Boden ab 30 cm Tiefe feucht.

*Laurion macaronesium* (RÜBEL 1930), Randbereich

Baumschicht:	(Baumhöhe 10—15 m; Kronenschluß 90 %):	
	<i>Laurus azorica</i> (SEUB.) FRANCO	1
	<i>Prunus lusitanica</i> L. subsp. <i>hixa</i> (WILLD) FRANCO	2
	<i>Erica scoparia</i> L. subsp. <i>platycodon</i> (WEBB & BERTH.)	2
	<i>Myrica faya</i> AIT.	+
	<i>Ilex perado</i> AIT. subsp. <i>platyphylla</i> (WEBB & BERTH.) TUTIN	+
	<i>Viburnum tinus</i> L. subsp. <i>rigidum</i> (VENT.) P. SILVA	+
Strauchschicht:	<i>Prunus lusitanica</i> L. subsp. <i>hixa</i> (WILLD.) FRANCO	+
	<i>Adenocarpus foliolosus</i> (AIT.) DC.	+
Krautschicht:	<i>Andryala pinnatifida</i> AIT.	+
	<i>Luzula pilosa</i> (L.) WILLD.	+
	<i>Oxalis pes-caprae</i> L.	+
	<i>Phyllis nobla</i> L.	+
	<i>Ranunculus cortusifolius</i> WILLD.	+
	<i>Sherardia arvensis</i> L.	+
	<i>Smilax mauritanica</i> POIR.	+
	sowie Gräser (nicht blühend)	

Tabelle 7. Charakterisierung des Standortes Epiphytenreicher Lorbeerwald: Mercedes-Wald, bei der Casa Forestal W Cruz del Carmen. — Höhe: 920 m; Exposition: eben bis NNE, Hangneigung max. 15°, Lichtung im SE; pH-Wert des Bodens: 5,4; Boden ab 5 cm Tiefe feucht.

Eine Vegetationsaufnahme aus der unmittelbaren Nachbarschaft des Meßplatzes gibt KÄMMER (1974: 43; Meßstelle 21 a)

einem tagsüber ansteigenden Refraktometerwert der osmotische Wert konstant. Da zum Refraktometerwert die organischen Bestandteile des Zellsaftes in der Regel mehr beitragen als zum osmotischen Wert, spricht dies für eine Zunahme der organischen Substanzen während des Tages. Dies soll noch näher untersucht werden. Die Photosyntheserate weist bei beiden Arten eine Mittagsdepression auf; bei *Myrica* ist diese auch bei der Transpirationsrate zu erkennen und mit der Photosynthese signifikant korreliert.

Die Korrelationsmatrix ergab, daß der Zusammenhang unter den meteorologischen Variablen und von diesen mit den physiologischen Größen weniger eng ist, als an den Standorten Sukkulentebusch und Gebirgshalbwüste. Blatt-Temperaturen und Refraktometerwerte sind bei beiden Arten gut korreliert mit Lichtintensität und Lufttemperaturen. Eine Hauptkomponentenanalyse ergab viele mittelhohe Hauptkomponenten-Ladungen. Dies läßt

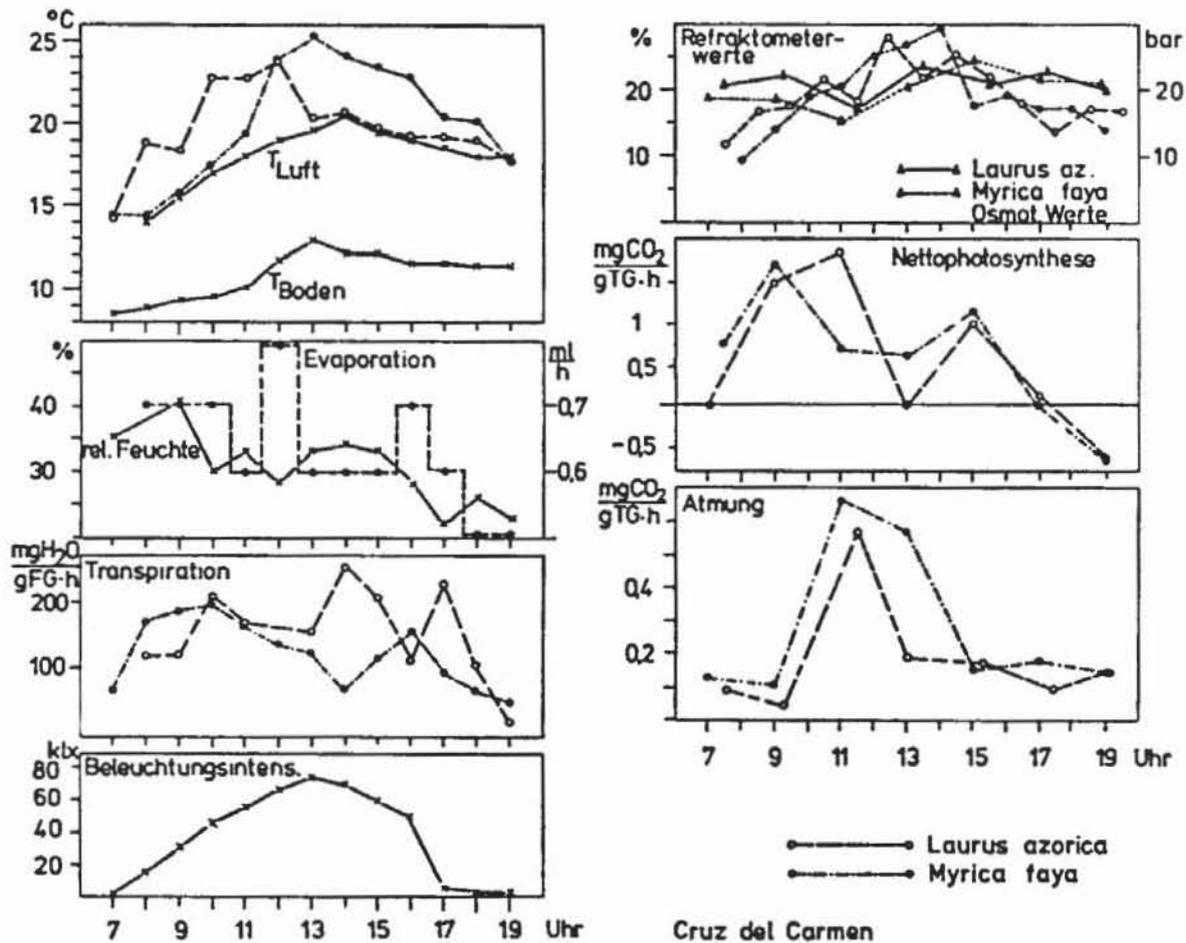
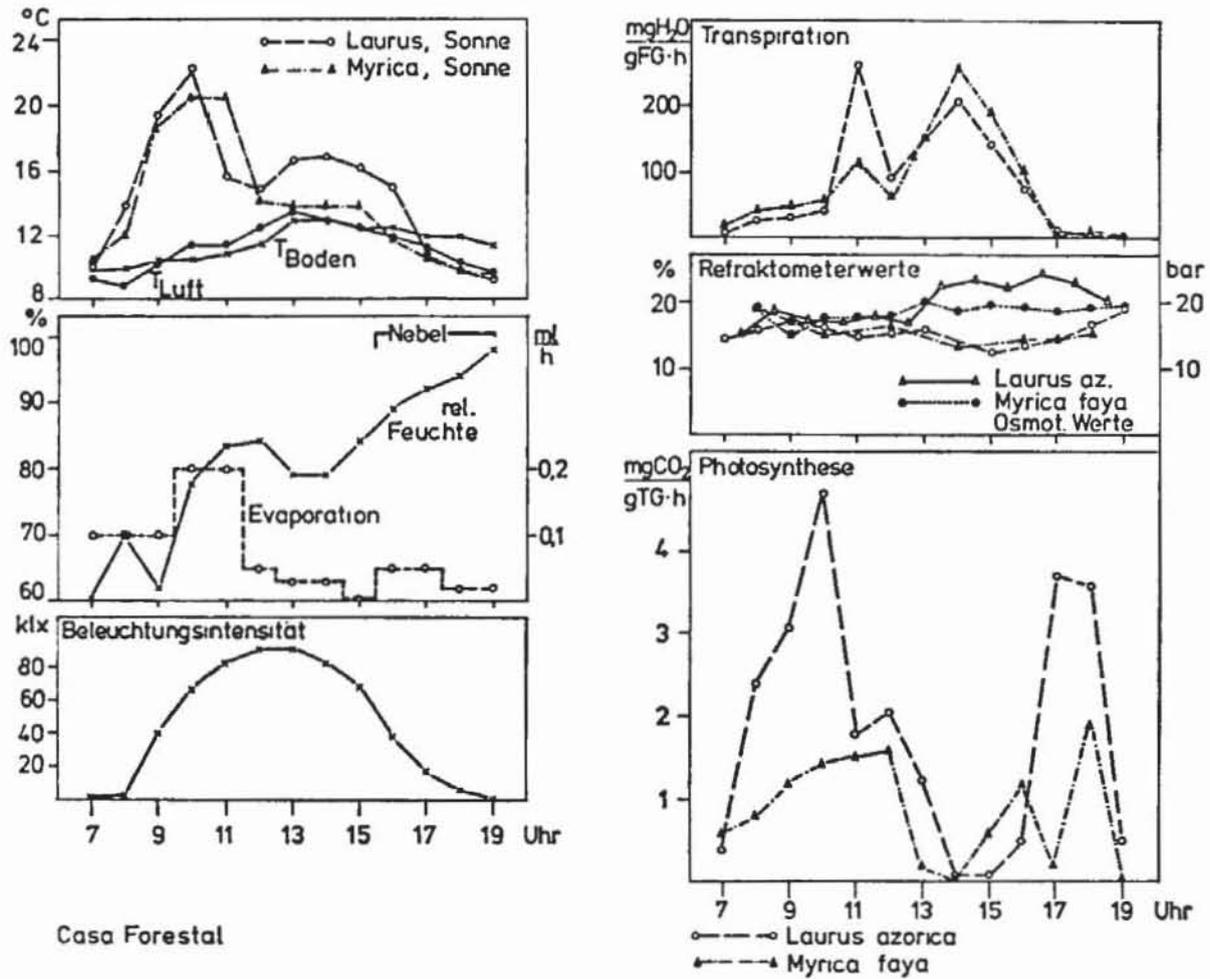


Abb. 3. Tagesgänge der meteorologischen Größen sowie des  $H_2O$ - und  $CO_2$ -Gaswechsels am Standort Epiphytenarmer Lorbeerwald. Die Diagramme zeigen: links von oben nach unten: Luft-, Boden- und Pflanzentemperaturen; Evaporationsrate und relative Luftfeuchtigkeit; Transpirationsraten; Beleuchtungsintensität; rechts von oben nach unten: Refraktometer- und potentielle osmotische Werte; Photosyntheseraten; Atmungsraten.

die Verwendung der Korrelationsmatrix geboten erscheinen, ebenso bei den folgenden Meßreihen.

Epiphytenreicher Lorbeerwald bei der Casa Forestal: Auch hier wurden *Laurus* und *Myrica* als Versuchspflanzen verwendet; die Tagesgänge sind in Abb. 4 u. 5 dargestellt. Eine kleine Lichtung unmittelbar SE des Meßplatzes führte dazu, daß die Sonneneinstrahlung in den späten Vormittagsstunden am höchsten war, wie die Blatt-Temperaturen der Sonnenblätter deutlich zeigen (die Messung der Lichtintensität erfolgte stets in der vollen Sonne). Bei *Laurus* wird um 10 Uhr eine Erwärmung des Blattes über Lufttemperatur um  $10,5^\circ C$  gemessen, bei *Myrica* um  $8,7^\circ C$ . Die Temperaturen der Schattenblätter bleiben stets unter der Lufttemperatur. Der ab 15.30



Casa Forestal

Abb. 4. Tagesgänge der meteorologischen Größen sowie des H<sub>2</sub>O- und CO<sub>2</sub>-Gaswechsels am Standort Epiphytenreicher Lorbeerwald. Die Diagramme zeigen: links von oben nach unten: Luft-, Boden- und Pflanzentemperaturen; Evaporationsrate und relative Luftfeuchtigkeit; Beleuchtungsintensität; rechts von oben nach unten: Transpirationsraten; Refraktometer- und potentielle osmotische Werte; Photosyntheseraten.

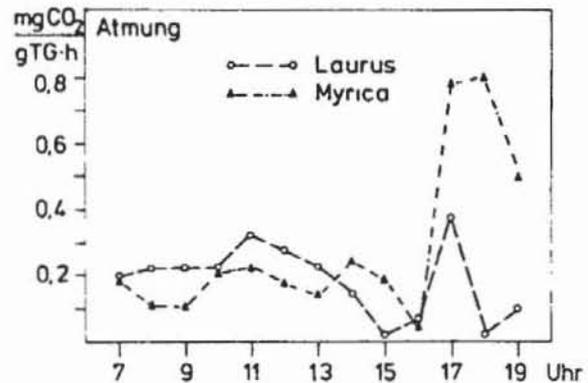


Abb. 5. Tagesgang der Atmungsraten von *Laurus* und *Myrica* im Epiphytenreichen Lorbeerwald.

Uhr einsetzende Nebel, der ab 16.30 Uhr ziemlich dicht war, führte zu sehr hoher Luftfeuchte und dementsprechend geringen Transpirationsraten. Hohe Nettphotosyntheseraten treten in dieser Zeit vor allem bei *Laurus* auf, so daß das Verhältnis von Nettoassimilation zu Transpiration besonders günstige Werte erreicht. Bei *Myrica* hingegen ist nur für einen Meßpunkt während der Zeit des Nebels ein solches günstiges Verhältnis festzustellen, sonst sind Transpirations- und Photosyntheserate gleichermaßen gering bei einer hohen Atmungsrate. Eine Mittagsdepression der Photosyntheserate ist bei *Laurus* auch an diesem Standort deutlich.

Aus der Korrelationsmatrix ist zu entnehmen, daß am epiphytenreichen Lorbeerwald-Standort der Zusammenhang unter den meteorologischen Variablen und von diesen mit physiologischen Größen noch weniger ausgeprägt ist als im trockenen Lorbeerwald. Gute Korrelationen bestehen zwischen Transpirationsrate und Lichtintensität sowie Lufttemperatur und zwischen Blatt-Temperatur und Lichtintensität. Die Korrelationen der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel-Größen mit meteorologischen Größen sind gering, vor allem wegen des hohen Gaswechsels während der Zeit des Nebels.

#### Gebirgshalbwüste („Gebirgssteppe“)

Die Vegetationseinheit der *Spartocytisus-supranubius*-Gesellschaft wurde im Gebiet „Corral de Niño“ in 2325 m Höhe nahe des Observatoriums Izaña untersucht (Soziologische Aufnahme Tab. 8). Die Tagesgänge der gemessenen Größen sind in Abb. 6 wiedergegeben. Auffällig ist die für diese Vegetationszone typische sehr geringe Luftfeuchtigkeit, die um die Mittagszeit auf ca. 2% abfällt. Die Erwärmung der Rutensprosse von *Spartocytisus* über die Lufttemperatur beträgt maximal 7 °C. Die Transpirationsrate zeigt bei *Spartocytisus* eine mittägliche Depression, allerdings ohne daß eine sichere Korrelation mit der mittags ebenfalls geringen Photosyntheserate vorhanden wäre. Der Feuchtigkeitsgehalt im Boden ist im Frühjahr noch hoch; dementsprechend bleibt auch der osmotische Wert im Tagesgang konstant.

Tabelle 8. Charakterisierung des Standortes Gebirgssteppe: Corral de Niño, etwa 300 m S von km 38 der Cumbre-Straße. — Höhe: 2325 m; Exposition: ESE-SE; Hangneigung: 10°; Aufnahmefläche: 30 × 30 m; Deckungsgrad: 20%; pH-Wert des Bodens: 7,15; in 30 cm Tiefe 7,2; Boden ab 20 cm Tiefe feucht, darüber völlig trocken.

---

#### *Spartocytisus-supranubius*-Gesellschaft (OBERDORFER 1965)

---

<i>Spartocytisus supranubius</i> (L. f.) WEBB & BERTH.	2
<i>Descurainia bourgaeana</i> WEBB & O. E. SCHULZ	+
<i>Cheiranthus scoparius</i> BROUSS.	(+)

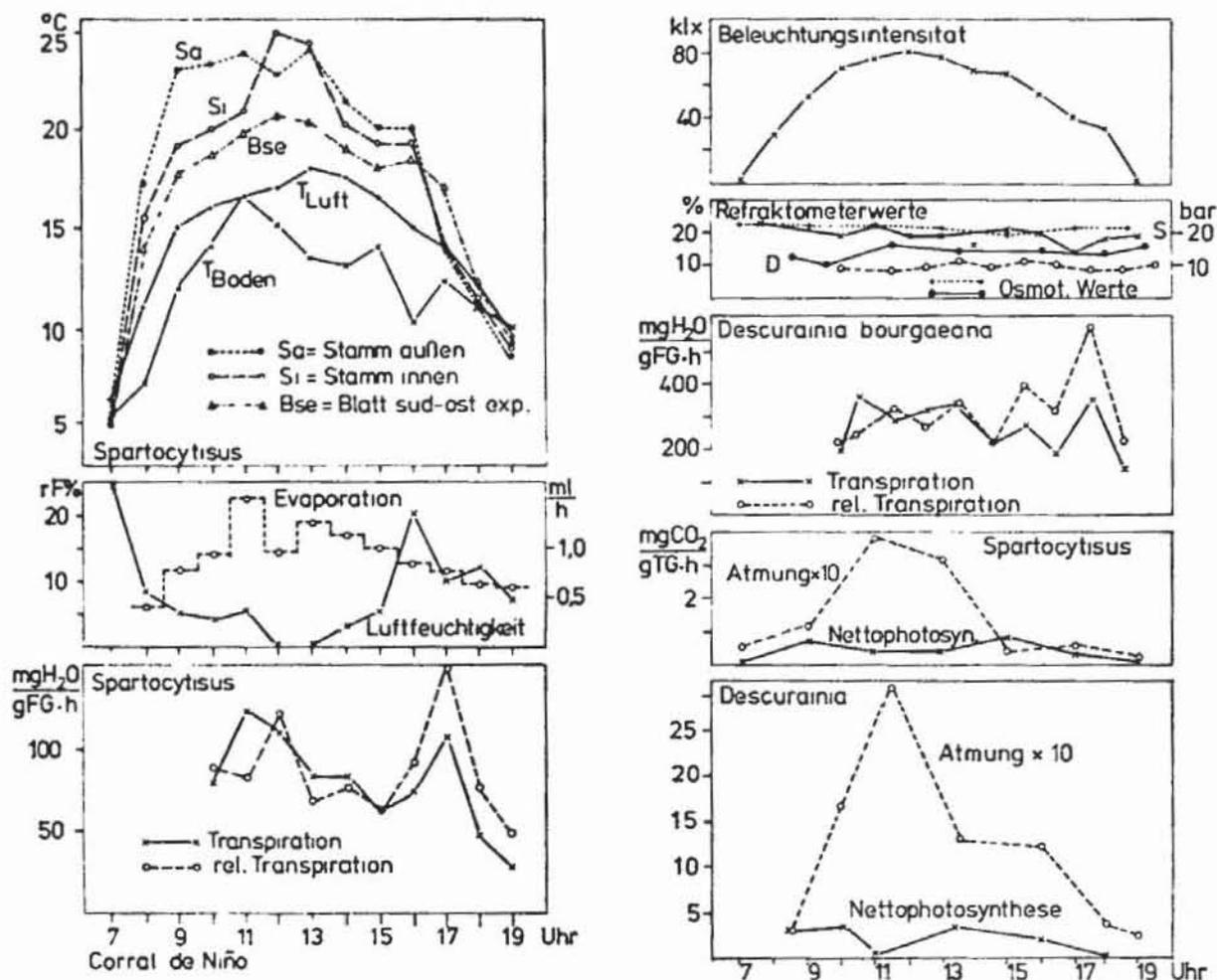


Abb. 6. Tagesgänge der meteorologischen Größen sowie des H<sub>2</sub>O- und CO<sub>2</sub>-Gaswechsels am Standort Gebirgshalbwüste. Die Diagramme zeigen: links von oben nach unten: Luft-, Boden- und Pflanzentemperaturen (von *Spartocytisus*); Evaporationsrate und relative Luftfeuchtigkeit; Transpirationsrate und relative Transpirationsrate von *Spartocytisus*; rechts von oben nach unten: Beleuchtungsintensität; Refraktometer- und potentielle osmotische Werte von *Spartocytisus* und *Descurainia*; Transpirationsrate von *Descurainia*; CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von *Spartocytisus*; CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von *Descurainia*.

Mit den meteorologischen Größen eindeutig korreliert sind Transpirationsrate und Atmungsrate. Die relative Feuchte korreliert (auf 5%o-Niveau) negativ mit der Evaporation und auch der Atmungsrate beider Arten.

### Diskussion

Die errechneten Korrelationswerte zeigen enge Zusammenhänge zwischen meteorologischen und physiologischen Größen an den Standorten mit offener Vegetation (Sukkulentenbusch und Gebirgshalbwüste). Im Lorbeerwald sind die Beziehungen weniger deutlich.

Bei der von uns verwendeten Methode der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel-Messungen besteht das bekannte Problem des Küvettenklimas durch Temperaturerhöhung und Veränderung der Luftfeuchte. Der Temperaturanstieg wurde gemessen und liegt im Bereich der Befunde von ZUNKER & KREEB (1970). Unbekannt ist die Veränderung der Luftfeuchtigkeit während der Meßzeit von 5 Minuten. Der Einfluß des Küvettenklimas dürfte für den hier vor allem interessierenden Vergleich der Nettoassimilationsraten verschiedener Arten desselben Standorts nicht sehr störend sein, da er sich bei Messungen zu nahezu gleichen Zeitpunkten ähnlich auswirken wird (vgl. auch KREEB 1974, STOCKER 1970). Bei der Messung der Dunkelatmung macht sich die Über-temperatur stärker bemerkbar. Sicherlich können die  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel-Messungen nur Anhaltspunkte liefern; vergleichende Abschätzungen der Tagesleistung von Pflanzen desselben Standortes sind auf der Grundlage der gemessenen Nettoassimilationsraten aber wohl möglich.

Ein CAM-Stoffwechsel bei *Kleinia*-Arten ist von SCHÜTTE et al. (1967) nachgewiesen worden, wogegen NUERNBERGCK (1961) bei seinen Untersuchungen keinen Säurerhythmus fand. Bei unseren Messungen unter natürlichen Bedingungen ergab sich für *Kleinia neriifolia* ein relativ langsamer Anstieg des Malat- und daneben des Citratgehaltes während der Nacht. Die deutlichen Mengenveränderungen der Chinasäure können kaum mit dem CAM in Zusammenhang gebracht werden; der Gesamt-Säuregehalt zeigt auch ohne Einbeziehung dieser Säure in den frühen Vormittagsstunden ein deutliches Maximum. Eine mögliche Beteiligung von Aspartat am CAM konnte noch nicht geprüft werden. Das Ausmaß der nächtlichen  $\text{CO}_2$ -Aufnahme liegt in der bekannten Größenordnung (vgl. LARCHER 1976).

Bei *Euphorbia regis-jubae* war zu erkennen, daß die Blätter vergilben und dann abfallen, ohne zu vertrocknen. Diese Art gehört also zu den steno-hydrischen Xerophyten (WALTER 1968; vgl. LANGE et al. 1969). In Experimenten mit isolierten, trocken gehaltenen Zweigen konnte ein gleiches Verhalten ebenfalls festgestellt und auch für *Euphorbia bourgaeana* und *Euphorbia balsamifera* aus der Vegetationseinheit des Sukkulentenbusches sowie für *Euphorbia mellifera*, einer Lorbeerwaldpflanze, nachgewiesen werden. Der Milchsaft wird bei diesen Euphorbien beim Vergilben des Blattes nicht erkennbar konzentrierter. Blätter von *Kleinia* fallen ebenfalls ab, ohne zu vertrocknen; sie sind allerdings deutlich sukkulent und welken vor dem Abfallen.

Bei den Messungen im Lorbeerwald wurde neben *Laurus azorica* als Versuchsobjekt *Myrica faya* ausgewählt, die in den *Erica-Myrica*-Ersatzgesellschaften des Lorbeerwaldes eine führende Rolle spielt. Am trockeneren Standort ist die Transpiration von *Laurus* insgesamt höher als von *Myrica*; am feuchten Standort ist kein Unterschied zu erkennen. Die Refraktometer- und potentiellen osmotischen Werte zeigen im trockenen Lorbeerwald bei

*Laurus* relativ große Schwankungen, liegen aber in dem von WALTER (1968) für *Laurus nobilis* angegebenen Bereich. Auch die Photosyntheseraten von *Laurus azorica* können mit jenen von *Laurus nobilis* in der jugoslawischen Macchie (KREEB 1974) verglichen werden. Wir finden ebenfalls starke Schwankungen der Nettoassimilation mit generellen mittäglichen Depressionen. Die Meßergebnisse aus dem feuchten Lorbeerwald (Standort Casa Forestal) deuten darauf hin, daß *Laurus* bei geringem Wasserdampfgradienten und mittleren Lichtintensitäten (Wetterlage mit Nebel) hohe Photosyntheseleistungen erreicht. Während der Phase hoher Lichtintensitäten am Vormittag sind sie nicht wesentlich höher; aus dem Vergleich mit den Daten von LARCHER (1969) ergibt sich für *Laurus* Schattencharakter. Unsere Daten erhärten und erweitern also die Feststellung von WALTER (1968), wonach *Laurus* eine sklerophylle Art mit Schattencharakter und keine typische Hartlaubpflanze ist. Dies gilt somit ausgeprägt auch für *Laurus azorica* auf den Kanaren. Möglicherweise spielt für eine konkurrenzfähige Stoffproduktion der Lorbeerwaldpflanzen die hohe Luftfeuchte eine wichtige Rolle. Diese Vermutung ist von besonderem Interesse in Zusammenhang mit dem Befund von KÄMMER (1974), wonach der Nebelniederschlag keine unmittelbare Bedeutung für das Vorkommen der Lorbeerwald-Vegetation hat. Andererseits besteht sicher eine Beziehung, da Lorbeerwälder nur dort gut gedeihen, wo Nebel häufig auftritt. Am trockenen Lorbeerwaldstandort zeigt *Myrica* im Vergleich zu *Laurus* geringere Transpirationsraten und ausgeglichene osmotische Werte. Hingegen ist die Photosyntheseleistung (im Frühjahr) mit derjenigen von *Laurus* vergleichbar. Diese Befunde deuten auf eine höhere „Dürretoleranz“ (vgl. auch BRECKLE & KULL 1973) und könnten eine bessere Konkurrenzfähigkeit von *Myrica* am trockeneren Standort zur Folge haben und ein Faktor für deren Bevorzugung in Ersatzgesellschaften sein. Zur weiteren Klärung dieser Frage sind Vergleichsmessungen der Photosyntheserate während der trockeneren Sommermonate erforderlich.

Bei *Spartocytisus* in der Gebirgshalbwüste ist infolge der geringen Photosyntheserate deren mittägliche Depression nicht sicher mit der Abnahme der Luftfeuchte korreliert. Da die Wasserversorgung aus dem feuchten Boden aber sichergestellt ist, könnte auch hier ein direkter Einfluß des Wasserdampfgradienten vorliegen, wie er von TRANQUILLINI (1963) für Nadelbäume und SCHULZE (1970) für die Buche beschrieben wurde. Um hierüber, ebenso wie über die Assimilationsleistungen im Lorbeerwald und im Sukkulentenbusch, genauere Aufschlüsse zu erhalten, sind zunächst Untersuchungen am Ende der trockenen Jahreszeit erforderlich.

Für die Unterstützung bei den statistischen Berechnungen danken wir Herrn Dr. H. H. RUMP, Darmstadt. Für die Mithilfe bei den Untersuchungen im Labor gilt unser Dank Fr. EVA-MARIA MOSER und Herrn cand. rer. nat. E. LUISZER.

### Zusammenfassung

Auf Tenerife wurden an typischen Standorten des Sukkulentenbusches, des Lorbeerwaldes und der Gebirgshalbwüste die Tagesgänge der üblichen meteorologischen Größen sowie der wichtigsten physiologischen Parameter bei charakteristischen Arten gemessen. Durch einfache Korrelationsanalyse und durch Hauptkomponentenanalyse wurden die Korrelationen ermittelt. Die bisher nur wenig verwendete Hauptkomponentenanalyse ist insbesondere dann wertvoll, wenn zahlreiche Einzelereignisse vorliegen und viele verschiedene Parameter verglichen werden sollen.

Im Sukkulentenbusch liegt der Blattflächenindex im April bei 0,27—0,44. Die Arten *Euphorbia regis-jubae*, *E. balsamifera* und *E. bourgaeana*, aber auch *Euphorbia mellifera* aus dem Lorbeerwald, sind stenohydre Xerophyten. *Kleinia neriifolia* zeigt im Gaswechsel und der tagesperiodischen Säureanhäufung die Eigenschaften einer CAM-Pflanze. Der Tagesgang der Säureakkumulation am natürlichen Standort wurde gemessen. *Euphorbia regis-jubae* und *Kleinia neriifolia* sind Flachwurzler; hingegen ist *Plocama pendula* ein Tiefwurzler.

Im Lorbeerwald weist *Laurus azorica* bei hoher Luftfeuchtigkeit und mittleren Lichtintensitäten hohe Nettoassimilationsraten auf. Möglicherweise ist eine hohe Luftfeuchte ein wichtiger Faktor für eine konkurrenzfähige Stoffproduktion dieser Art. An einem trockenen Lorbeerwald-Standort ist die Nettoassimilationsrate von *Laurus* und *Myrica faya* im Frühjahr etwa gleich groß. *Myrica* scheint jedoch die Transpiration besser zu regulieren. Dies könnte für ihre Konkurrenzfähigkeit, insbesondere die Bevorzugung in Ersatzgesellschaften, von Bedeutung sein.

Die Korrelationsanalyse zeigt enge Beziehungen zwischen meteorologischen und physiologischen Parametern in Gebieten mit offener Vegetation (Sukkulentenbusch, Gebirgshalbwüste); im Lorbeerwald sind die Korrelationen geringer.

### Literatur

- BRECKLE, S. W. & KULL, U. 1971: Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans I. *Quercus balout* GRIFFITH. — *Flora* 160: 43—59.
- — 1973: Ist *Diarthron vesiculosum* (Thymelaeaceae) ein ökologisches Rätsel? II. Die Wirkung der Dürre auf Mineralstoffverhältnisse und Kohlenhydrathaushalt. — *Bot. Jahrb. Syst.* 93: 539—561.
- CAMPBELL, R. C. 1971: *Statistische Methoden für Biologie und Medizin*. — Stuttgart.
- CEBALLOS, L. & ORTUÑO-MEDINA, F. 1976: *Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. 2. Aufl. — Santa Cruz.
- ERIKSSON, O., HANSEN, A. & SUNDING, P. 1974: *Flora of Macaronesia. Check-list of vascular plants 1974*. — Umeå.
- GAENSSLEN, H. & SCHUBÖ, W. 1976: *Einfache und komplexe statistische Analyse*. 2. Aufl. — München & Basel.

- HÖLLWARTH, M. & NAGLSCHMID, F. 1976: Ein einfaches Gerät zur Messung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Pflanzen unter Feldbedingungen. — Ber. Naturwiss. Vereins Darmstadt 1976: 15—20.
- KÄMMER, F. 1974: Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. — Scripta Geobot. 7.
- KREEB, K. 1974: Ökophysiologie der Pflanzen. — Stuttgart.
- LANGE, O. L., KOCH, W. & SCHULZE, E. D. 1969: CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 82: 39—61.
- LARCHER, W. 1969: The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. — Photosynthetica 3: 167—198.
- 1976: Ökologie der Pflanzen. 2. Aufl. — Stuttgart.
- NIERHAUS, D. & KINZEL, H. 1971: Vergleichende Untersuchungen über die organischen Säuren in Blättern höherer Pflanzen. — Z. Pflanzenphysiol. 64: 107—123.
- NUERNBERGK, E. L. 1961: Endogener Rhythmus und CO<sub>2</sub>-Stoffwechsel bei Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus. — Planta 56: 28—70.
- OBERDORFER, E. 1965: Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera. — Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. 24: 47—104.
- SCHULZE, E. D. 1970: Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. — Flora 159: 177—232.
- SCHÜTTE, K. H., STEYN, R., & VAN DER WESTHUIZEN, M. 1967: Crassulacean acid metabolism in South African succulents. — J. S. African Bot. 33: 107—110.
- STEBING, L. 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. — Berlin—Hamburg.
- STOCKER, O. 1970: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara I. Regenrüne und immergrüne Bäume. — Flora 159: 539—572.
- TRANQUILLINI, W. 1963: Die Abhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation junger Lärchen, Fichten und Zirben von der Luft- und Bodenfeuchte. — Planta 60: 70—94.
- VOGGENREITER, V. 1974: Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife. — Diss. Bot. 26.
- WALTER, H. 1968: Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Band 2. — Stuttgart.
- ZUNKER, E. & KREEB, K. 1970: Untersuchungen zur potentiometrischen Messung der Photosyntheserate. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 83: 245—257.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 10. November 1978.

Anschrift der Verfasser:

Dr. MICHAEL HÖLLWARTH, Institut für Naturschutz der Stadt Darmstadt, Havelstraße 7, D-6100 Darmstadt.  
Prof. Dr. ULRICH KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart, Ulmer Straße 227, D-7000 Stuttgart 60.