



PALMENGARTEN

PALMARUM
HORTUS
FRANCOFURTENSIS

Wissenschaftliche Berichte

Scientific Reports

Research Activities

PHF 4

STADT  FRANKFURT AM MAIN

ISSN 0938-085X

Impressum:

Herausgeber:

STADT  FRANKFURT AM MAIN
Palmengarten
Siesmayerstraße 61, 60323 Frankfurt am Main,
Telefon (0 69) 212-3 33 83

Dezernat für Umwelt, Energie
und Brandschutz

Verantwortlich: PD Dr. Isolde Hagemann,
Direktorin des Palmengartens

Für den Inhalt sind die Verfasser
verantwortlich.

Redaktion: Dr. Stephan Schneckenburger

Technische Gesamtherstellung:
Hassmüller KG Graphische Betriebe,
60437 Frankfurt am Main

Alle Rechte vorbehalten.

© 1994

ISSN 0938-085X

**Anschriften der Autoren/
Adresses of the authors:**

Rafael Ball
Institut für Allgemeine Botanik
der Johannes Gutenberg-Universität
55099 Mainz

Marja Kretschmar
Mathildenstraße 8
65189 Wiesbaden

Prof. Dr. Dieter Lüpnitz
Institut für Spezielle Botanik und
Botanischer Garten
der Johannes Gutenberg-Universität
55099 Mainz

Prof. Dr. Aloysius Wild
Institut für Allgemeine Botanik
der Johannes Gutenberg-Universität
55099 Mainz

PALMARUM HORTUS FRANCOFURTENSIS

Wissenschaftliche Berichte

Scientific Reports

Research Activities

PHF 4

Inhalt/Contents

RAFAEL BALL und ALOYSIUS WILD CAMILL MONTFORT und sein Werk im Spannungsfeld von Ökologie und Physiologie	3
DIETER LÜPNITZ und MARJA KRETSCHMAR Standortsökologische Untersuchungen an <i>Phoenix canariensis</i> hort. ex CHABAUD (Arecaceae) auf Gran Canaria und Teneriffa (Kanarische Inseln)	23

CAMILL MONTFORT und sein Werk im Spannungsfeld von Ökologie und Physiologie

RAFAEL BALL und ALOYSIUS WILD

Zusammenfassung

CAMILL MONTFORT lebte von 1890 bis 1956. Er wurde promoviert bei FITTING, einem physiologisch orientierten Pflanzenökologen. Dem Beispiel seines Lehrers folgend, aber über ihn hinausgehend, trachtete MONTFORT zeit seines Lebens nach der Vereinigung von Ökologie und Physiologie, um so von der Synthese der Methoden ausgehend auch eine umfassende Erkenntnis des Lebendigen zu erhalten. Er arbeitete vornehmlich mit Meeresalgen und studierte deren Ökologie und Physiologie. Der gedankliche Leitfaden, der alle seine Experimente durchzieht, ist die Frage nach dem Verhältnis von Umwelt und Erbgut, nach dem Verhältnis von Standort und Bauplan. MONTFORT entscheidet sich aufgrund seiner Experimente letztlich für das Prinzip des Erbguts vor dem Einfluß der Umweltfaktoren. Neben dieser Problematik leistete MONTFORT auf dem Gebiet der Photosyntheseforschung Grundlegendes, was – abgesehen von methodischen Unzulänglichkeiten – auch aus heutiger Sicht noch immer Bedeutung besitzt. In der Algenökologie und -physiologie leistete MONTFORT gar Pionierarbeit.

Abstract

CAMILL MONTFORT lived from 1890–1956. He was graduated by FITTING, a physiologically oriented plant-ecologist. MONTFORT not only followed his teacher but went beyond him. His whole life he tried to fit physiology and ecology together in order to get a overall cognition of the living matter, starting with a synthesis of the methods. He worked mainly with marin algae and investigated their ecology and physiology. His mental guide thereby, which follows through all his experiments, was the question of the relation between environment and inheritance, the relation between habitat and biological organization-plan. From his experiments MONTFORT decided to prefer the genotype to the influence of environmental factors. Further, MONTFORT did fundamental work in the field of photosynthesis, which is – without regard to methodical deficiency – still of importance today. In the field of algal ecology and physiology MONTFORT has done “spade-work“.

Inhalt/Contents

Zusammenfassung/Abstract

Vorwort	7
1. Einleitung	7
2. Das Leben des Forschers	8
3. MONTFORT als Lehrer	10
4. Das Werk MONTFORTS und seine Bedeutung für die Forschung	13
4.1 Die Bonner Zeit: Fragen der Moorökologie und das Halophytenproblem (1918–1927)	13
4.2 MONTFORT in Halle und Frankfurt am Main	14
4.2.1 Lichtlähmung, Lichtbleichung und Chlorophyllabbau (1928–1953)	14
4.2.2 Methodisch-methodologische Publikationen (1931, 1932, 1942)	15
4.2.3 Meeresalgen: Assimilation und Vegetationskunde; Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt (1929–1937)	16
4.2.4 Die gelben Blattfarbstoffe (Carotinoide) und ihre Funktion bei der Photosynthese (1936–1941)	18
5. Danksagung	19
6. Literatur	20
a) Originalliteratur MONTFORTS	20
b) Sekundärliteratur	21

Vorwort

War der wissenschaftliche Fortschritt in vergangenen Jahrhunderten noch gekennzeichnet und möglich durch die Leistung einzelner, herausragender Forscher, so beginnt sich das personale „Einzelgängertum“ in der wissenschaftlichen Forschung unseres Jahrhunderts zunehmend aufzulösen, ja ist durch die Komplexität der Fragen und Methoden fast unmöglich geworden. Wissenschaft und Fortschritt sind heute faktisch durch die direkte Zusammenarbeit der Wissenschaftler, durch wissenschaftliche Kommunikation und durch gegenseitige konstruktive Kritik

gekennzeichnet. Und dies trifft besonders auf die Biologie zu, denn – um mit WUKETITS zu sprechen – es „gilt für die Geschichte der Biowissenschaften weniger das Auftreten wissenschaftlicher Revolutionen als maßgebend, sondern vielmehr ein steter Wandel der Perspektiven“ (WUKETITS 1983: 70). Zu diesem Wandel der Perspektiven im Bereich der Moorökologie, der Ökologie der Algen und der Photosyntheseforschung hat CAMILL MONTFORT Entscheidendes beigetragen und verdient deshalb an dieser Stelle gewürdigt zu werden.

1. Einleitung

In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts entwickelte sich ein besonderes Gebiet der Botanik, die „Biologie der Pflanzen“, oder auch mit einem Begriff ERNST HAECKELS gesprochen, die Pflanzenökologie. Diese Forschung, die den Einfluß des natürlichen Standortes auf Bau und Funktion der Pflanzen untersuchte, ging in zwei Richtungen: Zum einen untersuchte man den Einfluß auf den anatomischen Bau der Pflanzen, zum anderen auf die physiologische Anpassung (vgl. MÄGDEFRAU 1992: 270f). ERNST STAHL (1848–1919) sei stellvertretend für jene genannt, die das physiologische Experiment in diese Forschungsrichtung einbrachten. Zunächst jedoch dominierte die Pflanzengeographie, welche ohne große physiologische Experimente die Lebensbedingungen der Pflanzen am Standort untersuchte (MÄGDEFRAU 1992: 278).

Erst HANS FITTING (1877–1970), dessen Schüler CAMILL MONTFORT war, untersuchte mit einfachen physiologischen Experimenten die physiologische Leistung der Pflanzen am Standort (experimentell-ökologische Untersuchungen). Insbesondere tat er sich durch seine „Wüstenarbeit“ über die „physiologische Trockenheit xeromorpher Pflanzen“ hervor. In seine Fußstapfen trat dann MONTFORT, dessen Anliegen – wie zu zeigen sein wird – es war, die Physiologie und die Ökologie zu vereinen, oder gar noch mit der Morphologie und Flori-

stik zusammen zu einer Gesamterkenntnis des pflanzlichen Lebewesens an seinem Standort zu gelangen. In seiner Dissertation 1918 am Botanischen Institut der Universität Bonn mit dem Titel „Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der physiologischen Trockenheit der Hochmoore“, die er unter der Betreuung von Professor FITTING anfertigte, greift MONTFORT die Thematik der „physiologischen Trockenheit“ wieder auf und betreibt seine moorökologischen Studien zunächst noch in traditionell-morphologisch-anatomischer Weise, erkennt aber gleichzeitig die Notwendigkeit ergänzender physiologischer Versuche an (1918: 305, 342). In vielen weiteren Publikationen weist MONTFORT unermüdlich auf die Überwindung einer einseitigen Betrachtung der Botanik hin (z.B. 1930: 794; 1931a: 49f; 1938b: 302–305; 1938c: 53f; insbesondere 1932: 267–334), kann jedoch die Aufsplittung dieser Disziplin in einzelne Spezialgebiete, wie es für den zur Diskussion stehenden Zeitraum charakteristisch ist, nicht verhindern, sondern vollzieht später selbst eine deutliche Spezialisierung seiner Forschungsthemen hin zur Physiologie der Photosynthese. Dieser Übergang von der mehr ökologischen zur physiologischen Fragestellung läßt sich denn auch in den Arbeiten MONTFORTS größtenteils nachvollziehen (BALL & WILD 1993).

2. Das Leben des Forschers

Über das persönliche Leben des Forschers ist ungeachtet der unruhigen Zeit, in welche das Leben MONTFORTS hineinfällt, relativ wenig bekannt. Das wenige, was in Erfahrung zu bringen war, sei hier kurz zusammengestellt. (In Biographien und Arbeiten zur Geschichte der Botanik ist MONTFORT selten zu finden. Neben den im Text genannten Stellen sei auf die Nennung in „KÜRSCHNER's Gelehrtenkalender“, Bd. 6, 1931, im „International Adress Book of Botanists“ 1931 und in ARNIM 1984 hingewiesen.)

CAMILL MONTFORT (bisweilen findet sich der Vorname auch in der Schreibweise „CAMILLO“) wurde am 9. Februar 1890 in Zell (Baden) im Schwarzwald als Sproß einer Hugenottenfamilie geboren. Er besuchte das humanistische Gymnasium in Lörrach von 1900–1909. Er diente von 1909–1910 als einjähriger Freiwilliger beim Königlich-Bayerischen Leibregiment in München. MONTFORT studierte dort gleichzeitig an der Universität bis 1912/13 Biologie, Chemie und Geologie, ehe er nach Bonn übersiedelte und dort insbesondere Botanik studierte. Am dortigen Institut für Botanik war MONTFORT zunächst wissenschaftlicher Assistent und beendete sein Studium mit der Promotion bei Professor FITTING 1917 (vgl. MONTFORT 1918: 352). MONTFORT wurde daraufhin von seinem Lehrer FITTING und dessen Mitarbeiter KÜSTERS als Mitglied der Deutschen Botanischen Gesellschaft vorgeschlagen und in der Sitzung vom 25.01.1918 in dieselbe aufgenommen (vgl. Sitzungsbericht der Deutsch. Bot. Ges. In: Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36, 1918: 1).

Er publizierte nach seiner Promotion noch einige Artikel aus dem Botanischen Institut der Universität in Bonn, habilitierte sich dort 1920 und wurde im selben Jahr in der Mitgliederliste der Deutschen Botanischen Gesellschaft als Privatdozent und Assistent geführt (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 38, 1920: [162]). Von 1923 an bis zum Kriegsende war MONTFORT ordentlicher Professor am Institut für Botanik der Universität Halle a. d. Saale – Wittenberg (Ber. Deutsch. Bot. Ges. 42, 1924: 22 der Mitgliederliste), welches unter der Leitung von Professor WILHELM TROLL vornehmlich morphologisch orientiert war (BESSLER 1961). Er unternahm von dort sehr viele Forschungsreisen, vor allem nach Skandinavien, wo er vornehmlich Studien an Algen betrieb. Während dieser Zeit erschienen auch die meisten Veröffentlichungen des Wissenschaftlers. Die letzte Publikation MONTFORTS aus Halle stammt von 1942 und erschien



Abb. 1: Im Obergeschoß des linken Flügels dieses zerstörten Gebäudes nahm das Botanische Institut in zwei Räumen nach dem Ende des Zweiten Weltkrieges seine Arbeit auf (Foto: Stadtarchiv Frankfurt am Main).



Abb. 2: Links im Bild der Rohbau des Gebäudes für das Botanische und Anthropologische Institut um 1950 (Foto: Stadtarchiv Frankfurt am Main).



Abb. 3: Wie Abb. 2, jedoch etwa 10 Jahre später (Foto: Stadtarchiv Frankfurt am Main).

im „Botanischen Archiv“, Nr. 43, obwohl sich seine erste Nachkriegspublikation (1948) auf Experimente aus dem Jahr 1944 in Halle bezieht. Gegen Ende des Krieges und mit dem Zusammenbruch des Dritten Reiches wurde das Erscheinen vieler wissenschaftlicher Zeitschrif-

ten eingestellt und die wissenschaftlichen Publikationen – mit ihnen auch diejenigen MONTFORTS – verebbten vorerst.

Nach dem Kriege wurde C. MONTFORT 1946 von der amerikanischen Besatzung, die tief nach Mitteldeutschland eingedrungen war, und sich nach dem Potsdamer Abkommen nun auf den amerikanischen Besatzungsteil zurückziehen mußte, zusammen mit der gesamten Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Halle zwangsevakuirt. Die Amerikaner wollten verhindern, daß begabte Wissenschaftler den Sowjets in die Hände fielen. MONTFORT wurde nach Jugenheim/Bergstraße gebracht.

„Da die amerikanische Militärregierung von Groß-Hessen uns allen die Rückkehr in das russisch besetzte Gebiet ausdrücklich und unter Hinweis auf strenge Strafen untersagt hat, die sowjetische Unterrichtsbehörde in Halle hingegen nach erfolglos gebliebener Rückberufung sogleich sämtliche übrigen zwangsevakuirten Professoren und Dozenten als freiwillig geflohen und mithin als fahnenflüchtig bezeichnete, so habe auch ich – gleich meinen Schicksalsgenossen – laut Mitteilung des Rektors der Universität Halle meine Professur an der dortigen Universität verloren“ (zitiert nach: HAMMERSTEIN 1982: 824).

Da der Ordinarius für Botanik der Universität Frankfurt am Main, LAIBACH, 1945 entlassen worden war, traf es sich günstig, daß MONTFORT im Juni 1945 selbst seine Dienste anbot, ein Verfahren, für das er sich aufgrund seiner Lage entschuldigte. Für das Wintersemester 1946/47 erhielt er die Vertretung des Lehrstuhls, in den Vorlesungsverzeichnissen der Universität war er allerdings erst ab dem WS 48/49 verzeichnet (Personen- und Vorlesungsverzeichnis der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main (PuVV), WS 48/49: 14), nachdem er 1949 zum ordentlichen Professor ernannt worden war. Dies hatte deshalb solange gedauert, weil MONTFORT seit 1937 der NSDAP angehört hatte, und die US-Behörde seine Zulassung nicht genehmigen wollte, obwohl der (deutsche) Prüfungsausschuß der Universität für „Mitläuferv-Fälle“ MONTFORT eindeutig als solchen eingestuft hatte und seine antinationalsozialistische Einstellung von unbelasteten Zeugen bestätigt worden war (HAMMERSTEIN 1986: 825). Gleich 1946 wurde MONTFORT die Eröffnung einer Außenstelle des Botanischen Instituts in seinem Wohnort Jugenheim/Bergstraße genehmigt, da fast alle Gebäude des Instituts in Frankfurt zer-

stört waren und dort nur unter sehr schlechten Bedingungen praktisch ohne Gerätschaften gearbeitet werden konnte. „Leider waren in seiner Frankfurter Zeit die experimentellen Möglichkeiten zu einer streng kontrollierten Untersuchung der Photosynthese (...) noch kaum gegeben“ (Persönliche Mitteilung von Prof. Dr. A. PIRSON, Göttingen 1991). Lediglich zwei Räume, die im zerstörten Universitätsgebäude noch benutzbar waren, standen dem neuen Botanischen Institut zur Verfügung (Abb. 1). Zur Illustration dieser Situation soll ein kleiner Ausschnitt aus der „Geschichte der Botanik in Frankfurt am Main“ zitiert werden:

„Der Verfasser [...] erinnert sich noch lebhaft an die wenigen Handwerker, die nur nach gutem Zureden und nach Aushändigung von Tabak, den er in seiner Heimat an der Bergstraße angebaut und im Instituskeller in einer selbstgebauten Anlage fermentiert hatte, die dringendsten Reparaturarbeiten ausgeführt haben; an die drei riesigen bronzenen Kronleuchter im 10 Meter hohen einstigen Hörsaal des Instituts, die aus Sicherheitsgründen abmontiert werden mußten, dabei aber zu Bruch gingen und als begehrtes Buntmetall (mit wohlwollender Duldung der Universitätsbehörden) in den Schwarzhandel gelangt sind, wofür dann die ersten Mikroskope, elektrischen Heizkörper und Chemikalien für das Institut ergattert werden konnten“ (EGLE & ROSENSTOCK 1966: 40).

MONTFORT setzte sich immer wieder mit großem Elan für den Ausbau und die Wiedererrichtung des Botanischen Instituts in Frankfurt ein. Ein Teil des Botanischen Gartens gehörte zum „Headquarter“ der amerikanischen Besatzungsbehörde und durfte – ebenso wie der Palmengarten – rund drei Jahre lang nicht von Deutschen betreten werden. In einem entsprechend verwahrlosten Zustand traf man 1948 die Anlage an. Auch ihr Ausbau fiel in die Verantwortlichkeit CAMILL MONTFORTS. Mit seinem damaligen Assistenten ROSENSTOCK durchstreifte MONTFORT immer wieder das zerstörte Frankfurter Westend auf der Suche nach einem geeigneten Gelände zur Errichtung eines neuen Botanischen Instituts. Letztlich entschied man sich in Frankfurt dann für die Errichtung eines „Biologischen Camps“ in der Siesmayerstraße, wo Anfang der fünfziger Jahre mit dem Bau der Gebäudekomplexe für vier Institute begonnen wurde. Die Mitarbeit für das Botanische Institut konnte MONTFORT aufgrund seiner Erkrankung schon nicht mehr selbst leisten.

Sein Assistent ROSENSTOCK übernahm daher die verantwortliche Planung.

Erst 1956 wurde der seit Kriegsende geplante Neubau des Botanischen Instituts und seiner Gartenanlage fertiggestellt, dessen Einweihung MONTFORT allerdings nicht mehr persönlich erleben durfte (HAMMERSTEIN 1986: 825–827); (Abb. 2, 3). Vom Biologicum hieß es damals:

„Die Wissenschaftler hoffen, daß es ihnen und ihren Studenten, die sich augenblicklich

noch in sehr bescheidenen räumlichen Verhältnissen zurechtfinden müssen, in der idealen Arbeitsatmosphäre des Camps gelingen wird, den vom Ausland in den beiden letzten Jahrzehnten errungenen Vorsprung wieder einzuholen“ (FAZ, 9. 4. 1954).

Noch kurz vor der Fertigstellung konnte MONTFORT, schon an den Rollstuhl gefesselt, das neue Institut besichtigen.

3. MONTFORT als Lehrer

Neben seiner eigenen wissenschaftlichen Forschungstätigkeit war MONTFORT in Frankfurt für die Lehre der gesamten Botanik praktisch allein verantwortlich. Wie aus den Vorlesungsverzeichnissen hervorgeht (vgl. dazu: PuVV SS 1949 – SS 1956), bestritt MONTFORT im SS 49 bis auf zwei Übungen die gesamten Veranstaltungen, im SS 1954 beispielsweise bot er insgesamt 11 Veranstaltungen in der Botanik an. Sein Themen-Spektrum umfaßte dabei – im Gegensatz zur heutigen Praxis – die gesamte Botanik: Allgemeine Botanik (Vorlesung), Systematik (Pflanzenbestimmungsübungen), Morphologie, Anatomie (Praktika), Physiologie, Ökologie (Praktika), pharmazeutische Botanik (Praktika über Gift- und Heilpflanzen), Biologie-didaktik (PuVV SS 1954: 84).

MONTFORT war dabei von 1949–1956 Direktor sowohl des Instituts für Botanik als auch des Botanischen Gartens der Universität Frankfurt am Main. Eine große persönliche wie fachliche Stütze war ihm dabei stets seine Frau GERDA, geb. ZÖLLNER, mit der MONTFORT eine Tochter hatte.

Alle Veranstaltungen des Botanischen Instituts wurden von MONTFORT unter den Schwerpunkten Ökologie und Physiologie neu konzipiert. Zwar war ihm auch die morphologisch-verglei-



Abb. 5: CAMILL MONTFORT als Leiter einer botanischen Exkursion (um 1950) (Foto: G. ROSENSTOCK)



Abb. 4: CAMILL MONTFORT inmitten seiner Schüler (um 1950) (Foto: G. ROSENSTOCK).

chende Betrachtungsweise, wie sie am Botanischen Institut in Halle verbreitet war, vertraut, doch betrieb MONTFORT dies nie in einer solchen Ausschließlichkeit, wie TROLL es zur gleichen Zeit an der Universität Mainz eingeführt hatte. Erstmals gab es eine didaktische Übung für alle Studenten der Botanik, um deren Lehr- und Vortragsfähigkeit zu verbessern. Ohnehin hatte MONTFORT einen Schwerpunkt seiner wissenschaftlichen Tätigkeit auf die Lehre am Institut gesetzt. Seine beliebten Vorlesungen, stets unterstützt durch lebendes oder bildliches Anschauungsmaterial, waren didaktisch gut aufbereitet, und MONTFORT selbst ist seinen ehemaligen Studenten immer noch als glänzender Redner in Erinnerung (Persönliche Mitteilung von Prof. ROSENSTOCK, Universität Frankfurt vom 07.09.93); (Abb. 4).

Die botanischen Exkursionen, die MONTFORT zahlreich anbot, zeigten die breite wissenschaftliche Basis, auf der er Botanik betrieb, sowie sein Bestreben nach einer ganzheitlichen Betrachtung: Stets ergab sich ein Gesamtbild des lebenden Organismus, beleuchtet von der morphologisch-systematischen Seite, der physiologischen Funktion und der ökologisch-geographischen Einbettung in die jeweilige Umwelt. Daß dabei auch kulturgeographische Aspekte des Exkursionsgebietes Berücksichtigung fanden, zeugt von MONTFORTS offener, umfassender Sicht des Lebens (Persönliche

Mitteilung von Prof. ROSENSTOCK, Universität Frankfurt vom 07.09.93); (Abb. 5).

Auch der überraschend hohe Anteil von Frauen im Kreise der MONTFORT-Schüler steht in diesem Zusammenhang. Stets ermunterte er seine Studentinnen zur wissenschaftlichen Weiterqualifikation als persönliche Bereicherung, auch wenn diese später keine Berufstätigkeit anstrebten.

MONTFORTS erste Nachkriegspublikation erschien 1948 in der Zeitschrift „Natur und Volk“, Nr. 78. Noch im Jahre 1953 erkrankte er

schwer und konnte nur noch mit Mühe Institutsarbeit leisten. Aus diesem Grunde sind von ihm später keine wissenschaftlichen Publikationen mehr erschienen, die letzten Veröffentlichungen stammen aus dem Jahre 1953. Einige der von ihm angekündigten Publikationen konnten nicht mehr erscheinen (vgl. Publikationsliste).

CAMILL MONTFORT starb am 19.9.1956 im Alter von 66 Jahren in Jugenheim/Bergstraße (EGLE & ROSENSTOCK 1966: 40–44).

4. Das Werk MONTFORTS und seine Bedeutung für die Forschung

4.1 Die Bonner Zeit: Fragen der Moorökologie und das Halophytenproblem (1918–1927)

Über die wissenschaftlichen Leistungen MONTFORTS während seiner Studienzeit ist nichts bekannt. In die Öffentlichkeit tritt er erstmals mit seiner schon genannten Dissertation „Die Xeromorphie der Hochmoorplanten als Voraussetzung der physiologischen Trockenheit der Hochmoore“ 1918. Mit dieser Arbeit eröffnet er eine Reihe ähnlicher Untersuchungen über die Moorökologie. Hintergrund dieser Untersuchungen ist das zu diesem Zeitpunkt nur unbefriedigend gelöste Problem des Vorkommens xeromorpher Vegetation auf Hochmooren, welches von A. SCHIMPER durch die erschwerte Wasseraufnahme der Pflanzen erklärt und mit dem Terminus der „physiologischen Trockenheit“ belegt wird (SCHIMPER 1898). Im Unterschied zu bisher bekannten xeromorphen Pflanzen war die Transpiration der Pflanzen dieser nassen Standorte jedoch außerordentlich hoch und nicht etwa herabgesetzt, wie es die xeromorphen Strukturen suggerierten (MÖBIUS 1968). MONTFORT kann zunächst durch vergleichend morphologisch-anatomische Untersuchungen zeigen, daß die Xeromorphie z.B. von Ericaceen nicht in Zusammenhang steht mit einer erschwerten Wasseraufnahme, sondern durch die Winterbeständigkeit der Pflanzen bedingt ist. Xeromorphe Strukturen (z.B. Verkleinerung der Blattfläche, Zwergwuchs) anderer Hochmoorplanten erwiesen sich als unabhängig von der Wasseraufnahme und konnten auf die geringe Nährstoffversorgung zurückgeführt werden (1918: 284). Damit überwindet er die Vorstellung der „physiologischen Trockenheit“, d.h. er findet keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Ausbildung xeromorpher Strukturen der Moorplanten und der vermeinten erschwerten Wasseraufnahme.

Zwei wichtige Denkrichtungen, die MONTFORT in seinen späteren wissenschaftlichen Arbeiten immer wieder aufgreift, ja die – so gewinnt man den Eindruck, wenn man seine späteren Arbeiten liest – sein Denken geradezu gefangen halten, zeichnen sich bereits zu diesem frühen Zeitpunkt ab:

a) die mehr methodologische Frage nach der Verwendung physiologischer Experimente bei ökologischen Studien und ihr Aussage-

wert (dazu erscheint im „Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden“ 1932 ein eigener Beitrag), und

b) die Frage nach dem Einfluß der Standortfaktoren auf Struktur und Funktion, also auf Form und Physiologie. Diese Problematik, der er später eine umfangreiche Studie mit dem Titel „Erbgut und Umwelt“ widmet, wird ihn zeit seines Lebens beschäftigen und ist die in fast allen seinen Publikationen gestellte Kardinalfrage. In seiner Dissertation ist es die Frage nach strukturellen und physiologischen Anpassungen („strukturelle Ökologismen“ – „physiologische, molekulare Ökologismen“, S. 305) der Moorplanten an ihren Standort. Letztlich geht es hier um die Problematik von Standort und Bauplan und die Frage, welcher Faktor der bestimmendere ist.

In den Jahren 1919, 1920 und 1921 folgen Publikationen, in denen die experimentellen Untersuchungen (physiologische Experimente am Standort und im Labor) über das Problem der Wasseraufnahme und des Wasserhaushalts von Moorplanten in Ergänzung zu seiner Dissertation fortgeführt werden.

1922 erscheint von MONTFORT eine Veröffentlichung, in der die von ihm in seiner Dissertation geforderte physiologische Absicherung der ökologischen Fragen der Hochmoorplanten nicht nur vorgeführt, sondern auch theoretisch begründet wird. In der Einleitung spricht er davon, ökologische Fragen auf breiter physiologischer Basis lösen zu wollen (1922: 98–101) und sichert seine früher gewonnenen Erkenntnisse nun in physiologischen Versuchen (Transpiration, Wurzelaugung u.a.) ab. In der dreiteiligen Serie „Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen“ (1926; 1927a, b) untersucht MONTFORT die Einwirkung von Meerwasser auf Halophyten und Nicht-Halophyten und leitet hier einen Wechsel seiner Versuchsobjekte und seiner Forschungsthemen ein. Es ist offensichtlich, daß er von dieser Fragestellung leicht zur Ökologie und Physiologie der Meerestalg, einem seiner Hauptthemen späterer Forschung, gelangen kann, und seine Untersuchungen über Halophyten in einer versuchten Synthese seiner bisherigen Ergebnisse (1927c), in der er nicht müde wird, die „alte“ SCHIMPERSche Ökologie zurückzuweisen [was die deutliche Kritik anderer Wissenschaftler an der offensichtlich überbetonten Opposition zur SCHIMPERSchen Annahme nach sich zog (HUBER 1928)], hiermit beendet. Die wissenschaftliche Leistung MONTFORTS im Bereich der Halophytenproblematik ist dennoch unbestritten (vgl. RUHLAND 1958, Bd. IV: 336, 727, 730).

4.2 Montfort in Halle und Frankfurt am Main

Mit dem Wechsel nach Halle ändert sich auch das Tätigkeitsfeld des Botanikers. Von den Salz- und Moorplanten wendet sich MONTFORT in Halle vornehmlich der Ökologie der Meeresalgen zu, einem Thema, welches den Großteil seiner Forschungsarbeiten ausmacht. Dabei wird MONTFORT ausgehend von Fragen der Vegetationskunde der Algen (z. B. vertikale, horizontale Zonierung) immer mehr zu Fragen der Photosynthese gelangen. Im folgenden sollen die wissenschaftlichen Publikationen, die seit der Hallenser Zeit erschienen sind, nach ihnen inneliegenden Themenschwerpunkten gegliedert, vorgestellt werden.

4.2.1 Lichtlähmung, Lichtbleichung und Chlorophyllabbau (1928–1953)

Schon 1904 (PANTANELLI 1904) und 1917 (URSPRUNG 1917) gab es Untersuchungen über die Inaktivierung der Photosynthese durch sehr starke oder sehr langanhaltende Belichtung der Objekte. Auch MONTFORT widmet sich dieser Frage ausführlich in einer Reihe von Publikationen, die 1928 beginnen und erst 1953 mit dem Ausscheiden MONTFORTS aus dem wissenschaftlichen Leben enden. Die Hemmung der Assimilation durch starkes Licht wird in der ersten Publikation dieser Serie (1928) anhand von stomatafreien Schattenfarnen nachgewiesen und durch „photische Funktionsstörungen“ erklärt. Hier bereits wird eine Unterscheidung vorgenommen zwischen einer Funktionsstörung ohne Schädigung der Zelle bzw. der Assimilationsorgane und einer photooxydатiven Zerstörung des Chlorophylls. Zur Bestätigung unternimmt MONTFORT fünf Jahre später Versuche mit Tiefseealgen (1933b) und kommt zu ähnlichen Ergebnissen: Rote Tiefseealgen aus ihrer dämmerigen natürlichen Umgebung an die Wasseroberfläche gebracht, erfahren eine Hemmung der Assimilation, d.h. sie vermögen die höhere Lichtintensität nicht nur nicht zu nutzen, sondern ihre Photosynthese erfährt eine „Lichtstarre“.

Grünalgen aus ähnlich dunklen, aber weniger tief gelegenen Unterwasserhöhlen vermögen dagegen das Licht der Oberfläche besser auszunutzen. MONTFORT schließt daraus, daß es sich um „konstitutionelle physiologische Typen“ handelt, die nicht ausschließlich durch das sie umgebende Milieu geprägt werden (dieses spezielle Problem der Typenbildung vor allem von Algen wird ausführlich in Kapitel 4.2.3 behandelt). Zur Klärung der Frage, ob nicht doch

die photooxydative Chlorophyllzerstörung Ursache für den Rückgang der Photosyntheserate im Starklicht sei, unternimmt MONTFORT eine Reihe weiterer Versuche (1938a; 1941b, d; 1942a), die entgegen der Kritik bestätigen, daß die Funktionshemmung nicht auf einem Chlorophyllabbau beruht, da dieser erst deutlich nach der Funktionshemmung einsetzt. Seine damalige Vermutung, die Hemmung der Photosynthese beruhe auf der labilen Architektur von Farbstoff-Eiweißkomplexen (vgl. 1941d: 132, 144), kann durch die gegenwärtige Forschung voll bestätigt werden. Die Publikation von 1942a bereitet außerdem die Entdeckung der Chlorophyll-Proteinkomplexe vor, deren Existenz und Eigenschaften durch die methodische Unzulänglichkeit jener Jahre noch nicht nachgewiesen werden konnte (dies geschah erst 20 Jahre später, 1966), deren Vorhandensein aber aus dem photosynthetischen Verhalten der Objekte gefolgt werden mußte:

„Es kommt hier also keineswegs in erster Linie auf eine Frage der CO_2 -Versorgung der Zellen und auf die Größe der photosynthetischen Leistung an, vielmehr auf den Grad der Starklichtresistenz des Chlorophyll-eiweißkomplexes der Grana...“ (MONTFORT & ZÖLLNER 1942a: 421).

(Auch im Zusammenhang mit der Erforschung der Carotinoide wird MONTFORT auf die Pigment-Eiweiß-Komplexe aufmerksam, vgl. 4.2.4). Tiefergehende molekularbiologische Erkenntnisse seien aber immer durch den Schulterschluß von Physiologie und Ökologie zu erreichen, betonen MONTFORT und ZÖLLNER:

„Zur vergleichenden Physiologie gesellt sich also noch der ökologische Gesichtspunkt [...]. Der Einbruch der Ökologie in diesen Bereich physiologischer Fragen bedeutet nicht – wie es oft genug in anderen Bereichen fälschlicherweise aufgefaßt worden ist – eine Einschränkung (oder gar Herabminderung) der physiologischen Arbeitsweise, vielmehr eine sehr notwendige Erweiterung und Vertiefung der rein physiologischen Analyse von Lichtwirkungen auf die chlorophyllhaltige Zelle bzw. das Blatt ...“ (1942a: 399f).

(Zum wissenschaftsgeschichtlich-theoretischen Hintergrund dieser Fragestellung siehe Kapitel 4.2.2).

Erst nach dem Krieg, nun in Frankfurt am Main, kann MONTFORT seine während der späten

Kriegs- und Nachkriegsjahre z. T. noch in Halle vorgenommenen Experimente zur photochemischen Wirkung des Lichts publizieren (1948; 1950a, d, e). Nun geht es ihm weniger um die funktionelle Hemmung durch Licht, sondern um die unterschiedliche Abnahme des Chlorophyllgehalts von verschiedenen Reaktionstypen bei Sonnen- und Schattenblättern. D.h. MONTFORT zielt wiederum auf die Typenbildung ab und erhält in seinen Versuchen unterschiedliche biochemische und physiologische Reaktionstypen, die entsprechend ihres Lebensraums und ihres Erbguts eingestellt sind. Entsprechend der Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls der Objekte unterscheidet er photostabile und photolabile Typen (1950e), die konstitutioneller Art seien (1950d).

Die letzten Publikationen MONTFORTS und seiner Mitarbeiter (1952a; 1953a, b, c) bestätigen noch einmal die Existenz von „2 konstitutionelle[n] Gegentypen der Reaktion chlorophyllhaltiger Plastiden auf den photochemischen Angriff der Gesamtstrahlung“ (1953a: 464). Grund und Ursache für dieses Verhalten, also „Einsicht in die kausalen Beziehungen zwischen den natürlichen Lichtfeldern und dem Chlorophyllspiegel der Blattgewebe“ (1953b: 106), hat MONTFORT – obgleich in einer seiner letzten Publikationen „aus der ökologischen Station Jugenheim/Bergstraße des Botanischen Instituts der Universität Frankfurt/M.“, gefordert – nicht mehr erfahren. Selbst heute ist dieser Zusammenhang noch lange nicht endgültig geklärt.

Ein weiteres Thema war die Frage nach der Wirksamkeit von Licht verschiedener Wellenlänge auf die Zerstörung von Chlorophyll (1952a; 1953c).

Eine Würdigung der Publikationen MONTFORTS zu diesem Themenbereich findet sich im 12-bändigen „Handbuch der Pflanzenphysiologie“ an entsprechender Stelle (RUHLAND 1956, Bd. II; 1960, Bd. V/1,2).

4.2.2 Methodisch-methodologische Publikationen (1931, 1932, 1942)

Vor dem allgemeinen Hintergrund methodologisch-theoretischer Fragestellungen der dreißiger und vierziger Jahre im Bereich der Botanik, müssen die folgenden Publikationen MONTFORTS betrachtet werden. Der Einbruch der Physiologie in die Ökologie (um MONTFORTS Verwendung dieser Begriffe umzudrehen, vgl. 4.2.1) bringt eine ganze Reihe methodologischer und erkenntnistheoretischer Auseinandersetzungen mit sich, die im folgenden nur angerissen werden können. So wird besonders

im Zusammenhang mit der Photosynthese über die Gültigkeit von Assimilationsexperimenten diskutiert. Bei der Beurteilung von mehreren Faktoren, die gleichzeitig auf einen Prozeß einwirken, sei Vorsicht geboten. Zu leicht könne die Interpretation zu einer Einseitigkeit führen. Es sei deshalb zu einfach, einen Faktor konstant zu halten und andere zu variieren. In dieser Weise äußern TSCHESNOKOV und BAZYRINA in einer Veröffentlichung von 1930 ihre methodischen und erkenntnistheoretischen Bedenken (TSCHESNOKOV & BAZYRINA 1930). Eine Unterscheidung in innere und äußere, in direkte und indirekte Faktoren sei nötig, wobei diese Faktoren in einem komplizierten Wechselverhältnis zueinander stünden.

„Daraus folgt, daß es nicht gelingen kann, die Wirkungen der einzelnen äußeren indirekten Faktoren zu isolieren; haben wir es doch in jedem einzelnen Falle mit einem ganzen Komplex von Änderungen des inneren Systems der Pflanze zu tun“ (TSCHESNOKOV & BAZYRINA 1930: 460).

Diese Überlegungen, wonach nur eine ganzheitliche Betrachtung des Systems „Pflanze“ zu Erkenntnissen führt, lässt die Autoren zu einem kritischen Schluß kommen, der mitten hineinführt in jene Problematik, die MONTFORT in seinen methodologischen Schriften beschäftigt:

„Von unserem Standpunkt aus ist es unmöglich, auch in kurz andauernden Versuchen die photochemische Reaktion aus dem komplizierten lebenden System der Pflanze völlig herauszudifferenzieren“ (TSCHESNOKOV & BAZYRINA 1930: 459).

Obwohl MONTFORT in seinen Publikationen (1931a, b) von Typen der funktionellen Salzeinstellungen der Meeresalgen berichtet, kann dieser Text wegen seiner umfangreichen theoretischen Erörterungen als Vorläufer seiner rein methodologischen Abhandlung im „Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden“ 1932 angesehen werden. Bevor er zur experimentellen Untersuchung der Salzamplitude der photosynthetischen Leistung verschiedener Meeresalgen kommt, erörtert MONTFORT das Verhältnis von „rein-physiologischen“ und „rein-ökologischen“ Untersuchungen, stellt Gemeinsamkeiten, aber auch Unterschiede heraus und warnt vor der kritiklosen Übertragung des einen auf das andere (1931a: 49, 50), erkennt aber gleichzeitig, daß nur eine Verbindung beider Methoden Fragen wie die der Typenbildung zu lösen vermag:

„Wenn ich das Problem der funktionellen Einstellungen im weitesten Sinne recht verstehe, so kann das Ziel der Arbeit ja nur sein, die Zusammenhänge aufzudecken zwischen ökologischer Prägung, physiologischer Leistung und physikalisch-chemischen Eigenschaften der Zellen und der Organe des Protoplasmas. [...] Nur von einer innigen gegenseitigen Durchdringung rein-physiologischer und vergleichend ökologischer Denk- und Arbeitsweise vermag ich mir auf diesem Gebiet einen wirklichen Fortschritt zu erhoffen“ (1931b: 63–65).

Schon hieraus erhellte, was MONTFORT sein Leben lang in der Wissenschaft suchte: die Antwort auf die überaus schwierige, ja scheinbar unlösbare Frage, warum die Lebewesen so sind, wie sie sind, warum sie dort sind, wo sie sind und warum sie so funktionieren, wie sie funktionieren. Diese Problematik ist die schon in Kapitel 4.1 angesprochene Frage von Erbgut und Umwelt, von Bauplan und Standort.

MONTFORTS umfangreicher Beitrag von 1932 (67 Seiten) „gilt nicht der Darstellung einer bestimmten Arbeitstechnik, sondern einer zeitgemäßen Besinnung auf die logischen Grundlagen des ökologischen Experiments“ (HUBER 1934: 553f). Dieser Einschätzung muß zugesimmt werden, behandelt MONTFORT doch zu Beginn das Problem der Anwendung physiologischer Methoden auf ökologische Fragestellungen. Dies sei nicht statthaft, da so eine spekulativen Deduktion vorgenommen, und der Pfad der (notwendigen) Induktion verlassen werde. Die Abhängigkeit der Funktion eines Organismus von einzelnen Außenfaktoren (Physiologie) könne und dürfe nicht mit der Faktorenkonstellation am Standort (Ökologie) gleichgesetzt werden (1932: 279). Dies bedeutet zwar nicht, daß keine physiologischen Experimente zur Klärung ökologischer Fragen mehr gemacht werden dürfen, sondern verweist auf die Notwendigkeit der Überprüfung des Wertes, den das jeweilige Experiment nur besitzt.

Weiter diskutiert MONTFORT die Verwendung von Simultan- und Sukzedankurven und weist auf den bis dato vernachlässigten „Zeitfaktor“ im Experiment hin, d.h. wie lange denn ein Versuch dauern muß (um alle Wirkungen ablesen zu können), aber höchstens dauern darf (um Schädigungen zu vermeiden) (1932: 295).

Die methodische Publikation von 1942 (1942b) hat in diesem theoretischen Zusammenhang keine Bedeutung, sie korrigiert allerdings eine bei der Photosyntheseforschung seiner Zeit allgemein (und bis dato auch bei MONTFORT) verbreitete Unklarheit bei der Berechnung der

Absorption des Chlorophylls. MONTFORT zeigt, daß die prozentuale Absorption eines Farbstoffextraktes oder eines Gewebes weniger geeignet ist als die Berechnung der Extinktion. Nur

„wenn die aus den Durchlässigkeitswerten gewonnenen Zahlen als E-Werte dargestellt werden, d.h. als negativer Logarithmus des Verhältnisses zwischen ausstrahlender und einstrahlender Lichtintensität, liefert die Integrierung der Kurvenflächen brauchbare Grundlagen zur quantitativen Beurteilung des Anteils einzelner Farbstoffkomponenten an der Energielieferung des Gesamtpigmentes“ (1942a: 389).

Dies führte zu einer neuen Einschätzung der Chlorophyllabsorption im Blaubereich, die nach der bisherigen Berechnung zu niedrig angesetzt worden war.

4.2.3 Meeresalgen: Assimilation und Vegetationskunde; Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt (1929–1937)

Die nachfolgenden Publikationen, die im Zeitraum von 1929–1937 entstanden sind, berichten sämtlich von Experimenten mit Meeresalgen. Die zentrale Frage, die MONTFORT im Rahmen dieser Untersuchungen umkreist, ist die Frage nach Erbgut, Umwelt und physiologischer Gestalt, wie der Titel der zweiteiligen umfangreichen Publikationen am Ende dieser Phase andeutet (1937c, d). Hintergrund dieser vielfältigen Experimente ist das schon in seiner Dissertation angerissene und bislang noch ungeklärte Problem des Einflusses von Standortbedingungen auf die Gestalt und Funktion der Organismen (hier am Beispiel der Meeresalgen) und die Frage nach der Dominanz von Erbfaktoren oder der Umwelt auf die Gestaltung der Lebewesen. Nicht daß dieses Problem alleine MONTFORT interessiert hätte, nein die gesamte Ökologie der zwanziger und dreißiger Jahre war an der Lösung dieser Frage interessiert, weil hierdurch entscheidende Impulse für die Beurteilung des Wertes der Standortfaktoren erwartet werden konnten. Dabei standen die Anhänger der „Milieutheorie“ solchen gegenüber, die ein „Primat des Erbguts“ annahmen. Zu ersten zählten z.B. HARDER und ARNOLD, die in ihren Veröffentlichungen 1930–1933 (HARDER 1930b, 1933; ARNOLD 1931) auf die einfache Möglichkeit der Umwandlung von Schattenpflanzen in Sonnenpflanzen und umgekehrt durch die entsprechende Belichtung hingewiesen hatten und damit den Einfluß genetischer Dispositionen ignorierten.

In den „Studien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation I, II, III“ (1929a, b; 1930) unternimmt MONTFORT an verschiedensten Meeresalgen und Wasserpflanzen Assimilationsmessungen bei unterschiedlichen Lichtintensitäten (und Temperaturen) und zeigt die Existenz verschiedener physiologischer Lichteinstellungen, d.h. Anpassungen an verschiedene Lichtintensitätsstufen, die zu verschiedenen ökologischen Typen führen (Schatten-, Lichttyp). Diese Erkenntnis mag aus heutiger Sicht banal klingen, doch für die dreißiger Jahre war es neu, daß „auch bei der Meeresvegetation ähnliche Anpassungen vorhanden sind wie bei den Landpflanzen...“ (HARDER 1930a: 620f). Dies spricht natürlich noch nicht gegen die „Milieutheorie“ HARDERS, doch kann MONTFORT im gleichen Artikel zeigen, daß die horizontale Gliederung der Algen nicht nur von der Lichteinstellung abhängt (1929a: 79). Vor allem aber zeigt sich, daß die verschiedenen Lichttypen nicht durch ungewohnte Lichtintensitäten „umgewöhnt“ werden können. Vergleichbare Versuche mit unterschiedlichen Temperatur-einstellungen führen zu ähnlichen Ergebnissen. MONTFORT folgert, „daß heterogene Temperatur-Einstellungen teils unmittelbar durch die Lebensbedingungen, teils durch die Herkunft der Meeresalgen ausgebildet sind“ (1930: 832). Er sieht bei der Entstehung der Ökotypen überwiegend genotypische, aber auch phänotypische Einstellungen: „Man wird auch bei den Meeresalgen beiderlei Formen der funktionellen ‚Anpassung‘ voraussetzen dürfen“ (1930: 835).

In zwei weiteren Untersuchungen (1933a; 1934) dehnt MONTFORT seine Betrachtungen auf Rot- und Braunalgen, sowie auf vergrünte Rotalgen (z.B. *Gigartina millosa*) aus, um bei gleicher Lichtintensität die Assimilationsleistung der verschieden gefärbten Algen zu testen und ihre standortökologischen Besonderheiten zu ergründen. „Much study has been given, for instance by [...] MONTFORT and others to the question of photosynthesis in brown and red Algae, particularly in connection with the ecological circumstances under which they live“ (WEEVERS 1949: 92). Es zeigte sich, daß auch im Bereich unterschiedlicher Färbung Anpassungs- und Ökotypen entstanden sind, die durch ihre (konstitutionelle) Prägung an ihren Standort gebunden sind. Nach diesen Untersuchungen aber glaubt MONTFORT nicht mehr, daß die Umweltbedingungen den Typus prägen, sondern:

„Vielmehr führen die Versuche zu der Ansicht, daß konstitutionelle Typen solcher

Resistenz bestehen, die umgekehrt gerade deshalb an bestimmte Horizonte gebunden sind, weil eine an sich gegebene plasmatische Konstitution, deren Auswirkung sich im photosynthetischen Verhalten [...] aufzeigen läßt, sie zu Gliedern jener Horizonte zwingt. Es gelingt also in bestimmten Fällen auf diesem Wege, die relative Auswirkung von Erbgut und Umwelt zu erfassen“ (1934: 580).

In den zusammenfassenden, dieses Thema (zumindest theoretisch) abschließenden Publikationen „Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt I, II“ (1937c, d), sowie in einem vorbereitenden Artikel (1937a) setzt sich MONTFORT direkt mit der Milieutheorie auseinander. Zu oft habe man im Bann der Milieutheorie die funktionellen ökologischen Anpassungen als prägendes Agens der physiologischen Gestalt auf die Umwelt zurückgeführt und das „Primat des Erbguts“ übersehen.

Es bedarf hier der Erwähnung, daß MONTFORT, obgleich seit 1937 Mitglied der NSDAP, mit der intensiven Auseinandersetzung um dieses Thema nicht einer Mode seiner Zeit folgt, sondern sich gerade innerhalb dieser Publikationen von der Rassentheorie der Nationalsozialisten distanziert:

„Die Frage nach der Bedeutung von Umwelt und Erbgut für die Ausprägung der Eigenschaften der Lebewesen, die in der vergangenen Kulturrepoche einseitig vom Standpunkt der Milieutheorie aus beleuchtet, in der Gegenwart – soweit sie auf den Menschen abzielt – oft nicht mehr einseitig vom Standpunkt der Rassentheorie aus behandelt wird, verfolgt den vergleichend arbeitenden Physiologen auf Schritt und Tritt“ (1937a: 1).

An anderer Stelle, wo es um das Verhältnis von Konstitution und Lebensraum der Meeresalgen geht, kritisiert MONTFORT:

„Es ist bekannt genug, wie diese Dinge vielfach schlagwortartig behandelt werden, soweit sie den Menschen angehen“ (1938c: 53).

MONTFORT faßt noch einmal zusammen, wie er die Vertikal- und Horizontalgliederung der Meeresvegetation erklärt:

„Wenn in den marinen Vegetationsstufen ein an sich gegebener Komplex von funktionellen Eigenschaften die physiologische Gestalt der vorhandenen Anwärter in solchem Maß beherrscht, daß sie ihr Optimum meist nur in ganz bestimmten Horizonten finden, dann erzeugt also nicht das Vorleben jene starke Bindung an den Standort, vielmehr schafft die physiologische Gestalt der ökologisch spezialisierten Typen mit ihren gegebenen konstitutionellen Bedürfnissen und ihrer

Abstufung der Resistenz ihrerseits ebenso-wohl die Soziationen und Assoziationen an den „zusagenden“ Plätzen, wie sie aus vorwiegend inneren Gründen deren Grenzen bestimmt“ (1937a: 93).

MONTFORT, der seine Theorie mit weiteren vergleichenden Versuchen über die Starklichtresistenz verschiedener Algen (1937c) und die Wirksamkeit verschiedener Lichtqualitäten auf die Ausbildung ökologischer Typen (1937d) untermauert, widerspricht somit deutlich der Milieutheorie und vertritt das „Primat des Erbguts“. Er antwortet auf die von HARDER 1930 vertretene Vorstellung der Umprägung durch Licht:

„Mit einer einfachen Vorstellung von der prägenden Wirkung des ökologischen Lichtklimas wird man diesen Dingen [...] nicht gerecht“ (1937c: 36). „Sie zeigen, wie wenig sich bei den aufgedeckten Reaktionstypen die Umwelt, wie stark sich aber das Erbgut in der heutigen physiologischen Gestalt auswirkt“ (1937d: 512).

Daß es MONTFORT hierbei nicht darum geht, den Einfluß von Umweltfaktoren auf Organismen zu leugnen, zeigt eine Publikation über die Temperatureinstellung von Algen (1935). Klar gesteht MONTFORT hier ein, daß durch Änderung der Tageslänge und des Sonnenstandes Algen ihr Temperaturoptimum im Sommer auf einen höheren Wert einstellen als im Winter. Dies ändert jedoch nichts am „Primat des Erbguts“ für die konstitutionelle Bestimmung des Ökotyps.

4.2.4 Die gelben Blattfarbstoffe (Carotinoide) und ihre Funktion bei der Photosynthese (1936–1941)

Nach heutigem Kenntnisstand erfüllen die Carotinoide bei der Photosynthese folgende Funktionen: Erstens schützen sie das Chlorophyll vor Photooxidation durch die Übernahme sogenannter Tripletanregungen des Chlorophylls, zweitens sind sie als akzessorische Pigmente an der Lichtsammlung beteiligt und können ihre absorbierte Energie auf Chlorophyll übertragen (z.B. Fucoxanthin bei verschiedenen Algenklassen), und drittens sind sie für den Epoxidzyklus (Umwandlung von Violaxanthin in Zeaxanthin), dessen Bedeutung ebenfalls im Schutz der Photosynthesemembran besteht, verantwortlich.

Diese Erkenntnisse sind allerdings relativ neu. Zwar ist seit Beginn unseres Jahrhunderts das

gemeinsame Vorkommen von Carotinoiden und Chlorophyllen wiederholt festgestellt worden, das Carotin konnte auch isoliert werden, doch noch in den fünfziger Jahren war die Bedeutung der Carotinoide unklar, so daß WEEVERS in seinem Werk über Pflanzenphysiologie sagt: „... but I will only point out now that the function of the yellow pigments is still obscure“ (WEEVERS 1949: 93). Trotzdem war die Zeit der dreißiger und vierziger Jahre eine Periode intensiver Erforschung der gelben Blattfarbstoffe. Auch MONTFORT hat in diesem Zusammenhang einige Arbeiten veröffentlicht. Besonders die Streitfrage um die Beteiligung der Carotinoide am Assimilationsprozeß fand MONTFORTS Interesse und in seinem Artikel „Carotinoide, Photosynthese und Quantentheorie“ (1936) leistete er durch Untersuchungen an Meeresalgen einen wichtigen Beitrag zur Diskussion, indem er zeigen konnte, daß gelbe Pigmente bei diversen Species tatsächlich am photochemischen Prozeß, nicht jedoch an der Fixierung des CO₂ beteiligt sind, Versuche also, die „der herrschenden Lehrmeinung von der Nichtbeteiligung der Carotinoide am Assimilationsprozeß völlig widersprechen“ (1936: 727).

Die zweiteilige Publikation „Funktionstypen des Assimilationsapparates und das Problem der gelben Blattfarbstoffe“ (1938b, c) ist in zweifacher Hinsicht interessant. Zum einen „möge diese Arbeit auch als eine programmatische Schrift beurteilt werden, deren Ziel es ist, der weiteren Forschung physiologischer und pflanzengeographischer Art die Wege zu ebnen“ (1938c: 54), zum anderen ist die Erkenntnis über die Funktion der Carotinoide durch MONTFORTS eigene Versuche und die Diskussion des aktuellen Wissensstandes deutlich gewachsen. Die schon zu Beginn betonte Hinwendung MONTFORTS zur rein physiologischen Photosyntheseforschung wird hier expliziert:

„Es dürfte daher berechtigt sein, die wesentlichen experimentellen Argumente unserer neuen Vorstellung von der Wirkung einzelner Spektralbezirke auf die photosynthetische Leistung der Plastiden in ihrer Abhängigkeit vom biochemischen Charakter ohne die bisher notwendige Belastung durch ökologische Fragen und ganz ohne kritischen Ballast auf Grund neuer Versuche zusammenfassend darzustellen“ (1938b: 304).

Dennoch bleibt MONTFORT Synthetiker in seinem Denken und seinen Methoden. Die bereits 1931 (1931b: 63, 65) ausgedrückte Hoffnung auf eine Durchdringung ökologischer und physiologischer Forschung, wird erweitert:

„Überall begegnet uns die schon eingangs betonte Verquickung vegetationskundlicher und ökologischer Fragen mit biochemischen und physikalischen Eigenschaften“ (1938c: 42).

MONTFORT empfiehlt dem Physiologen das Meer und die Algen als unerschöpflichen Fundus wissenschaftlicher Erkenntnis.

Bei weiteren Experimenten zur Carotinoid-Frage (1940c; 1941a, c) stößt MONTFORT, wie auch bei seinen Lichthemmungsarbeiten, auf die Existenz von Pigment-Eiweiß-Komplexen. Nun sind die Vorstellungen über das Zusammenwirken von Chlorophyllen und Carotinoiden um einen weiteren Faktor kompliziert worden und zwingen zu einer neuen Methodik und einem neuen Modell:

„Die Entdeckung des Chloroplastin-Komplexes als der natürlichen Farbstoff-Eiweißverbindung und ihrer optischen Eigenschaften zwingen dazu, die [...] photosynthetischen Leistungen [...] nicht mehr wie bisher nach dem Verhalten der molekularen Farbstoffextrakte, vielmehr nach der quantitativen Erfassung des Lebendspektrums zu beurteilen“ (1940c: 76).

Die Vorstellung, der photosynthetische Prozeß basiere auf einer komplexen strukturell-funktionalen Einheit, einem Zusammenschluß von grünen und gelben Pigmenten und sie verbindenden Eiweißmolekülen, nimmt zu dieser Zeit ihren Anfang, an dem auch MONTFORT nicht unwesentlich beteiligt ist.

5. Danksagung

Herrn Professor G. ROSENSTOCK sei für die wertvollen Informationen über das persönliche Leben und den wissenschaftlichen Werdegang MONTFORTS in Frankfurt am Main sowie für die Überlassung der Porträts von CAMILL MONTFORT herzlich gedankt.

Dem Universitätsarchiv am Historischen Seminar des Fachbereiches Geschichtswissen-

schaften der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main sei Dank für Bild- und Textmaterial zur Entstehungsgeschichte des Botanischen Instituts nach 1945.

Dem Institut für Stadtgeschichte/Stadtarchiv der Stadt Frankfurt am Main danken wir für die Hilfe bei der Suche nach geeigneten Fotografien des Botanischen Instituts.

6. Literatur

a) Originalliteratur MONTFORTS

1. MONTFORT, C. (1918): Die Xeromorphie der Hochmoorplanten als Voraussetzung der physiologischen Trockenheit der Hochmoore. – *Z. Bot.* 10: 257–352.
2. MONTFORT, C. (1919): Tatsachen und Probleme der Moorökologie. – *Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Naturheilk. Bonn, Naturw. Abt.*, Sitzung vom 2. Juni.
3. MONTFORT, C. (1920): Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasser- aufnahme. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 59: 468–512.
4. MONTFORT, C. (1921): Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung. Eine induktive ökologische Untersuchung. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 60: 186–207.
5. MONTFORT, C. (1922): Die Wasserbilanz in Nährösung, Salzlösung und Hochmoorwasser [Beiträge zur vergleichenden Ökologie der Moor- und Sumpfpflanzen] – *Z. Bot.* 14(2): 98–171.
6. MONTFORT, C. (1926): Physiologische und pflanzen- geographische Seesalzwirkungen. I.: Einfluß ausgleichen- der Seesalzwirkungen auf Mesophyll- und Schließzellen. Kritik der ILJINSchen Hypothese der Salzbeständigkeit. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 65: 502–550.
7. MONTFORT, C. & BRANDRUP, W. (1927a): Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II.: Ökologische Studien über Leistung und erste Entwicklung der Halophyten. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 66: 902–946.
8. MONTFORT, C. & BRANDRUP, W. (1927b): Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. III.: Die Salzwachstumsreaktion der Wurzel. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 67: 105–171.
9. MONTFORT, C. (1927c): Über Halobiose und ihre Abstu- fung. Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischer Probleme. – *Flora* 21: 433–501.
10. MONTFORT, C. & NEYDEL, K. (1928): Zur Beurteilung der „Inaktivierung“ und des „Zeitfaktors“ der Lichtwir- kung in der Assimilation stomata-freier Schatten-Farne. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 68: 801–843.
11. MONTFORT, C. (1929a): *Fucus* und die physiologische Licht-Einstellung der Wasserpflanzen. [Studien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation I]. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 71: 52–105.
12. MONTFORT, C. (1929b): Die funktionelle Einstellung verschieden gefärbter Meeresalgen auf die Lichtintensität. [Studien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation II]. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 71: 106–148.
13. MONTFORT, C. (1930): Die photosynthetischen Leis- tungen litoraler Farbtypen in größerer Meerestiefe [Stu- dien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation III]. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 72: 775–843.
14. MONTFORT, C. (1931a): Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. I. Phasen der Giftwirkung und die Frage der Reversibilität. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 49: 49–58.
15. MONTFORT, C. (1931b): Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. II. Typen der funktionellen Salzeinstellung. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 49: 59–69.
16. MONTFORT, C. (1932): Methodologie kausaler Fra- gestellungen und des physiologischen Experiments in der vergleichenden Ökologie und experimentellen Pflanzen- geographie. – *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* [Hrsg.: E. ABDERHALDEN], Abt. XI, Teil 6: 267–334.
17. MONTFORT, C. (1933a): Über die Beziehungen zwi- schen Farbton, Lichtausnutzung und Stoffgewinn bei roten und grünen Florideen sowie bei anderen Meeresalgen. – *Biochem. Z.* 261: 179–201.
18. MONTFORT, C. (1933b): Über Lichtempfindlichkeit und Leistungen roter Tiefseealgen und Grottenflorideen an der freien Meeresoberfläche. – *Protoplasma* 19(3): 385–413.
19. MONTFORT, C. (1934): Farbe und Stoffgewinn im Meer. [Untersuchungen zur Theorie der komplementären Farbenanpassung nordischer Meeresalgen]. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 79(4): 496–562.
20. MONTFORT, C. (1935): Zeitphasen der Temperatur- Einstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeres- algen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 53(7): 650–674.
21. MONTFORT, C. (1936): Carotinoide, Photosynthese und Quantentheorie. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 83(5): 725–772.
22. MONTFORT, C. (1937a): Die Trockenresistenz der Gezeitenpflanzen und die Frage der Übereinstimmung von Standort und Vegetation. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 55(12): 85–95.
23. MONTFORT, C. (1937b): Erzeugt das Zusammenwirken aller Spektralfarben im weißen Licht eine Steigerung ihrer photosynthetischen Einzelwirkung? – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 55(2): 142–156.
24. MONTFORT, C. (1937c): Umwelt, Erbgut und physiolo- gische Gestalt. I. Lichttod und Starklichtresistenz bei Assi- milationsgeweben. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 84: 1–57.
25. MONTFORT, C. (1937d): Umwelt, Erbgut und physiolo- gische Gestalt. II. Die Bedeutung der natürlichen Lichtfel- der für die spezifische photochemische Wirkung be- stimmter Strahlen. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 84(4): 483–516.
26. MONTFORT, C. & FÖCKLER, H. (1938a): Licht und Atmung bei Licht- und Dunkelgeweben, grünen und farb- losen Organen. – *Planta* 28(3): 515–534.
27. MONTFORT, C. (1938b): Funktionstypen des Assimilationsapparats und das Problem der gelben Blatt- farbstoffe. I. Aufdeckung und vergleichende Analyse der Carotinoidwirkung. – *Kieler Meeresforschungen*, Bd. II: 302–344.
28. MONTFORT, C. (1938c): Funktionstypen des Assimilationsapparats und das Problem der gelben Blatt- farbstoffe. II. Die Bedeutung meereskundlicher Forschung für Grundfragen der Pflanzenphysiologie und der Vegetati- onskunde. – *Kieler Meeresforschungen*, Bd. III, Heft 1: 17–60.
29. MONTFORT, C. (1938d): Funktionstypen und Lichtver- wertung bei Pflanzen und das Problem der gelben Blatt- farbstoffe. – *Nova Acta Leopoldina* 6: 1–6.
30. MONTFORT, C. & KÜSTERS, G. (1940a): Saprophytis- mus und Photosynthese. I. Biochemische und physiologi- sche Studien an Humus-Orchideen. – *Ber. Deutsch. Bot. Archiv* 41: 571–633.
31. MONTFORT, C. (1940b): Beziehungen zwischen mor- phologischen und physiologischen Reduktionsleistungen im Bereich der Lichternährung bei saprophytischen Or- chideen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 58(1): 41–48.

32. MONTFORT, C. (1940c): Die Photosynthese brauner Zellen im Zusammenwirken von Chlorophyll und Carotinoiden. – *Zeitsch. f. physikalische Chemie A*(186): 57–93.
33. MONTFORT, C. (1941a): Die Ausnutzung grünen Lichts bei braunen Zellen im Hinblick auf den Energiegewinn durch den Fucoxanthin-Eiweißkomplex. – *Planta* 32(1): 118–120.
34. MONTFORT, C. (1941b): Die Beziehungen zwischen Stagnationseffekt, photoxydativer Chlorophyllzerstörung und funktionellem Sonnenstich bei Wasserpflanzen. – *Naturwissenschaften* 29(16): 238.
35. MONTFORT, C. (1941c): Die zusätzliche Energielieferung von Xantophyll und Carotin im Vergleich von Chlorophyll-a-Pflanzen und -a- und b-Pflanzen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 59: 320–332.
36. MONTFORT, C. (1941d): Lichtlähmung und Lichtbleichung bei Wasserpflanzen. [Grundsätzliches zur physiologischen Gestalt der submersen Blütenpflanzen]. – *Planta* 32: 121–149.
37. MONTFORT, C. & ZÖLLNER, G. (1942a): Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. Reaktionstypen bei Bestrahlung mit Sonnenlicht. – *Bot. Arch.* 43: 393–460.
38. MONTFORT, C. (1942b): Vergleichende Untersuchungen zur quantitativen Auswertung von Absorptionskurven für Fragen der Lichtempfindlichkeit. – *Bot. Arch.* 43: 322–392.
39. MONTFORT, C. (1948): Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. – *Natur & Volk* 78 (7/9): 86–95.
40. MONTFORT, C. & KRESS-RICHTER, I. (1950a): Reversible photochemische Chlorophyllzerstörung in besonnten Laubblättern von *Aurea*-Formen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. – *Planta* 38: 516–520.
41. MONTFORT, C. & HAHN, H. (1950b): Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. – *Planta* 38: 503–515.
42. MONTFORT, C. & ROSENSTOCK, G. (1950c): Die Lichtatmungsreaktion des Protoplasmas und ihre Beziehungen zur Qualität der Strahlung. – *Z. Naturf.* 5b(3): 170–171.
43. MONTFORT, C. (1950d): Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des cuticularen Hauptfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels in stark besonnten Geweben. – *Planta* 38: 499–502.
44. MONTFORT, C. (1950e): Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. – *Z. Naturf.* 5b(4): 221–226.
45. MONTFORT, C. (1950f): Zur Frage der Atmungssteigerung grüner Laubblätter durch ultraviolettreiche Strahlung. – *Planta* 38: 119–122.
46. MONTFORT, C., FELGNER, I. & MÜLLER, L. (1952a): Differenzfilterversuche über die wirksamen Strahlenbereiche bei der Chlorophyllzerstörung durch Sonnenlicht im Gewebe von Tiefen-Laminarien. – *Z. Bot.* 40: 179–186.
47. MONTFORT, C., FELGNER, I. & MÜLLER, L. (1952b): Nur angekündigt – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 65, dort nicht erschienen!
48. MONTFORT, C. & MUNDIG (1952c): Nur angekündigt – *Naturwissenschaften*, 39, dort nicht erschienen!
49. MONTFORT, C. (1953a): Hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyllspiegels bei Laubbäumen von gegensätzlichem photochemischen Reaktionstypus. – *Planta* 42: 461–464.
50. MONTFORT, C., FELGNER, I. & MÜLLER, L. (1953b): Zeitphasen im Jahreslauf des lichtökologischen Chlorophyllspiegels beim photostabilen Laubblatt. – *Beitr. Biol. Pflanzen* 29: 106–128.
51. MONTFORT, C. (1953c): Photochemische Wirkungen der langwelligen Hälfte des Sonnenspektrums auf Chlorophyllspiegel und Lebenszustand photolabiler Assimilationsgewebe. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 66: 183–188.

b) Sekundärliteratur (über MONTFORT, seine Zeit und theoretische Fragen)

- ARNIM, M. (1984): Internationale Personalbibliographie, Bd.IV. – Stuttgart.
- ARNOLD, A. (1931): Der Verlauf der Assimilation von *Helodea canadensis* unter konstanten Außenbedingungen. [Zugleich ein Beitrag zur Kritik der Blasenzählmethode]. – *Planta* 13: 529–574.
- BALL, R. & WILD, A. (1993): History of photoinhibition research. – *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 20: 79–85.
- BESSLER, O. (1961): Die neuere Entwicklung der botanischen Lehr- und Forschungseinrichtungen in Halle. – *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. X/5*, 8/1961: 1095–1104.
- EGLE, K. & ROSENSTOCK, G. (1966): Die Geschichte der Botanik in Frankfurt am Main. – Frankfurt am Main.
- HAMMERSTEIN, N. (1986): Die Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/Main. Bd. I [1914–1950]. – Frankfurt am Main
- HARDER, R. (1930a): Rezension zu: MONTFORT: Studien zur vergleichenden Ökologie der Assimilation I u. II. – *Z. Bot.* 22: 619–621.
- HARDER, R. (1930b): Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen I. – *Planta* 11: 263–293.
- HARDER, R. (1933): Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen II. [Das Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen]. – *Planta* 20: 699–733.
- HUBER, B. (1928): Rezension zu: MONTFORT: Über Halobiose und ihre Abstufung und MONTFORT/BRANDRUP: Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. – *Z. Bot.* 20: 449–453.
- HUBER, B. (1934): Besprechung des „Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden“, 11, 1932, S. 191–373. – *Z. Bot.* 27: 553–554
- International Adress Book of Botanists. London, 1931.
- KÜRSCHNERS deutscher Gelehrten Kalender, Bd. 6. – Berlin, Leipzig.
- MÄGDEFRAU, K. (1992): Geschichte der Botanik. Leben und Leistung großer Forscher. – Stuttgart.
- MÖBIUS, M. (1968): Geschichte der Botanik. Von den ersten Anfängen bis zur Gegenwart. – Stuttgart.
- PANTANELLI, E. (1904): Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 39: 167–228c.
- Personen- und Vorlesungsverzeichnis der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/Main (PuVV), 1946 – SS 1956.

- RUHLAND, W. (Hrsg.) (1956–1960): Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. I–XII. – Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- SCHIMPER, A.F.W. (1898): Pflanzengeographie auf ökologischer Grundlage. – Jena.
- TSCHESNOKOV, V. & BAZYRINA, K. (1930): Die begrenzenden Faktoren bei der Photosynthese. – *Planta* 11: 457–462.
- URSPRUNG, A. (1917): Über die Stärkebildung im Spektrum. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 35: 44–69.
- WEEVERS, TH. (1949): Fifty years of plant physiology. – Amsterdam.
- WUKETITS, F.M. (1983): Biologische Erkenntnis: Grundlagen und Probleme. – Stuttgart.

Standortsökologische Untersuchungen an *Phoenix canariensis* hort. ex CHABAUD (Arecaceae) auf Gran Canaria und Teneriffa (Kanarische Inseln)

DIETER LÜPNITZ UND MARJA KRETSCHMAR

Zusammenfassung

Phoenix canariensis bildet auf Talsohlen und an Steilhängen der Barrancos eine Spezialgesellschaft innerhalb des Sukkulantenbusch-Areals. An ihren Originärstandorten zeichnet sich *Phoenix canariensis* durch eine Reihe typischer Merkmale an Stämmen und Blättern aus, die sich von der Artdiagnose, die CHABAUD (1882) an kultivierten Palmen vornahm, unterscheiden. Durch Freilegen des Wurzelwerkes konnten die Radikationsverhältnisse erkannt und beschrieben werden. Im Rahmen der standortsökologischen Untersuchungen wurden nachstehende Ergebnisse erzielt: Auffallend unterschiedliche Temperatur-, Luftfeuchtigkeits- und Evaporationsbedingungen wurden auf den untersuchten natürlichen Standorten und den Vergleichsarealen nicht festgestellt oder konnten auf die Einwirkung der Palmen auf das Milieu zurückgeführt werden. Somit besitzt das Mikroklima für die lokale Verbreitung der Kanarenpalme nur wenig Wirksamkeit. An den Palmenstandorten wurden charakteristische Bodenhorizonte angetroffen, die im Hinblick auf die Bodenfeuchtigkeit von ausschlaggebender Bedeutung waren. Eine Untersuchung der edaphischen Eigenschaften ergab, daß sich das Substrat der Palmenwuchsorte bezüglich Bodenart und Wasserkapazität signifikant von der palmenlosen Umgebung unterscheidet. Auch der Gehalt an organischer Substanz, Nährstoffen und austauschbaren Kationen des Bodens zeigte, wenngleich z.T. geringfügige, Differenzen. Die Überprüfung der Bodenfeuchtigkeit ließ den Einfluß erkennen, den Hang- und Bodenquellen, sowie unterirdische grundwasserführende Bodenschichten in Bezug auf die speziellen Hydraturverhältnisse an den Palmenstandorten haben. Die Auswertung der edaphischen Faktoren zeigt, daß die Wasserführung des Bodens von hervorragender Bedeutung für die lokale Verbreitung von *Phoenix canariensis* ist. Durch anthropogene Eingriffe wie Beschneiden, Verbrennen und Umpflanzen wird *Phoenix canariensis* verändert und teilweise vernichtet. Ihr natürlicher Lebensraum ist durch Agrikultur, Grundwassersenkung und andere Einwirkungen stark bedroht.

Abstract

Phoenix canariensis forms a special community within the succulent scrub area, which is located on the valley bottoms and the steep slopes of the barrancos. In its original habitats *Phoenix canariensis* diverges in various characteristics at the trunks and leaves from the diagnosis of the species made by CHABAUD (1882) using cultivated palms. The root system was laid free in order to study and describe the radicant conditions. Locational ecological investigations produced the following results: Noticeably different temperature-, atmospheric humidity- and evaporation-conditions were not found or else they were caused by the palms. So the microclimate is of little importance for the spread of *Phoenix canariensis*. In the palm habitats, characteristic soil horizons were discovered, which are of great importance for the soil humidity. The investigations of the local edaphic properties revealed that the soil of the palm habitats differs significantly in texture and water content from surrounding areas without palms. Even the content of organic matter, nutrient and interchangeable cations differs although in some cases only slightly. The inspection of the soil humidity at the palm habitats showed influences of slope and bottom springs and subterranean water-carrying soil horizons. The evaluation of the edaphic conditions revealed the great importance of the soil humidity for the local spread of *Phoenix canariensis*. Human intrusions like trimming, burning or transplanting change or destroy *Phoenix canariensis*. Its natural biosphere is in danger of becoming extinct because of agriculture, falling water table and other influences.

Inhalt/Contents

Zusammenfassung/Abstract	23
1. Einleitung	27
1.1 Zielsetzung	27
1.2 Material und Methoden	27
2. Allgemeines zu <i>Phoenix canariensis</i>	28
2.1 Nomenklatur	28
2.2 Morphologie	28
2.2.1 Stamm	28
2.2.2 Blatt	29
2.2.3 Wurzel	32
2.2.4 Infloreszenzen	33
2.3 Hybridisierung von <i>Phoenix canariensis</i> mit anderen <i>Phoenix</i> -Arten	35
2.4 Verbreitung von <i>Phoenix canariensis</i>	35
2.5 Allgemeine Standortsgegebenheiten an den Wuchsarten von <i>Phoenix canariensis</i>	37
2.5.1 Klima	37
2.5.2 Geomorphologie	38
2.5.3 Geologie	39
2.5.4 Edaphische Verhältnisse	39
2.5.5 Hydrologie	40
3. Standortsökologische Untersuchungen an natürlichen Wuchsarten von <i>Phoenix canariensis</i>	41
3.1 Beschreibung der untersuchten Standorte	41
3.1.1 Barranco de Fataga	41
3.1.2 Barranco de las Palmas	42
3.1.3 Tierra del Trigo	42
3.1.4 Barranco de Masca	43
3.2 Temperatur und Luftfeuchtigkeit	44
3.3 Niederschläge	44
3.4 Evaporation	46
3.5 Bodenuntersuchungen	48
3.5.1 Bodenprofil	48
3.5.2 Typisierung der Böden	49
3.5.3 Wasserkapazität	50
3.5.4 Chemische Untersuchungen	50
3.5.5 Bodenfeuchtigkeit	51
3.6 Die Vegetation der untersuchten Palmenstandorte	52
3.7 Anthropogene Einwirkungen auf <i>Phoenix canariensis</i> und ihre Standorte	52
3.7.1 Handel mit Palmen	56
3.7.2 Beschneiden der Krone	57
3.7.3 Sonstige Nutzung von <i>Phoenix canariensis</i>	58
3.7.4 Auswirkungen der Landwirtschaft auf Palmenstandorte	58
3.7.5 Abbrennen von Palmen	58
3.7.6 Sonstige Zerstörung von Palmenstandorten	58
4. Diskussion der Ergebnisse	60
5. Literatur	63

1. Einleitung

1.1 Zielsetzung

Die Gattung *Phoenix* umfaßt 17 überwiegend paläotropische Arten, deren Verbreitungsgebiet sich von den Capverden und Kanaren im Westen bis nach Südostasien erstreckt. *Phoenix canariensis* gilt als Endemit der Kanarischen Inseln und ist morphologisch der nordafrikanischen *Phoenix dactylifera* am ähnlichsten.

Den Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bilden ökologische Untersuchungen an potentiell natürlichen Standorten von *Phoenix canariensis* im Süden Gran Canarias sowie im Nordwesten von Teneriffa. Zu Vergleichszwecken wurden ferner Flächen in unmittelbarer Nähe der Palmenvorkommen untersucht, die gleiche orographische, mikroklimatische und edaphische Bedingungen aufweisen, aber nicht von *Phoenix* bewachsen sind. Insgesamt sollte festgestellt werden, welche standortspezifischen Faktoren für das Aufkommen der Kanarenpalme ausschlaggebend sein könnten.

1.2 Material und Methoden

Die allgemeinen makroklimatischen Angaben stammen größtenteils aus Klimatabellen von meteorologischen Stationen, die beim Servicio Meteorológico in Las Palmas eingesehen werden konnten. Zur Bestimmung der mikroklimatischen Verhältnisse auf den Untersuchungsflächen wurden Evaporations-, Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen durchgeführt. Zur Feststellung der Evaporationswerte dienten Kurzzeitevaporimeter nach PICHE. Temperaturen und rel. Luftfeuchtigkeit wurden mit digita-

len Feldmeßgeräten der Firmen Testoterm bzw. WTW ermittelt, und der Tages- und Nachtgang von Lufttemperatur und -feuchtigkeit zeichnete ein Thermohygrograph auf.

Exposition und Inklination der Standorte wurden mit Hilfe von Kompaß und Neigungsmesser festgestellt und die Höhe der Standorte über NN wurde mit Höhenmesser und topographischer Karte (1:50 000) ermittelt. Die chemischen und physikalischen Analysen der an den Standorten entnommenen Bodenproben erfolgten unter Mithilfe der Granja Agricola Experimental in Las Palmas. Im Gelände wurden die pH-Werte des Bodens mit einem Meßgerät von WTW bestimmt. Das Bodenprofil im Barranco de las Palmas konnte mit Hilfe eines vom Servicio Agricola del Sur zur Verfügung gestellten Baggers abgestochen werden. Weitere Anregungen wurden STEUBING & FANGMEIER (1992) entnommen.

Mit den nachfolgend aufgeführten Personen und Institutionen wurde während der Arbeiten auf den Kanarischen Inseln Kontakt aufgenommen: Sr. J.A. ALVAREZ MARRERO (Direktor des Servicio Municipal de Parques y Jardines in Las Palmas); Servicio Agricola de la Caja Insular de Ahorros; Finca los Moriscos, Gando; Servicio Agricola del Sur, Juan Grande; Servicio de Meteorológico Nacional, Las Palmas; Jardín Botánico „Viera y Clavijo“ (Jardín Canario), Tafira Alta; Servicio Hidráulico, Las Palmas und Prof. Dr. W. WILDPRET DE LA TORRE, Direktor des Botanischen Institutes der Universität La Laguna. Alle erhaltenen Auskünfte, Hinweise und Unterstützungen waren bei der Durchführung der Arbeiten sehr hilfreich, und wir sind den genannten Personen und Einrichtungen, sowie der Feldbauschiftung, die eine finanzielle Unterstützung gewährte, zu großem Dank verpflichtet.

2. Allgemeines zu *Phoenix canariensis*

2.1 Nomenklatur

Die erste fundierte Artdiagnose von *Phoenix canariensis* (Arecaceae) geht auf CHABAUD (1882) zurück. Grundlage seiner Beschreibung waren kultivierte Exemplare aus dem „Jardin de la Marine“ in Saint-Mandrier (Südfrankreich), die aus Samengut gezogen wurden, das aus dem „Jardin Botanico“ in Orotava auf Tenerife stammte. Mit dieser Darstellung wurde eine Reihe z.T. sehr phantasievoller Namen ungültig, unter denen die Kanarenpalme bis dato bekannt war: *Phoenix tenuis*, *Phoenix canariensis macrocarpa*, *Phoenix canariensis erecta*, *Phoenix canariensis tenuis*, *Phoenix caryotas*, *Phoenix Vigieri* und *Phoenix dactylifera canariensis*. Keiner dieser „nomina nuda“ wurde in botanisch korrekter und somit gültiger Form publiziert, ebenso fehlten die entsprechenden Beschreibungen der Palme. In späteren Publikationen (NAUDIN 1885, ANDRÉ 1888, SCHENCK 1907, MAIRE 1957, MONTESINOS BARRERA 1979), in denen *Phoenix canariensis* Erwähnung fand, wurden die von CHABAUD gewonnenen Erkenntnisse immer wieder übernommen. Bei ihren Bemühungen, die unter so vielen Namen kultivierte Kanarenpalme taxonomisch einzuordnen, hatten sich alle Botaniker an Garstenobjekten orientiert. Erst CHRIST (1885) hat

Phoenix canariensis auf der Basis von Standortmaterial beschrieben. Er nannte sie *Phoenix Jubae*, was auf die Namensgebung *Phoenix dactylifera* var. *Jubae* von WEBB & BERTHELOT (1836–50) zurückging. Gemäß der Prioritätsregel gilt heute jedoch die Bezeichnung *Phoenix canariensis* hort. ex CHABAUD.

2.2 Morphologie

Da *Phoenix canariensis* bis in die jüngste Zeit immer wieder mit der sehr ähnlichen *Phoenix dactylifera* verwechselt wird, erscheint es angebracht, auf einige Details, die zur eindeutigen Identifizierung führen, hinzuweisen, ohne jedoch einer längst fälligen Revision der Gattung voreiligen zu wollen. Der Charakterisierung der vegetativen Merkmale liegen eigene Beobachtungen zugrunde, die – soweit möglich – mit den Angaben von CHABAUD (1882) und CHRIST (1885) über *Phoenix canariensis* und von MAIRE (1957) über *Phoenix dactylifera* verglichen wurden. Im generativen Bereich waren Untersuchungen nur beschränkt möglich.

2.2.1 Stamm

An naturnahen Standorten weist die Mehrzahl der adulten Palmen eine Höhe von 10–15 (–20) m auf (Abb. 1). Bei 8–12 m hohen Exemplaren misst der Stammdurchmesser in 1 m Höhe 95–110 cm, einschließlich der Blattbasen. Bei Individuen von 12–15 m Höhe wurde ein mitt-

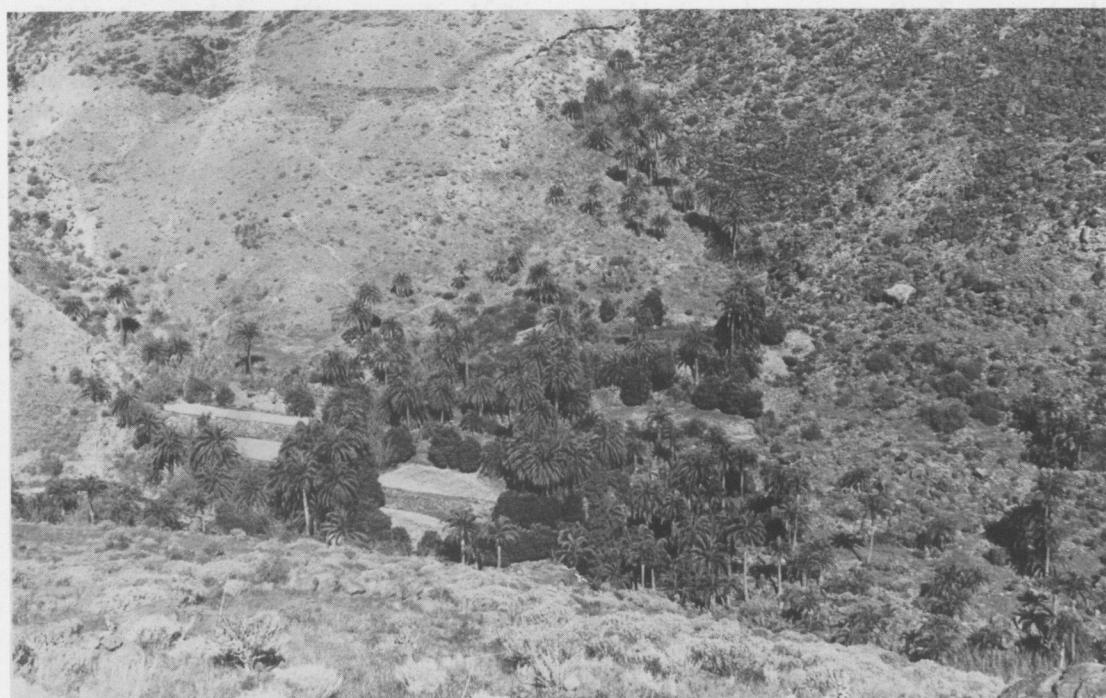


Abb. 1: Naturnaher Standort von *Phoenix canariensis* im Süden von Gran Canaria mit Palmen verschiedenen Alters.

lerer Stammdurchmesser von 110–120 cm festgestellt, wobei jedoch die Blattbasen nicht berücksichtigt werden konnten, weil diese in der Regel abgefallen oder abgebrannt waren. Für die oft weit vorstehenden Blattbasen müssen ca. 10–20 cm auf jeder Seite des Stammes hinzugezählt werden, so daß sich für *Phoenix canariensis* ein maximaler Stammdurchmesser von 140–150 cm ergibt. Das entspricht einem Umfang von 440–470 cm. CHABAUD gibt für 12–15 m hohe Individuen von *Phoenix canariensis* einen Stammdurchmesser von 130–140 cm an, einschließlich der Blattbasen. Das läßt den Schluß zu, daß *Phoenix canariensis* in ihrer natürlichen Umgebung einen größeren Stammumfang aufweist als unter Kulturbedingungen. Möglich ist auch, daß die Blattkronen der von CHABAUD beobachteten kultivierten Palmen – wie dies häufig geschieht – regelmäßig beschnitten wurden, wodurch ein schlankerer Stamm entsteht, der dem von *Phoenix dactylifera* sehr nahe kommt (s. 3.7.2).

Im Servicio Municipal de Parques y Jardines konnte über den Zusammenhang zwischen Stammhöhe und Alter von *Phoenix canariensis* folgendes in Erfahrung gebracht werden: Ein auffälliges Längenwachstum des Sprosses setzt im siebten oder achten Lebensjahr ein und beträgt 15 bis 20 cm jährlich. Nach etwa 50 Jahren wird der Zuwachs geringer. Geht man von einem durchschnittlichen Wachstum von 15 cm pro Jahr aus, hätte eine 15 m hohe Palme ein Alter von 100 Jahren. Diese Mitteilung stimmt auch mit den Angaben von Ortsansässigen überein, die das Alter derartiger Individuen auf 100–150 Jahre schätzten.

Abgefallene Blätter hinterlassen Blattnarben am Stamm. Form und Größe dieser Narben sind für *Phoenix canariensis* arttypisch. Der Blattstiel und der basale Abschnitt der Rhachis haben eine leicht gewölbte Oberseite und eine stark konvexe Unterseite. Die Ränder laufen spitz aus. So entsteht ein fast rhombischer Querschnitt, der in den Blattnarben am Stamm sichtbar wird (Abb. 2). Typisch ist auch die Breite der Narben, sie beträgt bei *Phoenix canariensis* 25–30 cm und bei *Phoenix dactylifera* 15–20 cm.

Gelegentlich ist an den Stammbasen Stockausschlag zu beobachten. Dazu vermerkt CHABAUD (1882), daß beim eigentlichen Typus von *Phoenix canariensis* – wenn nicht per Zufall – niemals Schößlinge am Stamm auftreten. Mit Palmen, die zufällig Schößlinge hervorbringen, könnte CHABAUD Hybriden zwischen *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera* (in Südfrankreich häufig anzutreffen) gemeint haben.

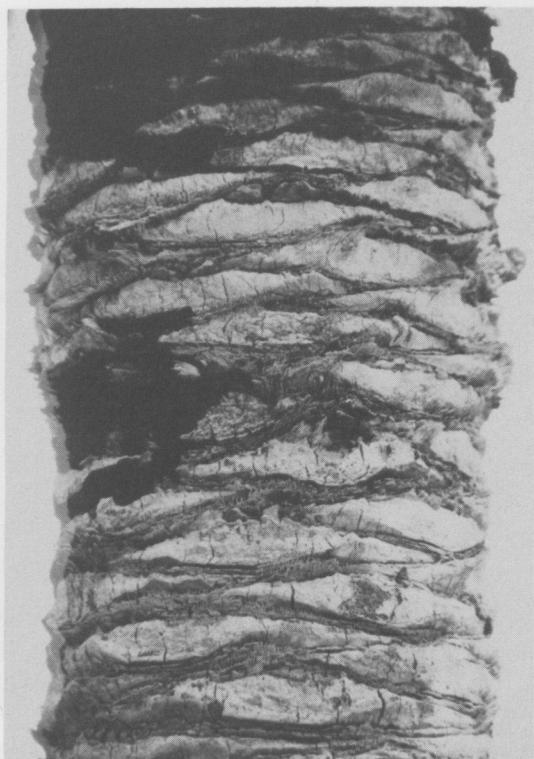


Abb. 2: Blattnarben an einem Stamm von *Phoenix canariensis*.

Bei *Phoenix dactylifera* ist Stockausschlag die Regel (MAIRE 1957 – Abb. 3).

Da die Aussage von CHABAUD (1882) recht unpräzise ist, aber im Hinblick auf die Unterscheidung von *Phoenix canariensis*, *Phoenix dactylifera* und eventuelle Zwischenformen große Bedeutung hat, wurde sie an unseren Standorten eingehend überprüft. So konnte festgestellt werden, daß bei *Phoenix canariensis* keine Seitentriebe auftreten. Die Stämme sind eindeutig solitär, der Jungwuchs befindet sich immer in deutlichem Abstand von den älteren Bäumen.

2.2.2 Blatt

Eine voll entwickelte Krone von *Phoenix canariensis* verfügt über mehr als 200 stark bogenförmig herabhängende Blätter (Abb. 4). Jedes einzelne ist mit vielen, dicht stehenden, zur Unterseite gefalteten Blattsegmenten (Abb. 5) ausgestattet und weist mit 5–6 m eine beachtliche Länge auf. Die Blätter von *Phoenix canariensis* sind imparipinnat gefiedert. Die weniger zahlreichen Blätter von *Phoenix dactylifera* sind bedeutend kürzer (3–4 m), verlaufen gerader und besitzen weniger Blattsegmente. Ferner sind die Blätter von *Phoenix canariensis* insgesamt breiter, gleiches gilt für die Blattsegmente. Daraus ergibt sich für *Phoenix canariensis* eine üppige, fast kugelförmige Blattkrone, während



Abb. 3: Standort von *Phoenix dactylifera* in Mauretanien mit deutlich erkennbarem Stockausschlag.

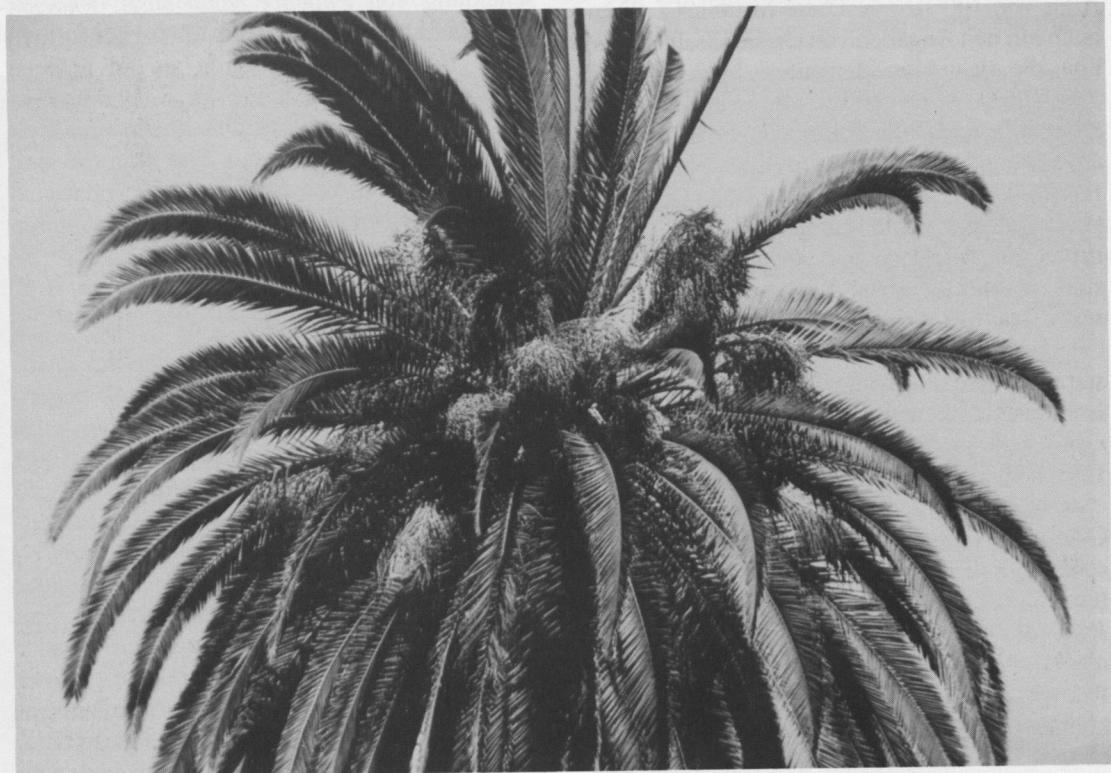


Abb. 4: Voll entwickelte Krone von *Phoenix canariensis* mit mehr als 200 stark bogenförmig herabhängenden Blättern.

die von *Phoenix dactylifera* vergleichsweise licht und insgesamt kleiner ist (Abb. 6).

Die Blattfarbe von *Phoenix canariensis* reicht von mittel- bis dunkelgrün, die von *Phoenix dactylifera* erscheint eher graugrün. Auffallend ist auch die glänzende Blattoberfläche von *Phoenix canariensis* und die vergleichsweise viel mattre, fast stumpf aussehende von *Phoenix dactylifera*.

Die Umwandlung der basalen Blattsegmente zu Stacheln und die bei pinnaten Palmen selten auftretenden induplikativen Segmente sind wesentliche Merkmale der Gattung *Phoenix* (SARKAR 1975). Nach MAIRE (1957) sind die Segmentstacheln bei *Phoenix dactylifera* gelblich, bei *Phoenix canariensis* grün. Eigene Beobachtungen ergaben, daß bei jungen Kanarenpalmen die Stacheln zunächst grün sind, sich aber im Laufe der Zeit gelb färben, genauso wie der basale Teil der Rhachis. Bei *Phoenix dactylifera* dagegen bleiben die Segmentstacheln und die Rhachis auch bei adulten Exemplaren grün. Nach CHABAUD (1882), MAIRE (1957) und SCHENCK (1907) werden für *Phoenix canariensis* eine Reihe von Blattmerkmalen aufgeführt, die sich nach unseren Untersuchungen als nicht arttypisch erweisen. Es sind dies: 1. Vertikalstellung der Blätter, 2. „tetrastische“ Anordnung der Blattsegmente, 3. Form der Rhachis und 4. die Blattscheide.

Die Vertikalstellung der Blätter interpretiert SCHENCK (1907) als eine Drehung des mächtigen, bandförmigen Blattstieles um 90°. Diese Position kommt jedoch durch eine Torsion der Rhachis zustande. Obwohl SCHENCK (1907) und MAIRE (1957) *Phoenix canariensis* von *Phoenix dactylifera* durch die Vertikalstellung ihrer Blätter abgrenzen, kommt sie dennoch bei beiden Arten vor. Allerdings ist die Drehung der Blattflächen bei den kürzeren und insgesamt geraderen Blättern von *Phoenix dactylifera* nicht so auffallend wie bei den langen gebogenen Blättern von *Phoenix canariensis*. MAIRE (1957) postuliert für *Phoenix canariensis* außerdem eine Tetrastichie der Blätter, womit die Anordnung der foliosen Blattsegmente in vier Ebenen gemeint ist, eine unzutreffende Beobachtung, die keiner weiteren Diskussion bedarf.

Die Rhachis weist im unteren Bereich der Blattspreite die gleiche Form auf wie der Blattstiel. Zur Spitze des Blattes hin werden die Ränder der Rhachis, an denen die Blattstacheln, bzw. foliose Blattsegmente inserieren, immer breiter und nähern sich einander. Dabei bleibt die Oberseite bis zur Spitze hin abgeflacht und die Unterseite der Rhachis mehr kielförmig, so daß sich ein fast dreieckiger Querschnitt ergibt. Bei



Abb. 5: Ausschnitt aus einem Einzelblatt von *Phoenix canariensis* mit vielen, dicht stehenden, zur Unterseite gefalteten Blattsegmenten.

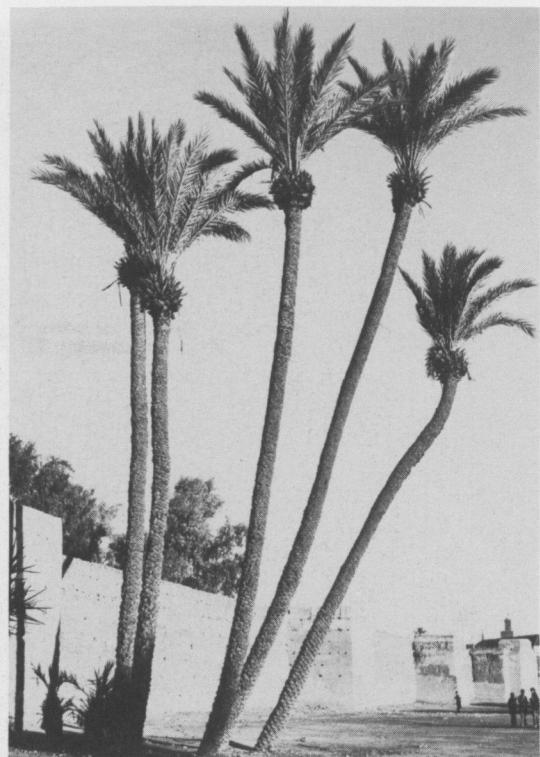


Abb. 6: *Phoenix dactylifera* vor den Stadttoren von Marrakesch.

Phoenix dactylifera sind Blattstiel und Rhachis insgesamt weniger kräftig ausgebildet, was sich schon an den kleineren Blattnarben am Stamm ablesen läßt. Aber auch hier zeigt die Rhachis die oben aufgezeigte morphologische Struktur. Bei jungen Individuen von *Phoenix canariensis* bildet die Blattscheide eine den Stamm umschließende Röhre, deren der Spreite gegenüberliegende Teil aus einem hellbraunen netzartigen Gewebe besteht. Dieses zerfällt später teilweise, so daß die Blattscheide den Stamm nur noch partiell umfaßt. Bei *Phoenix dactylifera* fand MAIRE (1957) eine zungenförmige Verlängerung der Blattröhre. Unsere Beobachtungen ergaben, daß dieses Anhängsel auch bei jungen Exemplaren von *Phoenix canariensis* vorkommt.

2.2.3 Wurzel

Über die Radikationsverhältnisse von *Phoenix canariensis* gibt es keine Literaturangaben. Um die Struktur und Ausdehnung des sproßbürtigen Wurzelwerkes erfassen zu können, wurde mit behördlicher Genehmigung an einem Palmenstandort im Barranco de las Palmas ein 400 cm tiefes und 450 cm breites Bodenprofil in Verlängerung eines Stammes abgestochen. Die Palme war etwa 8 m hoch und wies einschließlich der Blattbasen einen Stammdurchmesser von 90 cm auf.

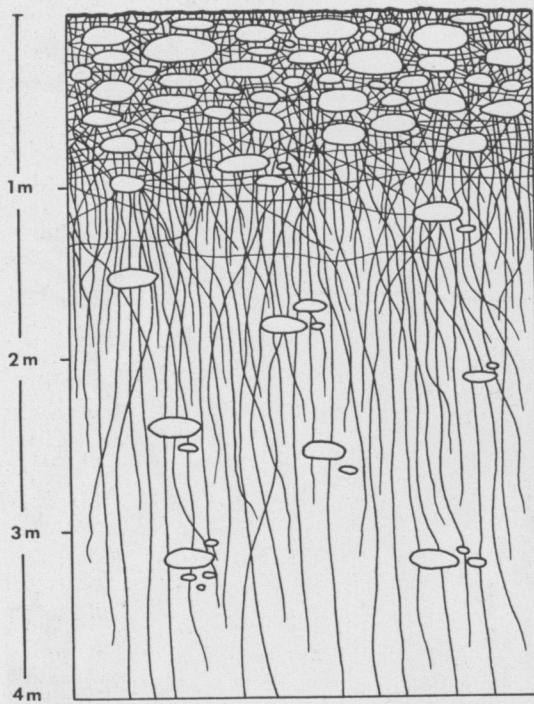


Abb. 7: Schematische Darstellung des Wurzelgeflechtes von *Phoenix canariensis* in unterschiedlichen Bodentiefen.

In Abb. 7 ist das freigelegte Wurzelsystem schematisch dargestellt. Es erweist sich insgesamt als kompakt und weitläufig. Die horizontale Entfaltung des Wurzelwerkes zeigt sich dabei genauso weitschweifig wie die Tiefenausdehnung. Im oberen Bodenhorizont bilden die Wurzeln bis in eine Tiefe von etwa 150 cm ein festes Netzwerk, das zahlreiche Felsblöcke und Steine umwächst. Auf Grund der starken Verflechtung des Wurzelhilzes konnte hier die Wuchsrichtung nicht immer eindeutig erkannt werden. Ab 150 cm erfolgt eine Auflockerung und die einzelnen Wurzeln wachsen nun bevorzugt – aber nicht ausschließlich – senkrecht, sind alle etwa gleich stark (1 cm) und kaum verzweigt. In 4 m Tiefe sind immer noch reichlich Wurzeln vorhanden, die aus technischen Gründen nur teilweise weiter (bis zu einer Länge von 9 m) verfolgt werden konnten, wobei das Ende des Systems noch nicht erreicht war (Abb. 8).

Im basalen Bereich des Stammes adulter Palmen finden sich unzählige kurze sproßbürtige Wurzeln (Abb. 9). Bei einigen Exemplaren wurden solche Wurzeln bis zu einer Stammhöhe von 280 cm beobachtet. Gelangen diese Wurzeln (z.B. durch Verpflanzen) in ein feuchtes Milieu, wachsen sie aus. Durch diese Fähigkeit läßt sich *Phoenix canariensis* – das gleiche gilt für *Phoenix dactylifera* – relativ leicht umpflanzen (s. 3.7.1).

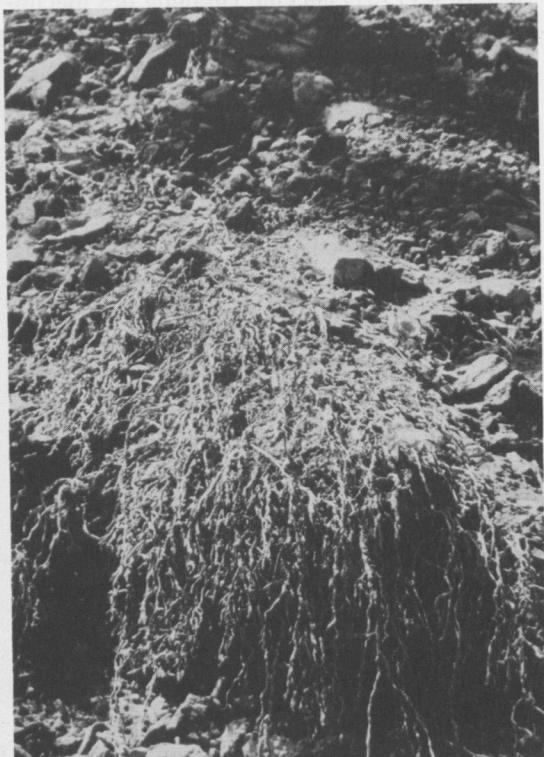


Abb. 8: Ausschnitt aus einem freigelegten Wurzelwerk von *Phoenix canariensis* (Erläuterung im Text).

Gepflanzte Exemplare von *Phoenix canariensis* zeigen häufiger Luftwurzeln, die in einem Abstand vom Stamm aus der Erde hervorbrechen und oberirdisch plagiotrop weiterwachsen. Diese sind dicker als die unterirdischen Wurzeln und haben eine weiße Färbung. Ihre schwammige Konsistenz steht im Zusammenhang mit der Ausbildung von Pneumatoden, die bei der Gattung *Phoenix* bisweilen vorkommen, eine Erscheinung, die aus ungeklärten Gründen auf Kulturbedingungen zurückzuführen ist (TOMLINSON 1961). An den natürlichen Standorten von *Phoenix canariensis* wurden derartige Luftwurzeln nicht registriert.

2.2.4 Infloreszenzen

Phoenix canariensis ist diözisch. Die stammaten und karpellaten Infloreszenzen unterscheiden sich zunächst durch die Länge ihrer Stiele. CHABAUD (1882) gibt 50–70 cm für den stammaten und 160–200 cm für den karpellaten Blütenstandsstiela. Letzterer ist zusammengedrückt und mit 50–100 unbehaarten, biegsamen, rötlich-gelben Zweigen von 30–40 cm Länge versehen, die sich über 2/3 des Organs erstrecken (Abb. 10).

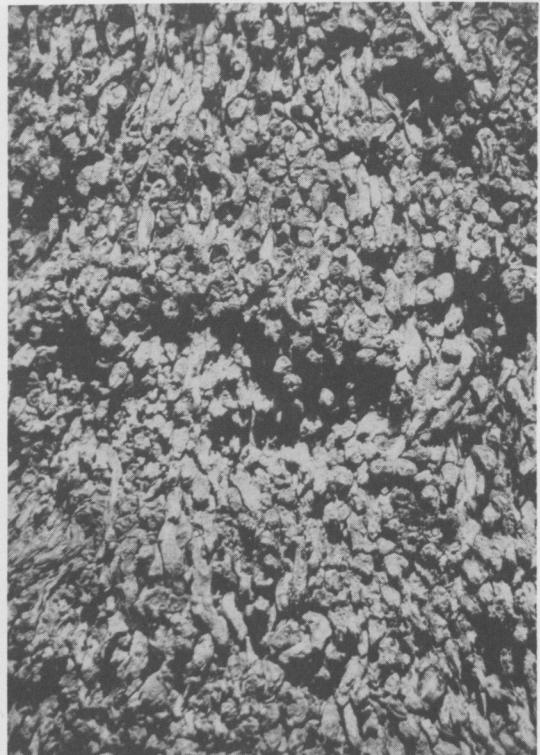


Abb. 9: Im basalen Bereich des Stammes adulter Exemplare von *Phoenix canariensis* finden sich unzählige kurze sproßbürtige Wurzeln.



Abb. 10: Fruchtstände von *Phoenix canariensis*.



Abb. 11: Staminate Infloreszenz von *Phoenix canariensis*.

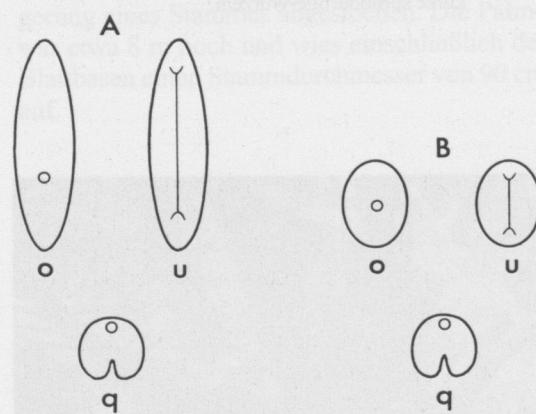


Abb. 12: Samen von *Phoenix dactylifera* (A) und *Phoenix canariensis* (B) mit Lage der Embryonen (o = obere konvexe Seite, u = untere konkave Seite, q = Queransicht – nach CORNER 1966, verändert).

Die stamine Infloreszenzachse ist unbehaart, glatt, abgeplattet, längs gerillt und teilt sich an ihrer Spitze in eine sehr große Anzahl unbehaarter biegsamer Zweige, die einen ovalen Kopf von etwa 40 x 35 cm bilden (Abb. 11).

Nach CHABAUD (1882) entwickelt sich die Spatha bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise. Sie ist zunächst grün und von rötlichen Schuppen übersät, später gelbbraun, 60–70 cm lang, 15–20 cm breit, konkav, an den Rändern breit geflügelt und mit unregelmäßiger Dehis-

zenz. Durch ihre derb-lederige Konsistenz bleibt die Spatha sehr lange intakt. Ferner konnte festgestellt werden, daß sie sich in den meisten Fällen an der ventralen Seite öffnet. In Einzelfällen erfolgt die Öffnung sowohl dorsal als auch ventral.

Die Früchte von *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera* unterscheiden sich durch die Form und Abmessungen der Samen, durch die Lage der Embryonen und durch die Beschaffenheit des Perikarps. Die Frucht von *Phoenix canariensis* ist in unreifem Zustand gelbgrün, während der Reifung färbt sie sich zunächst gelb, dann rötlichbraun. Das faserige Fruchtfleisch schmeckt bitter und ist für Menschen ungenießbar, von Ziegen und Vögeln wird es dagegen, wie beobachtet werden konnte, gern gefressen. Das Perikarp der Dattelpalme ist bekannterweise fleischig, zuckerhaltig und wohlgeschmeckend.

Der fast rundliche Samen von *Phoenix canariensis* misst 15 x 10 mm. Der Embryo liegt genau unterhalb der Mitte der oberen konvexen Seite. Der spindelförmige Samen von *Phoenix dactylifera* hingegen ist polymorph, seine Abmessungen betragen 30 x 10–12 mm. Der Embryo befindet sich ebenfalls unterhalb der konvexen Seite, jedoch nicht exakt in der Mitte des Samens (Abb. 12).

In der folgenden Tabelle sind die wichtigsten morphologischen Merkmale zusammengefaßt,

Tab. 1: Wichtige Unterscheidungsmerkmale von *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera*

Merkmale	<i>Ph. canariensis</i>	<i>Ph. dactylifera</i>
mittlere Stammhöhe	12–15 m	20–30 m
mittlerer Stammdurchmesser	120 cm	40 cm
Stockausschlag	kommt nicht vor	kommt vor
Anzahl der Blätter	über 200	weniger
Blattlänge	5–6 m	3–4 m
Verlauf der Blätter	stark gebogen	gerade
Breite der Blattbasen	25–30 cm	15–20 cm
Blattsegmente pro Blatt	150–200	weniger
Blattfarbe	grün, glänzend	graugrün, matt
Farbe der Segmentstacheln	grün bei jungen, gelb bei älteren	grün
Blattstiel	sehr kurz	länger
Samen	rundlich	länglich
Lage des Embryos	15 x 10 mm in der Mitte	30 x 10–12 mm nahe der Mitte

die *Phoenix canariensis* von *Phoenix dactylifera* unterscheiden. Die Angaben beruhen auf eigenen Beobachtungen und denen von CHABAUD (1882), CHRIST (1885), SCHENCK (1907) und MAIRE (1957).

2.3 Hybridisierung von *Phoenix canariensis* mit anderen *Phoenix*-Arten

Aus den Aufzeichnungen botanischer Gärten geht hervor, daß *Phoenix*-Arten untereinander gerne hybridisieren. Von *Phoenix canariensis* sind u.a. gezüchtete Hybridformen mit *Phoenix dactylifera*, *Phoenix reclinata* und *Phoenix roebelenii* bekannt. Die Hybridogenie der Gattung wird darauf zurückgeführt, daß die Chromosomen aller untersuchten Arten eine auffallend ähnliche Form und Größe aufweisen, außerdem ist die Chromosomenzahl bei allen Arten konstant ($n = 18$ – CORNER 1966, UHL 1987). Es wird vermutet, daß es auf den Kanarischen Inseln zu spontanen Hybridisierungen zwischen *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera* kommt, wobei mehrere schwer durchschaubare Zwischenformen (MONTESINOS BARRERA 1979, KUNKEL 1993) hervorgebracht werden.

Ein morphologischer Vergleich von Exemplaren im Süden von Gran Canaria ergab, daß hier neben eindeutig zu identifizierenden Individuen von *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera* eine kleine Anzahl von Palmen wächst, die weder der einen noch der anderen Art zugeordnet werden kann. Diese weisen – abgesehen von

ihrer Fähigkeit zur Bildung von Stockausschlag im vegetativen Bereich alle Merkmale von *Phoenix canariensis* auf. Im generativen Bereich konnten nur abgefallene Früchte untersucht werden. Auch sie zeigten die für *Phoenix canariensis* typische Beschaffenheit des Fruchtfleisches, sowie Form und Abmessungen des Samens.

Es ist also anzunehmen, daß es sich bei den hier beobachteten Exemplaren um Hybriden zwischen *Phoenix canariensis* und *Phoenix dactylifera* handelt. Auch die Tatsache, daß diese Zwischenform nur selten (z.B. bei La Rambla auf Teneriffa oder in der Nähe von Maspalomas auf Gran Canaria, wo beide Arten nebeneinander vorkommen) angetroffen wurde, deutet darauf hin. Andere Zwischenformen konnten nicht festgestellt werden.

2.4 Verbreitung von *Phoenix canariensis*

Die Verbreitungsgebiete der *Phoenix*-Arten *canariensis* (Kanaren), *atlantidis* (Capverden), *dactylifera* (Nordafrika), *theophrastii* (Kreta und Türkei) und *sylvestris* (Indien) ergeben einen auffälligen chorologischen Zusammenhang: Die fünf nah verwandten Arten erstrecken sich von den Kanaren über die Trockenzonen Nordafrikas und Arabiens bis hin nach Vorderindien. Die auf allen Kanareninseln vertretene *Phoenix canariensis* ist somit als saharo-sindisches Florenelement zu betrachten (MEUSEL 1965). Ortsnamen deuten darauf hin, daß die Kanarenpalme früher auf Gran Canaria und

Teneriffa weit häufiger anzutreffen war: El Palmito, El Palmar, Caldera del Palmito, Barranco des las Palmitas, Barranco la Palma, El Palmatal, Las Palmas usw., Orte an denen man heute kaum noch oder keine wildwachsenden Palmen mehr antrifft.

Durch die demographische Entwicklung – 1960 betrug die Bevölkerungsdichte auf Gran Canaria 260 Einw./km², 1988 lebten dort 475 Einw./km² und auf Teneriffa immerhin noch 294 Einw./km² (RODRIGUEZ 1990) – und den Anstieg des Massentourismus sind die Gebiete unberührter Landschaft stark geschrumpft. Der Verlust an natürlichen Vegetationsflächen ist im Norden der Inseln besonders auffallend. In diesen landwirtschaftlich wertvollen Teilen haben Siedlungen und Pflanzungen verschiedenster Art die Areale von *Phoenix canariensis* fast vollständig eingenommen.

Die bevorzugten Standorte von *Phoenix canariensis* sind die Talsohlen und Steilwände der Barrancos in Höhenlagen zwischen 200 und 600 m. Das Verbreitungsgebiet ist nach oben hin nicht scharf abgegrenzt. An einigen Stellen findet man *Phoenix canariensis* sogar in der montanen Zone (z.B. am Rande der Caldera de Tejeda in einer Höhe von 1.150 m oder bei Vilaflor in 1.500 m ü. d. M.). Zur Küste hin verläuft die Grenze des von *Phoenix canariensis* besiedelten Areals dagegen abrupter. Abgesehen vom Vorkommen in den meer nahen Dünengebieten bei Maspalomas, das auf Grund seiner Lage und der Vergesellschaftung mit *Phoenix dactylifera* als Sonderstandort (anthropogen?) zu betrachten ist, finden sich unterhalb von 100 m ü. d. M. kaum spon-

tan wachsende Palmen. Über die Ansammlung von Kanarenpalmen in abgelegenen und ansonsten palmenlosen Gebieten ist zu vermerken, daß *Phoenix canariensis* zu den sarkochoren Arten zählt, deren Samen von Vögeln verbreitet werden.

Palmenvorkommen in den spärlich besiedelten Barrancos im Süden Gran Canarias sind zweifellos spontan. Sie können deshalb uneingeschränkt als wildwachsend bezeichnet werden, auch wenn sie als Folge anthropogener Beeinflussung wenig ursprünglich wirken. Im übrigen weisen heute fast alle Palmenbestände menschliche Spuren auf (s. hierzu Kap. 3.7).

Größere Bestände von *Phoenix canariensis* (mehr als 200 Individuen) gibt es auf Gran Canaria heute nur noch an ganz wenigen Stellen im Süden der Insel. Die hier vorliegenden Standortuntersuchungen wurden auf den in Abb. 13 markierten Fundorten 1 und 2 durchgeführt. Darüber hinaus fanden sich in den vielen schwer zugänglichen Seitenbarrancos im Süden und Südosten eine größere Anzahl kleinerer Palmengruppen mit 20–30 Bäumen.

Auffallend ist die spärliche Verbreitung von *Phoenix canariensis* im Westen der Insel, die hier schroff gegen das Meer abfällt. Einige wenige Exemplare wurden lediglich in den Barrancos de la Guyaedra und del Risco angetroffen. Im Südwesten Gran Canarias erstrecken sich mehrere langgedehnte, landwirtschaftlich genutzte Barrancos. Zwischen den Kulturen finden sich einige kleinere Palmenbestände, die jedoch auf Grund des intensiven Landbaus in hohem Maße verändert sind. In den palmenreichen Barrancos de Veneguera, de Tasarte und de

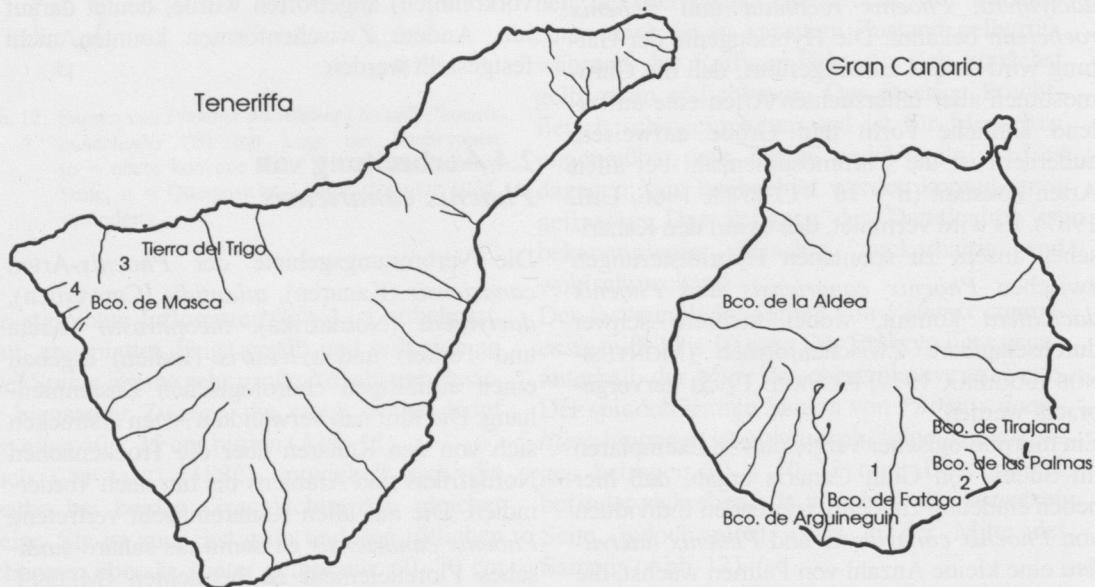


Abb. 13: Lage der untersuchten Standorte von *Phoenix canariensis*.

Tasartico, konnte festgestellt werden, daß die meisten Individuen hier vor längerer Zeit angepflanzt wurden.

Der Osten der Insel ist – wie der Norden – stark zersiedelt. Die Barrancos sind hier sehr flach und trocken. In ihnen wächst eine xerophytische Strauchformation, durchsetzt von Fremdelementen, wie *Opuntia ficus-indica*, *Opuntia dillenii* und *Agave americana*. Natürlich wachsende *Phoenix canariensis* findet man nur selten. In Küstennähe kommt sie dagegen häufig angepflanzt vor. Auf der Nordseite findet *Phoenix canariensis* heute kaum noch Lebensraum. Damit bleiben die Barrancos im Süden die letzten Refugien natürlicher Vorkommen dieser Art auf Gran Canaria.

Auf Teneriffa tritt *Phoenix canariensis* sporadisch immer wieder in Erscheinung. Bemerkenswerte Palmenstandorte bleiben jedoch auf den Norden und Nordwesten konzentriert, weisen aber auch hier stets deutliche Spuren menschlicher Beeinflussung auf. Untersucht wurden die Standorte 3 und 4 (Abb. 13).

2.5 Allgemeine Standortgegebenheiten an den Wuchsorten von *Phoenix canariensis*

Um ein möglichst geschlossenes Bild der ökologischen Bedingungen an den natürlichen Wuchsorten von *Phoenix canariensis* zu erlangen, ist es erforderlich, die allgemeinen orographischen, geomorphologischen, edaphischen, makroklimatischen und hydrologischen Faktoren zu kennen und zu analysieren. Der Schwerpunkt der Betrachtung liegt auf den Verhältnissen im Süden Gran Canarias und im Nordwesten von Teneriffa unter besonderer Berücksichtigung jener Barrancos, in denen die Standortuntersuchungen durchgeführt wurden.

2.5.1 Klima

Wegen der Vertikalausdehnung beider Inseln kommt es jeweils zu einer scharfen Klimascheide zwischen der feuchteren Luvseite im Norden

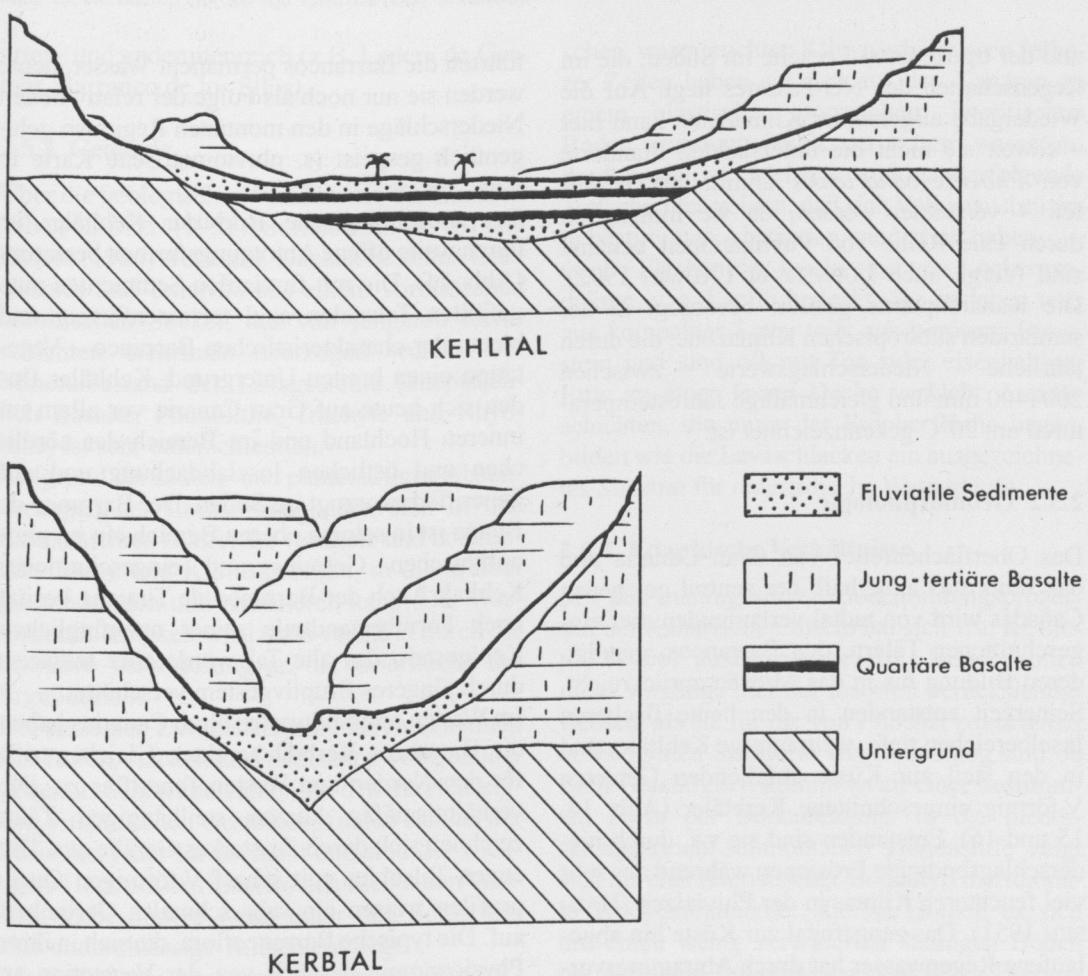


Abb. 14: Häufige Talformen auf Gran Canaria und Teneriffa (nach KLUG 1968, verändert).



Abb. 15: Kerbtal im Süden von Gran Canaria (Bco. de Chamoriscán).

und der trockeneren Leeseite im Süden, die im Regenschatten des NO-Passates liegt. Auf die Wiedergabe allgemeiner Klimadaten kann hier – soweit sie nicht die untersuchten Standorte von *Phoenix canariensis* unmittelbar betreffen – verzichtet werden, da sie hinlänglich durch eine Reihe von Publikationen bekannt sind (vergl. auch LÜPNITZ & LADWIG 1992). Die Kanarenpalme gedeiht bevorzugt in der semiariden subtropischen Klimazone, die durch jährliche Niederschlagswerte zwischen 200–400 mm und gleichmäßige Jahrestemperaturen um 20°C gekennzeichnet ist.

2.5.2 Geomorphologie

Das Oberflächenrelief von Gran Canaria und das Teneriffas außerhalb der zentral gelegenen Cañadas wird von radial verlaufenden, tief eingeschnittenen Tälern, den Barrancos, geprägt, deren Bildung bis in das Miozän zurückreicht. Seinerzeit entstanden in den heute flacheren Inselbereichen tiefe, weiträumige Kehltäler und in den steil zur Küste abfallenden Gebieten V-förmig eingeschnittene Kerbtäler (Abb. 14, 15 und 16). Entstanden sind sie v.a. durch niederschlagsbedingte Erosionen während des sehr viel feuchteren Klimas in der Pluvialzeit (HAUSEN 1951). Das zentrifugal zur Küste hin ablaufene Regenwasser hat durch Abtragungsvorgänge jene tiefe Zertalung verursacht. Damals

führten die Barrancos permanent Wasser, heute werden sie nur noch als Folge der relativ hohen Niederschläge in den montanen Regionen gelegentlich gespeist (s. pluviometrische Karte in Abb. 23).

Das morphologische Bild der Kehltäler ist durch weite offene Abtragungsformen bestimmt (Abb. 14). Die mit fluviatilen Sedimenten ausgefüllten Talsohlen sind terrassenförmig und bieten der charakteristischen Barranco – Vegetation einen breiten Untergrund. Kehltäler finden sich heute auf Gran Canaria vor allem im inneren Hochland und im Bereich der nördlichen und östlichen Inselabdachung und auf Teneriffa bevorzugt im Süden. Der Barranco de Fataga ist in seinem oberen Bereich ein im phönolitischen Gesteinsgrund eingeschnittenes Kehltal. Auch der Barranco de Tirajana besitzt noch Formbestandteile seiner ursprünglichen Kehlgestalt, das alte Tal wurde aber teilweise durch jüngeres Eruptivgestein verschüttet.

Im Westen und Südwesten Gran Canarias haben die Barrancos Kerbtalcharakter. Gleichtes trifft für den Norden und Westen Teneriffas zu. Die verhältnismäßig kurzen steilhängigen Täler zeichnen sich durch ihr starkes Gefälle aus. Die engen Talsohlen mit scharf V-förmigen Querprofilen weisen ein sehr schmales Gerinnbett auf. Die typische Barrancoflora, die sich in ihrer Physiognomie deutlich von der Vegetation an den Talhängen der Kehltäler unterscheidet, ist



Abb. 16: Kerbtal im Norden von Teneriffa (Bco. la Goleta).

arten- und endemitenreich (z.B. Ladera de Guimar, Barranco de los Silos).

2.5.3 Geologie

Über die geologischen Verhältnisse der Kanaren geben HAUSEN (1951), SCHMINCKE (1976) und ROTHE (1986) Auskunft. Danach bestehen Gran Canaria und Teneriffa aus einem vormiozänen basaltischen Sockel, der von jüngeren Lavaschichten mehrmals überzogen wurde. Der Mineralbestand der Lavagesteine (hauptsächlich Basalte, Phonolithe, Trachyte und Rhyolith) ist sehr unterschiedlich.

Aufgrund der säulen- und plattenartigen Absonderungen der Lavaströme haben sich in den Lavaschichten zahlreiche vertikale und horizontale Gänge und Klüfte gebildet, in die Wasser gut eindringen und zirkulieren kann. Die Wasserdurchlässigkeit wird noch verstärkt durch die intensive Verwitterung an der Oberfläche der Ergußdecken.

Die einzelnen Lavadecken sind durch Schichten aus Tuffen, Aschen und Schlacken voneinander getrennt. Schlacken zählen zu den durchlässigsten vulkanischen Gesteinen, finden sich an der Basis fast jeder Lavaschicht und sind der wichtigste Horizont des unterirdisch fließenden Wassers, insbesondere wenn unter den Schlacken eine undurchlässige Tuffschicht liegt.

Als Tuffe bezeichnet man Verfestigungsprodukte pyroklastischer Aschen. Unter den tropi-

schen, warmfeuchten Klimaverhältnissen früherer Zeiten haben sie sich auf den Kanaren zu einem plastischen, tonreichen, lateritischen Boden weiterentwickelt, der extrem wasserundurchlässig ist. Mehrere aufeinanderfolgende Tuffschichten zeigen, daß sich Vulkanausbrüche in bestimmten Abständen wiederholt haben.

Große Flächen der Inseln sind von Lockerprodukten, v. a. Lapilli bedeckt. Sie bestehen teils aus kompakter Lava, teils aus porösem Bimsstein und sind oft mit Ton oder eisenhaltiger Erde zu einer festen Decke verklebt. Lapillischichten, die unter der Erdoberfläche liegen, bilden wie die Lavaschlacken ein ausgezeichnetes Substrat für unterirdische Wasserläufe.

2.5.4 Edaphische Verhältnisse

Mit den mannigfaltigen Bodenbildungsprozessen der Kanarischen Inseln hat sich v. a. KUBIE-NA (1956) auseinandergesetzt. Jedoch sollen diese Vorgänge hier nur insoweit berücksichtigt werden, als sie für die von *Phoenix canariensis* bewachsenen Standorte von Bedeutung sind. Je nach Feuchtigkeit kommt es zu einer bestimmten Form der Bodenbildung. In der niederschlagsarmen submontanen Höhenstufe zeigt sich als charakteristischer Bodentyp meridionale Trockenbraunerde. Hierbei handelt es sich um einen wenig verwitterten steinigen Boden mit geringem Erdgehalt und spärlicher Humusbildung. Der biologische Wert der Trocken-

braunerde ist geringer als bei anderen Braunerdevarietäten. Die Umwandlung zu einem Trockenboden schreitet auch heute noch weiter fort. Der Humusgehalt nimmt ab und die Verstaubung zu. Vor allem tritt eine Erscheinung auf, die für Trockenregionen auch in Basaltgebieten typisch sein kann, die Bildung von Kalkkrusten auf bloßliegendem Gestein sowie dichte, vegetationslose Bodenoberflächen.

Häufig können auf den Kanarischen Inseln in meridionalen Braunerden Braunlehmelemente festgestellt werden, was darauf hindeutet, daß an diesen Stellen früher Braunlehme, also ausgesprochene Feuchtböden tropischer bis subtropischer Prägung vorhanden gewesen sein mußten. In den Barrancos finden sich unter den meridionalen Braunerden oft Braunlehmschichten. Diese Überlagerungen kommen durch starkes Bodenkriechen auf den steilen Barrancohängen zustande.

In der collinen Stufe findet sich eine außerordentlich progressive, kalkhaltige, xeromorphe Variante der meridionalen Trockenbraunerde: die Kalkbraunerde. Ihr mitunter erheblicher Kalkgehalt stammt aus der Verwitterung der Basalte. Sie entsteht durch allmähliche Anreicherung infolge starker Verdunstung und geringer Auswaschung. Zur Küste hin geht die Kalkbraunerde in einen karbonat- und salzhaltigen Rohboden über.

Ab ca. 500 m über NN schließt die meridionale Trockenbraunerde an Plastosole an, die stark gehäuft in Form junger Braunlehmsedimente in breiten Talbildungen vorkommen. Mit den Andosolen der montanen Stufe zählen die tonreichen Plastosole zu den fruchtbarsten Böden auf den Kanaren.

2.5.5 Hydrologie

In den semiariden Gebieten spielt das Grundwasser für gewisse Arten eine überragende Rolle. Besondere Bedeutung für die Grundwasserregulierung erhält daher die in den Boden eindringende Niederschlagsmenge. Die Infiltrationsrate des Wassers hängt von der Art des Bodens und des geologischen Materials ab. An den Nordhängen der Inseln sind die Böden gut entwickelt, hier beträgt die Infiltrationsrate etwa 25%, im Süden, mit meist unbedeutenden Bodenprofilen, nur 5% (FERNANDOPULLE 1976).

Das in den Boden einsickernde Niederschlagswasser sammelt sich auf einer weitgehend undurchlässigen Gesteinsschicht, die in der Regel aus lehmigen Tuffen besteht (s.o.). Von hier aus gelangt das Wasser zentrifugal zum Meer. Dieser Prozeß läuft so langsam ab, daß während des ganzen Jahres, auch in der niederschlagsarmen Zeit, eine Wassermigration statt-

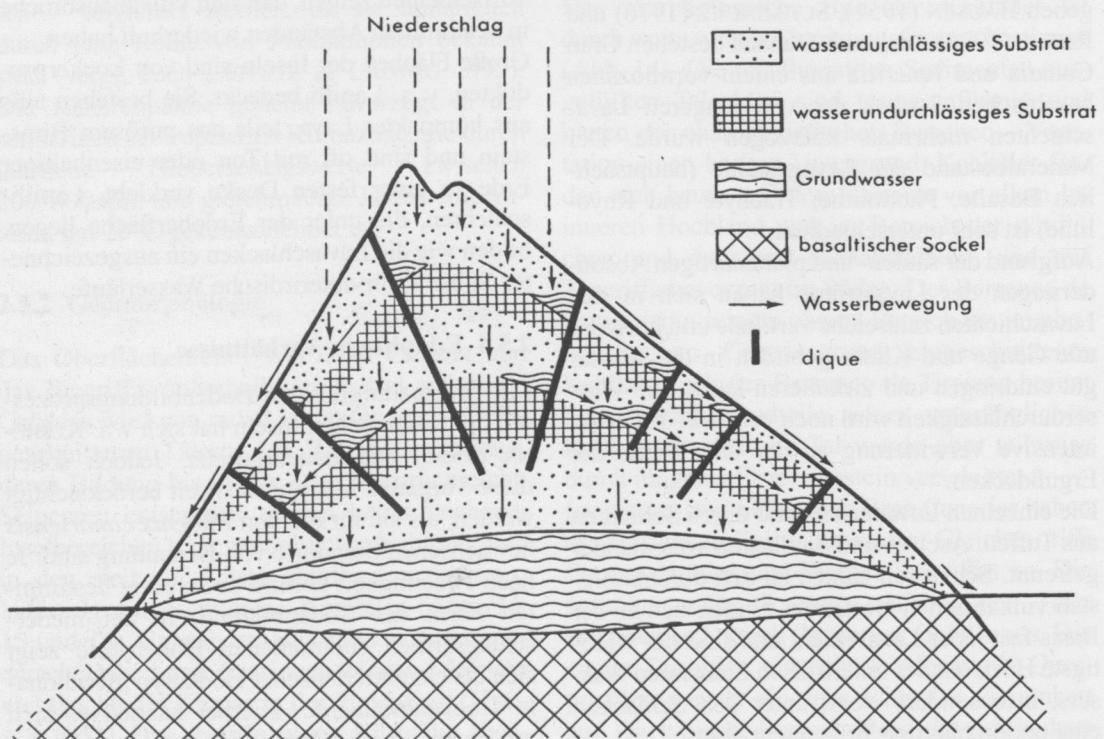


Abb. 17: Schematische Darstellung zur Bildung unterirdischer Wasserschichten und -reservoirs auf Gran Canaria und Teneriffa (nach HAUSEN 1951, verändert).

findet. Da die Tuffschichten nicht völlig wasserundurchlässig sind, entstehen aufgrund des oben beschriebenen stratigraphischen Aufbaus des Bodens mehrere sich überlagernde Grundwasserschichten, die der Inklination des Hanges folgend unterirdisch abfließen (Abb. 17). Die Gesteinsformationen verlaufen meist unregelmäßig, so daß Tuffschichten bis an die Erdoberfläche herantreten können. An diesen Stellen tritt das Grundwasser aus dem Boden aus und bildet eine Quelle. In jenen Barrancos, die tiefe Einschnitte in die Bodenschichten verursachen, enden undurchlässige Gesteinsschichten zuweilen abrupt an den Steilhängen. Die Folge sind

Hangquellen an den Wänden der Schluchten. Vor allem in höheren Lagen, in denen die Barrancos sehr tief sind, finden sich oft mehrere solcher Quellen übereinander.

Ein besonderes Phänomen der Kanarischen Inseln sind unterirdische Wasserreservoirs. Diese entstehen durch vertikal verlaufende vulkanischen Spaltenfüllungen („diques“), die, sofern sie aus Trachyt oder Phonolith bestehen, für Wasser undurchlässige Mauern bilden, damit einen ungehinderten Abfluß des Bodenwassers zum Meer verhindern und so zu Wasserspeichern werden.

3. Standortsökologische Untersuchungen an natürlichen Wuchsorten von *Phoenix canariensis*

3.1 Beschreibung der untersuchten Standorte

3.1.1 Barranco de Fataga

Das in nord-südlicher Richtung verlaufende Fataga-Tal ist 20 km lang und bildet damit einen der größten Barrancos auf Gran Canaria. Er erstreckt sich von 1.500 m Höhe im Zentralmassiv bis hin zu den Dünen von Maspalomas. Zwei Kilometer südlich der Siedlung Artedara befindet sich ein großer autochthoner Palmenhain (Standort 1a – Abb. 18). Die ca. 200 Palmen wachsen hier in einer Höhe von 270 bis 320 m über NN auf der Talsohle und am SO-exponierten Steilhang des Barrancos. Die Bestände auf der Talsohle sind anthropogen stark verändert. In ihrer unmittelbaren Nähe befinden sich verschiedene Agrarkulturen. Am Steilhang sind die Palmen dahingegen weitgehend unbeeinflußt und ursprünglich. Hier wurden die Messungen durchgeführt und die Bodenproben entnommen. Dieser Wuchsorstand hat einen Neigungswinkel von etwa 40°. Die Palmen siedeln jedoch fast alle auf planen, terrassenförmigen Abstufungen mit Neigungen von höchstens 10°. Ähnliches konnte auch an anderen Habitaten beobachtet werden. Jungwuchs ist reichlich vorhanden: Auf 10 adulte Palmen kommen 2–3 Individuen, deren Alter höchstens 5–10 Jahre beträgt.

Als Vergleichsstandorte (1b und 1c) wurden palmenlose Areale in einem Abstand von 50 m

in südlicher bzw. nördlicher Richtung vom Palmenhain ausgewählt. Die dortigen Bedingungen waren im Hinblick auf Höhe, Exposition, Neigung und Untergrund denen der Palmenhabitate gleich.



Abb. 18: Naturnaher Standort von *Phoenix canariensis* im Bco. de Fataga auf Gran Canaria (Standort 1).

3.1.2 Barranco de las Palmas

Der Barranco de las Palmas ist eine kleine, 3,5 km lange Schlucht, die sich 4 km westlich parallel zum Barranco de Tirajana von NW nach SO erstreckt. Namengebend für den Barranco ist ein sehr urwüchsiger, aus mehr als 200 Palmen bestehender Hain (Standort 2a – Abb. 19), der über eine 2 km lange Piste von der Siedlung Aldea Blanca aus erreicht werden kann. Die Entfernung des Bestandes zum Meer beträgt 5 km. Die hier wachsenden Palmen sind ursprünglich und z.Zt. unserer Untersuchungen vom Menschen weitgehend unberührt. Sie wachsen in einer Höhe zwischen 180 und 280 m über NN in einem trockenen Flussbett, das in einen NO-exponierten Steilhang mit einer Inklination von 35° übergeht. Die adulten Palmen sind hier 10–15 m hoch und von reichlich Jungwuchs umgeben.

Im Palmenhain selbst wird keine Agrikultur betrieben. 1 km südlich werden jedoch zwischen dem Barranco de las Palmas und dem Barranco de Tirajana Tomaten in riesigen Monokulturen angebaut. Sie beeinflussen die Standortbedingungen von *Phoenix canariensis* dadurch, daß 500 m nördlich des Palmenhabitats Grundwasser aus einem Brunnenschacht zur Irrigation dieser Kulturen entnommen wird. Das palmenlose Vergleichsareal (2b) befindet sich 70 m südlich des Palmenwuchsortes auf gleicher Höhe, Exposition und Inklination und besitzt einen identischen Untergrund.

3.1.3 Tierra del Trigo

Die Montaña de Talavera oberhalb der Ortschaft Los Silos im Nordwesten von Teneriffa wird in nord-südlicher Richtung vom Barranco de Sibora durchzogen. 2 km östlich davon liegt die kleine Ortschaft Tierra del Trigo, zu deren Füßen sich zwischen 500 und 600 m Höhe eine kleine nordexponierte Schlucht befindet. Dieses Gelände, besonders aber seine oberen Abschnitte, erfahren im Verlaufe eines Tages vergleichsweise wenig Sonneneinstrahlung. Folglich ist das Gebiet bereits ab 500 m Höhe von zahlreichen Elementen des Lorbeerwaldes durchsetzt. Ansonsten wird die Vegetation durch eine überaus artenreiche feuchte Variante des Sukkulantenbusches geprägt. Darüber hinaus hat sich hier, als auch an den Steilhängen an verschiedenen Stellen *Phoenix canariensis* angesiedelt, die im Bereich der Talsohle gruppenweise und an den Rändern vereinzelt in Erscheinung tritt (Standort 3a – Abb. 20). Insgesamt wurden 82 Individuen unterschiedlichen Alters gezählt. Gestört werden die Bestände v.a. in den Sohlen durch Ziegenauf- bzw. -abtrieb, was eine nachhaltige Nitrifikation nach sich zieht. Die Flankenbereiche vermitteln einen weitgehend ungestörten Eindruck, wenn man von der nur gelegentlichen Berührung mit Weidevieh absieht. Insgesamt befinden sich die untersuchten Areale oberhalb der landwirtschaftlich genutzten Flächen, wenngleich zahlreiche Ackerunkräuter deren Nähe unüberseh-

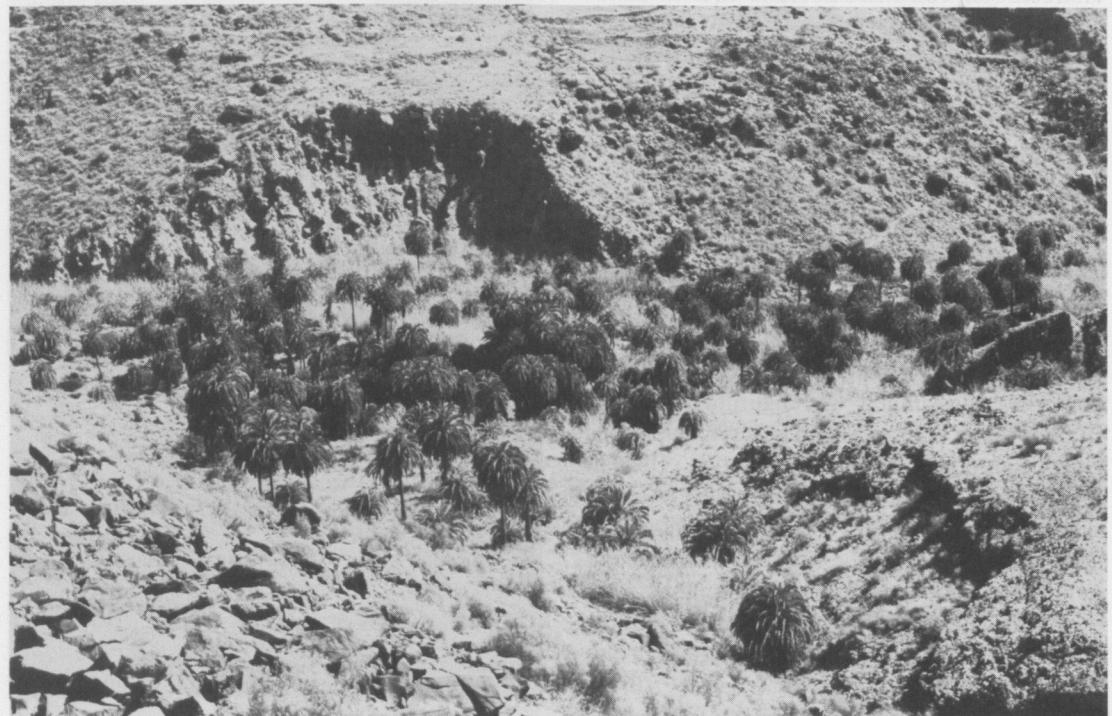


Abb. 19: Naturnaher Standort von *Phoenix canariensis* im Bco. de las Palmas auf Gran Canaria (Standort 2).

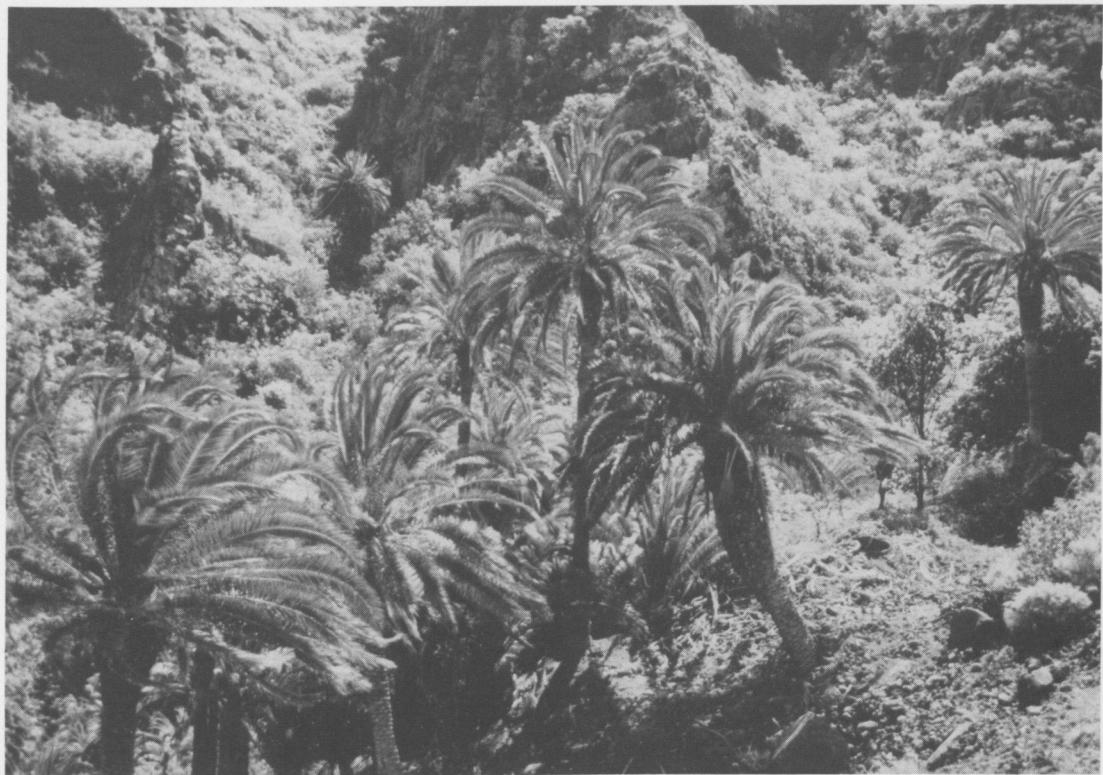


Abb. 20: Naturnaher Standort von *Phoenix canariensis* bei Tierra del Trigo auf Teneriffa (Standort 3).

bar machen. Als Vergleichsareal (3b) wurde ein Hang in 100 m Entfernung zum Palmenwuchs-ort gewählt.

3.1.4 Barranco de Masca

Der Barranco de Masca findet sich im Teno-Gebirge und gehört zu den wohl eindrucksvollsten Schluchten auf Teneriffa. In seinem oberen Abschnitt wird er von einer kleinen Straße gekreuzt, die ein größeres Palmenvorkommen durchschneidet. Während der talwärts orientierte, ca. 50 *Phoenix*-Individuen umfassende Abschnitt von landwirtschaftlichen Nutzflächen, die teils intensiv bearbeitet werden oder einfach offengelassen sind, durchsetzt ist, vermittelt das obere Teilstück ein naturnahes Bild am Ende einer Schlucht (Standort 4a – Abb. 21). Diese wird von einem ganzjährig wasserführenden Bach geprägt, der den Barranco in seiner gesamten Länge von Osten nach Westen durchzieht. Der untersuchte Standort befindet sich in 600 bis 650 m über NN, erhält ca. 400 mm Jahresniederschlag und umfaßt eine Palmengruppe von 30 unterschiedlich alten Individuen. 50 m davon entfernt wurden Vergleichsmessungen durchgeführt (4b).

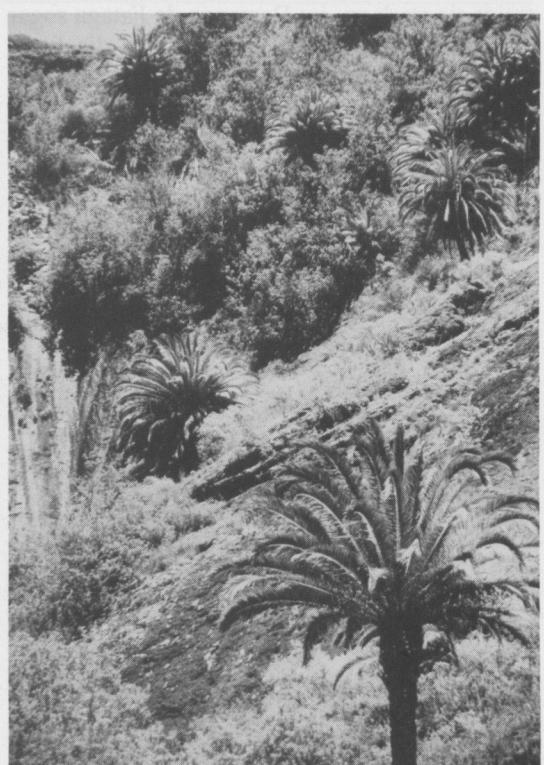


Abb. 21: Naturnaher Standort von *Phoenix canariensis* im Bco. de Masca auf Teneriffa (Standort 4).

3.2 Temperatur und Luftfeuchtigkeit

Um einen Einblick in die mikroklimatischen Verhältnisse der Standorte von *Phoenix canariensis* zu gewinnen, wurden zunächst thermohygrographische Aufzeichnungen gemacht. Dabei ergaben sich auf Gran Canaria und Teneriffa grundsätzlich unterschiedliche Werte. Dies dürfte auf die Tatsache zurückzuführen sein, daß die Wuchsorte auf Teneriffa mindestens die doppelte Niederschlagsmenge (250–500 mm) wie die auf Gran Canaria (150–250 mm) erhalten.

Die Temperaturkurven (Abb. 22) zeigen für die Standorte 1a und 2a einen steilen und für 3a und 4a einen kontinuierlichen Anstieg ab 8.00 h, der auf die beginnende Insolation zurückzuführen ist, und erreichen um die Mittagszeit Höchstwerte. Diese bewegen sich im Untersuchungszeitraum im Barranco de Fataga um 29°C. Die höchste gemessene Temperatur betrug hier 34°C. Der sehr unruhige Verlauf der Kurve zwischen 10.00 h und 14.00 h wird von böigen Winden hervorgerufen, die um diese Zeit verstärkt auftreten. Ab 15.00 h setzt ein allmählich verlaufender Temperaturabfall ein. Nachts sinkt die Temperatur auf durchschnittlich 15°C ab, der niedrigste Wert lag bei 11°C.

Die relative Luftfeuchtigkeit fällt auf Gran Canaria tagsüber auf durchschnittlich 35% ab und auf Teneriffa auf 55% (Abb. 23). Nachts steigt sie stark an, im Barranco de Fataga sogar auf durchschnittlich 85%. Damit ist die Luftfeuchtigkeit hier höher als an der Küste, an der während des Untersuchungszeitraumes nachts

Werte um 75% gemessen wurden. Besonders hervorzuheben ist der extreme Luftfeuchtigkeitsabfall zwischen 9.00 h und 12.00 h (vergl. auch LÜPNITZ & LADWIG 1992).

In den Tabellen 2 und 3 sind die Durchschnittswerte für maximale und minimale Temperaturen sowie die entsprechenden Werte für die rel. Luftfeuchtigkeit der Palmenstandorte (1a bis 4a) sowie der Vergleichsflächen (1b bis 4b) zusammengefaßt.

Die Werte der thermohygrographischen Messungen weichen an den untersuchten Palmenstandorten voneinander ab. Als Grund hierfür sind die differierenden Untersuchungszeitpunkte und Niederschlagsverhältnisse, die unterschiedlichen Entfernung zum Meer, die ungleich lange Insolationsdauer sowie die divergierende Höhenlage der Standorte anzusehen. Die Mittelwerte der Amplituden ergeben jedoch eine auffallende Übereinstimmung und können somit als Charakteristikum der untersuchten naturnahen Standorte von *Phoenix canariensis* angesehen werden.

Die Thermohygramme der Vergleichsareale zeigen abweichende absolute Werte. Ansonsten erweist sich das Kurvenbild bezüglich der vertikalen Ausdehnung (Amplitude) als auch im horizontalen Verlauf als nahezu deckungsgleich mit denen der Palmenstandorte.

3.3 Niederschläge

Nach der pluviometrischen Karte (Abb. 24a und b) beträgt die jährliche Regenmenge an den untersuchten Standorten auf Gran Canaria zwi-

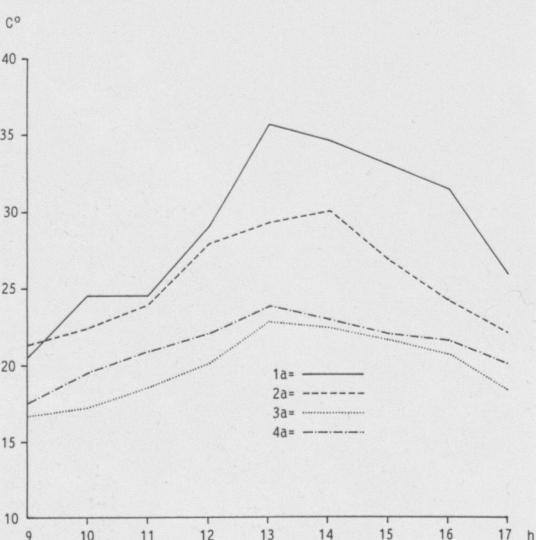


Abb. 22: Verlauf der mittleren Temperaturkurve an den Standorten 1–4.

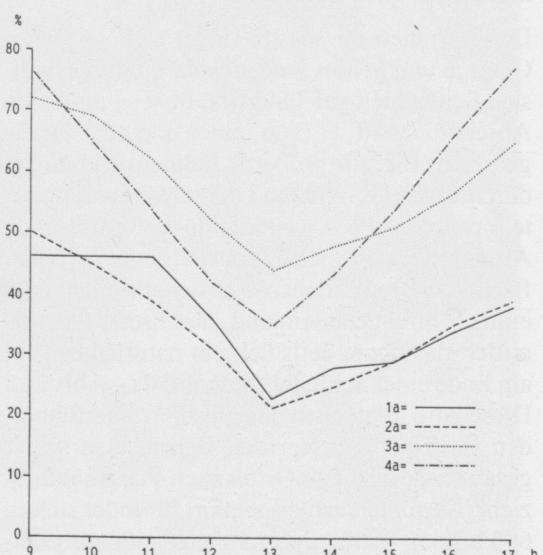


Abb. 23: Mittlerer Kurvenverlauf der relativen Luftfeuchtigkeit an den Standorten 1–4.

Tab. 2: Temperaturwerte in °C (F = Frühjahr, S = Sommer)

Standort	1a	2a	3aF	4aF	3aS	4aS	1b	2b	3bF	4bF	3bS	4bS
tägliches Maximum	29,0	33,0	19,3	15,9	25,6	27,2	34,0	35,0	19,3	16,3	26,8	28,1
nächtliches Minimum	11,0	15,0	12,1	13,0	16,7	15,4	19,0	18,0	11,5	11,5	18,2	19,0
Tagesamplitude (8-20h)	9,0	10,0	5,0	2,3	7,3	6,5	10,0	11,0	5,3	2,1	9,8	11,1
Tag/Nacht Amplitude	18,0	18,0	7,2	3,9	10,1	12,2	15,0	17,0	7,8	4,8	11,3	12,3

Tab. 3: Werte der rel. Luftfeuchtigkeit in % (F = Frühjahr, S = Sommer)

Standort	1a	2a	3aF	4aF	3aS	4aS	1b	2b	3bF	4bF	3bS	4bS
nächtliches Maximum	85	70	89	79	91	84	70	72	88	85	85	79
tägliches Minimum	35	20	72	54	34	26	23	28	72	60	29	22
Tagesamplitude (8-20h)	40	45	8	13	30	34	35	34	6	19	32	38
Tag/Nacht Amplitude	50	50	17	25	61	55	47	44	16	25	63	56

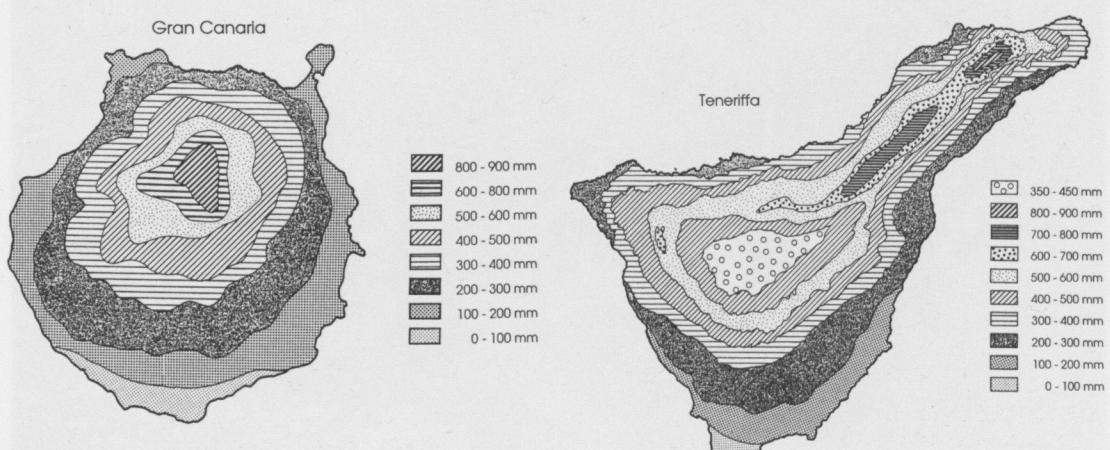


Abb. 24: Pluviometrische Karten der Inseln Gran Canaria und Teneriffa (nach Atlas Basico de Canarias 1980, verändert).

schen 150 und 250 mm und auf Teneriffa zwischen 250 und 500 mm. Damit werden jedoch die durch Tau und Nebel verursachten Feuchtigkeitswerte nicht erfaßt. Die südlichen Hänge liegen zwar nicht im Einflußbereich der Passatwolken, doch kommt es oft vor, daß diese auf der Leeseite abfallen und als feuchte Nebelschwaden die Barrancotäler durchziehen. Im Barranco de Fataga kam es regelmäßig, vor allem in den frühen Morgenstunden, zur Nebelbildung. Taubildung hingegen wurde während des Untersuchungszeitraumes nur selten beobachtet. Eine nennenswerte Erhöhung des Bodenwassergehaltes durch Nebel kann kaum erwartet werden. Dennoch ist die Nebelbildung in den oberen Abschnitten der trockenen, leeseitigen Barrancos für die Herabsetzung der Transpiration von Bedeutung, wodurch sie auch ökologisch von Belang sein könnte.

Die Talböden und Steilwände der Barrancos unterscheiden sich ökologisch sehr deutlich von den höher gelegenen Ebenen zwischen den Schluchten, den „lomos“. Letztere weisen eine aufgelockerte und stark xeromorph geprägte Vegetation auf, die als Indiz für die größere Trockenheit dieser Gebiete angesehen werden kann (Abb. 25).

Ein Grund hierfür könnte die Wirkung des Reliefs auf die Verteilung der Niederschläge in den montanen Regionen sein. In Kap. 2.5.2 wurde bereits ausgeführt, daß sich das Regenwasser durch die speziellen orographischen Verhältnis-

se ungleichmäßig auf den Inseln verteilt. Dabei bilden die Barrancos ein radiales Drainagenetz, das der Umgebung Wasser entzieht. So entwässert z.B. der 20 km lange Barranco de Fataga, in den im Osten die Barrancos de Vicentes und de Vicentillos und im Westen eine Reihe kleinerer Barrancos einmünden, etwa 150 km² (VAN DER BILT 1973). Das ist fast ein Zehntel der gesamten Oberfläche Gran Canarias. Als Folge davon erhalten die Talsohlen der Barrancos zusätzliche Wassermengen, die bei der Beurteilung der Hydraturbedingungen an den untersuchten Standorten berücksichtigt werden müssen.

3.4 Evaporation

Unsere Messungen erstreckten sich auf Gran Canaria in den Monaten März und Mai über jeweils 2 bzw. 3 Wochen und auf Teneriffa in den Monaten März und April über 5 Wochen und August über 4 Wochen in jeweils 3tägigem Abstand. Die Evaporimeter wurden bei allen Messungen an unbeschatteten Stellen vom Erdboden bis in eine Höhe von 2,50 m befestigt und ständig abgelesen. Der für die Evaporation maßgebende Faktor Wind konnte nur auf Teneriffa, wo sich die Werte kontinuierlich zwischen den Stärken 2 und 3 bewegten, beachtet werden. Um den Einfluß von Wetterextremen zu verringern, wurden die Ergebnisse zu Mittelwerten zusammengefaßt (Tab. 4) und auf Abb. 26 grafisch dargestellt.

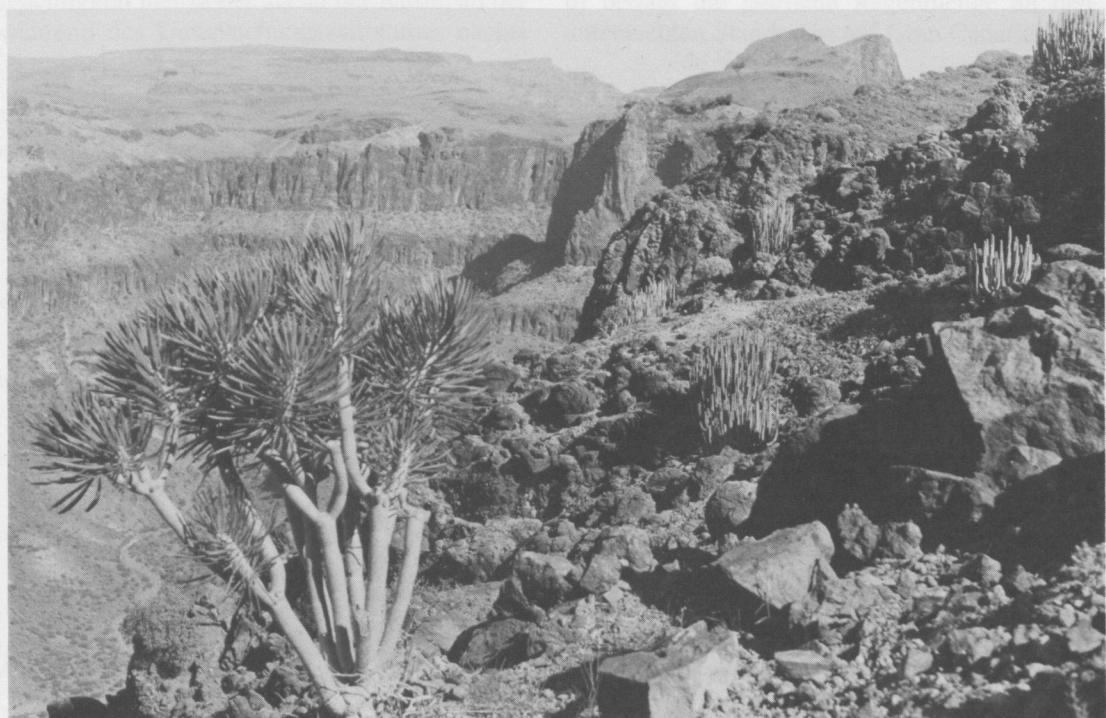


Abb. 25: Aufgelockerte und stark xeromorph geprägte Vegetation auf den höher gelegenen Ebenen.

Tab. 4: Mittelwerte der Messungen an den Standorten 1a, 2a, 2b, 3a und 4a (F = Frühjahr, S = Sommer)

Habitat	1a	2a	2b	3aF	4aF	3aS	4aS	1a	2a	3aF	4aF	3aS	4aS	1a	2a	3aF	4aF	3aS	4aS					
Zeit	Evaporation in ml/h								Temperatur in °C								rel. Luftf. in %							
9–10	0,08	0,08	0,14	0,10	0,15	0,15	0,20	20,5	21,3	16,7	17,5	21,5	22,2	46	50	72	76	62	56					
10–11	0,20	0,28	0,40	0,15	0,30	0,25	0,30	24,5	20,4	17,2	19,5	22,6	23,7	46	45	69	65	56	51					
11–12	0,52	0,60	0,68	0,35	0,46	0,55	0,63	24,5	23,9	18,5	20,9	23,3	24,8	46	39	62	54	51	48					
12–13	0,72	0,78	0,94	0,52	0,66	0,62	0,80	29,0	27,8	20,1	22,1	24,7	25,8	36	31	52	42	45	41					
13–14	0,78	0,90	1,08	0,79	0,92	0,85	1,05	35,5	29,3	22,8	23,7	25,2	27,1	23	22	44	35	42	34					
14–15	0,68	0,84	1,00	0,71	0,87	0,76	0,96	34,5	30,0	22,3	22,9	25,0	26,5	28	25	48	43	45	35					
15–16	0,56	0,68	0,76	0,65	0,70	0,70	0,82	33,0	26,9	21,5	22,0	24,1	25,3	29	29	51	54	52	37					
16–17	0,32	0,56	0,68	0,44	0,45	0,63	0,64	31,5	24,3	20,6	21,6	23,2	24,1	34	35	57	66	59	41					
17–18	0,22	0,34	0,44	0,32	0,29	0,45	0,51	26,0	22,2	18,3	20,0	22,9	23,1	38	39	65	77	61	48					
Total	4,08	5,06	6,12	4,03	4,80	4,96	5,91																	

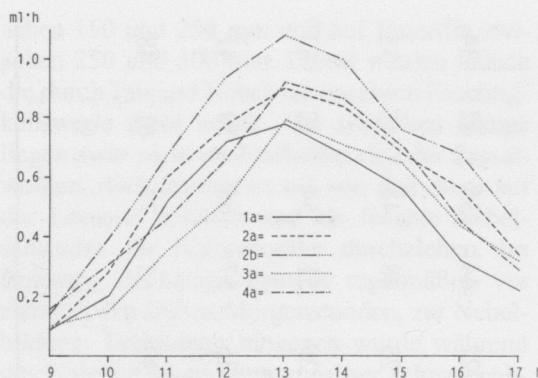


Abb. 26: Mittlere Evaporation an den Untersuchungsflächen 1–4.

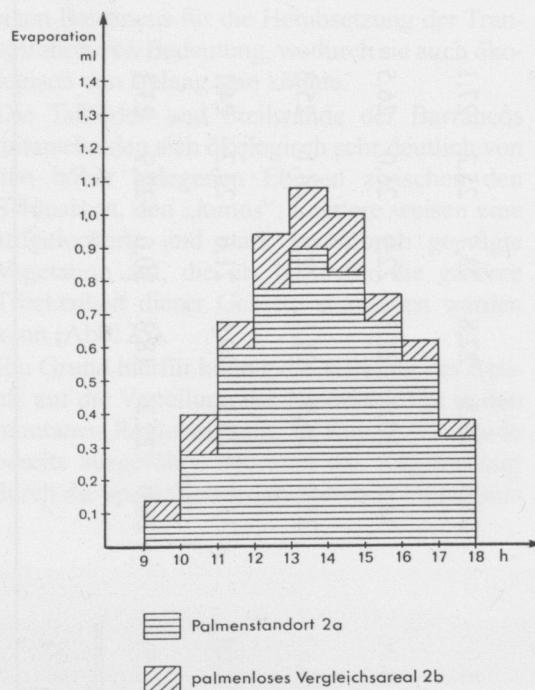


Abb. 27: Mittlere Evaporation an den Standorten 2a und 2b.

Die Evaporationskurven zeigen zwischen 9 und 13 h einen steilen Anstieg, der auf die direkte Sonneneinstrahlung ab 8.30 h zurückzuführen ist. Die Auswirkung der Insolation auf Luftfeuchtigkeit und Evaporation macht sich dahingegen erst eine Stunde später bemerkbar. Die maximale Verdunstung wird an allen Standorten zwischen 13 und 14 h erreicht. Nach 19 h sinken die Evaporationswerte gegen Null ab.

Die Evaporationsmessungen an den beiden Palmenwuchsarten auf Gran Canaria (1a und 2a) ergaben mittlere Tageswerte von 4,08 ml bzw. 5,06 ml. Diese Werte, die auf Grund des nur kurzen Untersuchungszeitraumes mehr als Stichproben zu betrachten sind, geben eine gute Übereinstimmung mit den auf Teneriffa erziel-

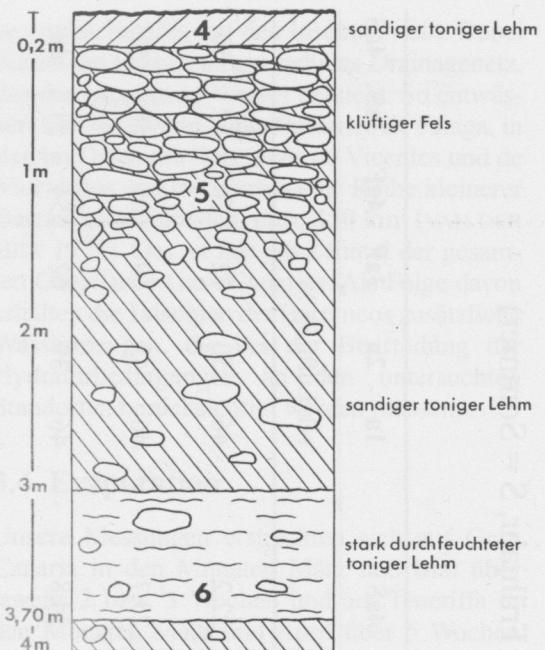


Abb. 28: Bodenprofil am Standort 2a (ohne Berücksichtigung der Wurzeln).

ten Ergebnissen (3a = 4,03 ml und 4a = 4,80 ml), sowie Langzeitmessungen, die von der meteorologischen Station Gando auf Gran Canaria durchgeführt wurden. Hier wurde für den Monat März eine durchschnittliche Verdunstungsraten von 5,08 ml berechnet.

Bei vergleichender Betrachtung liegen die Messwerte am Vergleichsstandort (2b) deutlich höher (Abb. 27). Hier ist die Verdunstungskraft der Atmosphäre erheblich stärker als am Palmenwuchs (2a). Dieser Unterschied in der Evaporation ist während des ganzen Tages bemerkbar und um die Mittagszeit am größten.

3.5 Bodenuntersuchungen

Um Aufschluß über den Zustand des Bodens in unterschiedlichen Tiefen an Palmenstandorten zu erhalten, wurden insgesamt 21 Bodenproben bis zu 370 cm Tiefe in den Barrancos de Fataga und de las Palmas entnommen und auf ihre chemischen und physikalischen Eigenschaften untersucht (Tab. 5 bis 7).

3.5.1 Bodenprofil

Abb. 28 zeigt eine schematische Darstellung der Horizontierung des abgestochenen Bodenprofils im Barranco de las Palmas. Die Zahlen in der Skizze geben die Anzahl der Proben an, die den jeweiligen Bodenschichten entnommen wurden.

Tab. 5: Entnommene Bodenproben

Nr.	Anzahl Proben	Standort	Boden tiefe der Probe in cm	Höhe (m ü. NN)
1	3	Bco. de Fataga (1a)	0–20	310
2	1	Bco. de Fataga (1b)	15	310
3	1	Bco. de Fataga (1c)	20	300
4	4	Bco. de las Palmas (2a)	0–20	280
5	5	Bco. de las Palmas (2a)	20–300	280
6	6	Bco. de las Palmas (2a)	300–370	280
7	1	Bco. de las Palmas (2b)	20	270

Tab. 6: Korngrößenverteilung und Bodenart

Nr. Probe	1	2	3	4	5	6	7
Korngrößenfraktion							
Grobsand	41,05	69,10	36,80	23,45	37,75	15,05	68,35
Feinsand	25,12	9,28	48,97	26,35	17,06	32,25	21,48
Schluff	15,82	9,69	8,18	27,18	21,56	22,62	2,73
Ton	16,56	11,24	5,64	21,97	22,63	29,60	6,75
Bodenart	sL	IS	S	stL	stL	stL	S

sL = sandiger Lehm

IS = lehmiger Sand

S = Sand

stL = sandiger toniger Lehm

Der geringmächtige, nur 20 cm tiefe A-Horizont liegt unmittelbar dem nur wenig verwitterten klüftigen Ausgangsgestein auf. Die Spalten des Felshorizontes sind von hellgrauer, lehmiger Feinerde ausgefüllt. Ab etwa 150 cm wird der Skelettanteil des Bodens deutlich geringer. Die Feinerde ist hier von rotbrauner Farbe und weist einen signifikanten Tonspiegel auf. In Tiefen zwischen 300 cm und 370 cm verläuft über die ganze Breite des ausgehobenen Erdlochs ein toniger Lehmhorizont, der sich durch seine dunkelbraune Farbe vom Bodenkörper abhebt und merkbar feucht ist.

Diese Horizontierung weist darauf hin, daß im Palmenhain eine meridionale Trockenbraunerde von nur geringer Horizontmächtigkeit vorhanden ist, unter der ein stark hydromorpher Braunerde verläuft.

3.5.2 Typisierung der Böden

Fast alle physikalischen und chemischen Eigenschaften eines Bodens werden von Anteil und Verteilung unterschiedlicher Korngrößen

bestimmt. So hängt z.B. der Wasservorrat im Boden nicht nur von der Menge und Häufigkeit der Niederschläge, sondern in sehr starkem Maße von der Bodenart ab. Die Bestimmung der Bodenart, die sich aus der vorherrschenden Korngrößenfraktion ergibt, ist deshalb eine wichtige Voraussetzung für die Beurteilung eines Bodens als Pflanzenstandort (KUNTZE 1981). Die Korngrößenverteilung der Bodenproben wurde durch Sieb- und Schlammanalysen ermittelt. In Tab.6 sind die Fraktionsanteile und die sich daraus ergebenen Bodenarten für die untersuchten Bodenproben aufgeführt.

Ein Vergleich der Bodenarten zeigt, daß sich die Bodenproben der Palmenstandorte (1, 4, 5 und 6) in auffallender Weise von denen der Vergleichsareale unterscheiden. Während Erstere aus sandigen Lehmböden mit mittleren Schluff- und Tonanteilen bestehen, handelt es sich bei letzteren um fast reine Sandböden mit einem Sandanteil von 75–98% und nur wenig Schluff und Ton.

Die Bodenproben 4, 5 und 6 dokumentieren, daß der Tongehalt des Palmenstandortes 2a vertikal bis in eine Tiefe von 370 cm stark zunimmt. Es ist anzunehmen, daß hier ein fossiler Braunlehm vorhanden ist, der überlagert wurde (vgl. Kap. 2.5.4). Die sich im Profil sprunghaft verändernden Sandanteile deuten ebenfalls darauf hin, daß sich dieser Boden aus verschiedenen Gesteinsschichten entwickelt hat.

3.5.3 Wasserkapazität

Die Höhe der Wasserkapazität ist v. a. von der Körnungsklasse, dem Porenvolumen und der Porengrößenverteilung, dem Gehalt an organischer Substanz sowie der Art der Kationen im Boden abhängig (ORESTOS 1978). Auf den Untersuchungsflächen wurde die Wasserkapazität mittels wassergesättigter Stechringproben ermittelt. An den Standorten 1a, 1b, 2a sowie 2b wurde von der Oberfläche abgestochen und darüber hinaus am Standort 2a in 200 und 350 cm Tiefe.

Dabei zeigte sich, daß die Wasserkapazität der Böden an Palmenwuchsorten erheblich größer ist als die der jeweiligen Vergleichsböden. Dieser Unterschied ist auf den höheren Ton- und Schluffgehalt des Substrates der Palmenhabitatem zurückzuführen. Je feinkörniger ein Boden ist, um so mehr Adsorptionswasser vermag er aufzunehmen.

Obwohl nachgewiesen werden konnte, daß der Tongehalt im Bodenprofil des Standortes 2a von oben nach unten zunimmt, sind die Wasserkapazitäten der tieferen Schichten deutlich niedriger als im Oberboden. Das läßt sich durch den geringeren Humusgehalt in tieferen Hori-

zonten deuten (s. Tab. 7), wobei anzunehmen ist, daß auch die Art der adsorbierenden Bodenionen eine Rolle spielt.

3.5.4 Chemische Untersuchungen

Die Daten der chemischen Untersuchungen sind in Tab. 7 zusammengefaßt. Die pH-Werte der Bodenproben variieren nur wenig und sind mit Werten zwischen 7 und 8 schwach alkalisch. pH-Messungen an weiteren Palmenstandorten bestätigten das Ergebnis: der pH lag im allgemeinen bei 7,5.

Die Böden der Palmenstandorte enthalten erwartungsgemäß einen höheren Anteil an Kohlenstoff und organischer Substanz als die der von Vegetation nur spärlich bedeckten palmenlosen Vergleichsareale. Mit einem Gehalt an organischer Substanz zwischen 1 und 2% kann der obere Bodenhorizont der Palmenwuchsorte als humos bezeichnet werden. Der Humusgehalt nimmt im Profil nach unten hin ab und beträgt im tiefen Mineralhorizont nur noch 0,48%.

Eine Gegenüberstellung der Bodenanteile der von den Pflanzen benötigten Nährstoffe N, P, K, Na, Ca und Mg zeigt, daß an beiden Palmenstandorten das Nährstoffangebot insgesamt nur geringfügig höher ist als auf den benachbarten Vergleichsarealen.

Ein besserer Rückschluß auf die Mineralversorgung der Pflanzenwurzeln erlaubt die Kationenaustauschkapazität (KAK). Die wichtigsten austauschbaren Kationen sind Ca-, Mg-, K- und Na-, sowie Al- und H-Ionen. Die KAK des Bodens ergibt sich aus der Summe der austauschbaren Ionen und wird in mval pro 100g Boden ausgedrückt. Aus Tab. 7 geht hervor, daß die KAK im Oberboden des Standortes 1a mit

Tab. 7: Ergebnisse der chemischen Bodenuntersuchungen

Nr. der Bodenprobe	1	2	3	4	5	6	7
Standort	1a	1b	1c	2a	2a	2a	2b
pH	7,68	7,44	8,18	7,6	7,56	7,38	7,98
C (%)	0,85	0,24	0,40	0,61	0,58	0,28	0,40
Org. Substanz	1,46	0,41	0,69	1,05	1,00	0,48	0,69
K (mval/100g)	1,57	1,00	1,06	1,53	1,43	1,54	0,45
Na (mval/100g)	3,25	0,92	6,98	5,20	1,98	1,34	1,52
Ca (mval/100g)	12,4	7,22	9,26	10,99	11,75	20,37	14,57
Mg (mval/100g)	6,41	3,73	3,76	9,32	6,06	16,79	11,49
KAK (mval/100g)	20,00	14,40	17,60	18,80	18,40	31,20	26,50
Nitrate (ppm)	31	31	27	27	47	72	25
P (ppm)	22	18	10	27	98	28	10

20 mval höher liegt als in der Umgebung (14,4 mval und 17,6 mval). Im Barranco de las Palmas verhält es sich dagegen genau umgekehrt, hier ist die KAK im oberen Horizont des Palmenhains mit 18,8 niedriger als im Vergleichsareal. In tieferen Horizonten des Palmenhabitats wird jedoch der für Tonböden übliche Wert erreicht. In einer Tiefe von 370 cm steigt die KAK auf einen Wert von 31,2 mval an, was auf eine sehr gute Versorgung der Palmenwurzeln mit Mineralstoffen hinweist. Da die organische Substanz an dieser Stelle nur 0,48% beträgt, ist diese hohe KAK vor allem auf die Tonfraktion des Bodens zurückzuführen.

Aufgrund der festgestellten KAK kann die Mineralstoffversorgung in den untersuchten Horizonten der Palmenwuchsorte als sehr gut bezeichnet werden. Ein Vergleich der KAK an den natürlichen Standorten von *Phoenix canariensis* und den Vergleichsarealen ergab keinen eindeutigen Unterschied.

3.5.5 Bodenfeuchtigkeit

Bedingt durch den geologischen Aufbau der Inseln treten unterirdische Wasserschichten als Boden- oder Hangquellen an die Oberfläche

(vgl. Kap.2.5.5). An allen natürlichen Standorten von *Phoenix canariensis* ließen sich unweit der Palmen derartige Quellen lokalisieren. Sie waren am Boden der Barrancos zumeist auf einen kleineren Bereich von maximal 1 qm beschränkt. Die Grundwasseraustritte an den Steilhängen sickern dagegen oft auf einer Fläche von mehreren qm aus der Wand hervor (Abb. 29).

Im Barranco de Fataga fanden sich auf einer Fläche von wenigen 100 qm sechs Boden- und vier Hangquellen, im Barranco de las Palmas trat das Grundwasser aus zwei Boden- und drei Hangquellen hervor, bei Tierra del Trigo konnten eine Boden- und drei Hangquellen lokalisiert werden und im Barranco de Retamar waren es zwei Hangquellen und ein das Gelände durchlaufender Bach. Während sich in allen untersuchten autochthonen *Phoenix canariensis*-Beständen ein oder mehrere Quellbereiche feststellen ließen, fehlten sie in den palmenlosen Vergleichsarealen. Die zahlreichen Quellen an den Palmenstandorten deuten darauf hin, daß im Erdreich grundwasserführende Bodenschichten verlaufen. Eine dieser Schichten konnte im abgestochenen Profil im Barranco de

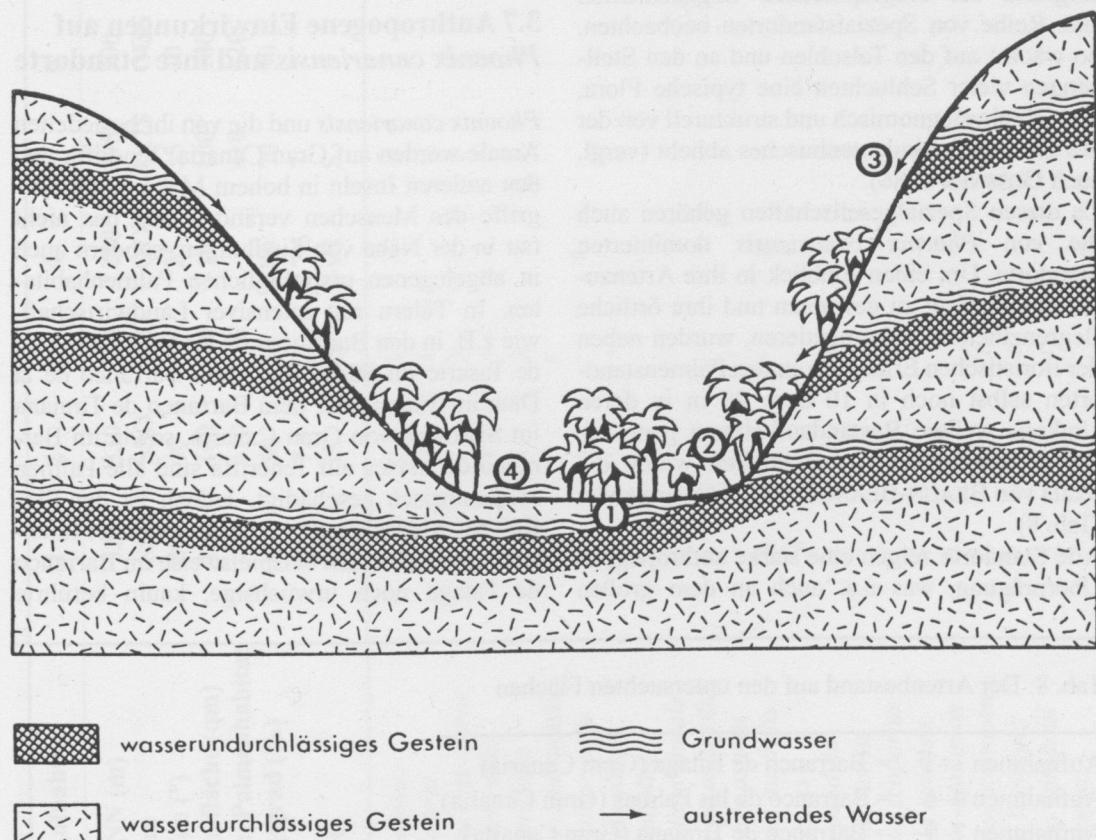


Abb. 29: Querschnitt durch einen Barranco unter besonderer Berücksichtigung der Wasserführung. 1 = unterirdisch verlaufende Wasserschichten, 2 = austretende Bodenquellen, 3 = austretende Hangquellen, 4= oberflächlich auf der Talsohle des Barrancos ablaufendes Niederschlagswasser.

las Palmas festgestellt werden und wurde bereits im Abschnitt 3.1.2 erwähnt.

Die Grundwasseraustritte an den Palmenhabitaten lassen sich schon von weitem am Vegetationsbild erkennen. In der Nähe von Quellbereichen wachsen *Juncus acutus*, Farne (z.B. *Adiantum capillus-veneris*) und Moose (v.a. *Riccia* und *Marchantia*-Arten). Die vom austretenden Wasser beeinflußten Kleinbiotope heben sich ökologisch deutlich von ihrer xeromorph geprägten Umgebung an.

Die Bewohner der Inseln nützen die größeren Quellen zur Irrigation ihrer Felder. Wasserrohre, in denen das entnommene Grundwasser zu den Äckern geleitet wird, sind ein charakteristisches Bild vieler Palmenhaine.

3.6 Die Vegetation der untersuchten Palmenstandorte

Die flächenmäßig dominierenden ariden bis semiariden Gebiete der Kanarischen Inseln, in denen *Phoenix canariensis* ihre Hauptverbreitung findet, werden ansonsten vom Sukkulantenbusch beherrscht (LÜPNITZ 1971). Innerhalb seines Verbreitungsgebietes lassen sich jedoch aufgrund der orographischen Gegebenheiten eine Reihe von Spezialstandorten beobachten. So wächst auf den Talsohlen und an den Steilhängen vieler Schluchten eine typische Flora, die sich physiognomisch und strukturell von der des übrigen Sukkulantenbusches abhebt (vergl. auch GESSNER 1986).

Zu diesen Spezialgesellschaften gehören auch die von *Phoenix canariensis* dominierten Standorte. Um einen Einblick in ihre Artenzusammensetzung zu gewinnen und ihre örtliche Begrenztheit zu dokumentieren, wurden neben der floristischen Erfassung an den Palmenstandorten selbst noch in 10 bzw. 20 m in deren Umkreis weitere Bestandaufnahmen gemacht. Zur Erfassung der Artmächtigkeit wurde die Skala von BRAUN-BLANQUET (1964) verwendet (Tab. 8).

Alle Standorte zeigen eine starke anthropogene Überprägung, was u.a. auch an dem großen

Anteil ruderaler Elemente sichtbar wird. Die Aufnahmen zeigen weiter, daß an den Fundorten von *Phoenix canariensis* immer wieder Feuchtezeiger wie *Phragmites australis*, *Juncus acutus* und *Arundo donax* angetroffen werden. Lediglich einige Sukkulantenbusch-Arten wie *Rubia fruticosa*, *Rumex lunaria*, *Artemisia canariensis* oder *Euphorbia regis-jubae* dringen regelmäßig bis in die Palmenbestände vor. Diese Beobachtung ließ sich auch an weiteren Standorten von *Phoenix canariensis* machen. In einer Entfernung von mehr als 10 m ist eine quantitative und qualitative Verschiebung in der Artenzusammensetzung festzustellen, mit einem allmählichen Übergang zur typischen Sukkulantenbusch-Vegetation. Bei mehr als 20 m Abstand dominieren die charakteristischen Vertreter des Sukkulantenbusches, auf den hier untersuchten Arealen v.a. *Kleinia neriifolia* und *Euphorbia regis-jubae*. Der Artenreichtum nimmt insgesamt stark zu. Der Wechsel im Pflanzengefüge korrespondiert offenbar mit veränderten orographischen und edaphischen Standortverhältnissen, wie Höhe, Inklination, Bodenart und Bodentiefe, sowie der Beschattung.

3.7 Anthropogene Einwirkungen auf *Phoenix canariensis* und ihre Standorte

Phoenix canariensis und die von ihr besiedelten Areale werden auf Gran Canaria, Teneriffa und den anderen Inseln in hohem Maße durch Eingriffe des Menschen verändert und das nicht nur in der Nähe von Siedlungen, sondern auch in abgelegenen ursprünglichen Palmenhabitaten. In Tälern mit intensiver Landwirtschaft, wie z.B. in den Barrancos de las Veneguera und de Tasarte im Südwesten, dem Barranco de la Data im Süden oder dem Barranco de Tirajana im Südosten von Gran Canaria, sowie im Barranco de Masca auf Teneriffa sind alle Palmen zivilisatorisch geschädigt. Jedoch ist der Einfluß des Menschen von unterschiedlicher Intensität. So finden sich beispielsweise im Barranco de Fataga noch urwüchsige, kaum berührte

Tab. 8: Der Artenbestand auf den untersuchten Flächen

Aufnahmen 1–3	= Barranco de Fataga (Gran Canaria)
Aufnahmen 4–6	= Barranco de las Palmas (Gran Canaria)
Aufnahmen 7–9	= Barranco de Tirajana (Gran Canaria)
Aufnahmen 10–12	= Tierra del Trigo (Teneriffa)
Aufnahmen 13–15	= Barranco de Retamar (Teneriffa)

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Höhe ü. NN (m)	320	330	340	280	295	300	400	410	430	400	410	400	820	810	810
Exposition	SSO	SSO	SSO	OOS	OOS	S	S	S	NW	NW	NW	W	SW	W	W
Inklination (°)	30	40	45	25	35	40	20	30	35	40	35	40	30	25	35
Aufnahmefläche (qm)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Entf. vom Palmenhabitat	–	»10	»20	–	»10	»20	–	»10	»20	–	»10	»20	–	»10	»20
Deckungsgrad (%)	60	50	50	80	70	50	90	60	50	80	70	90	70	60	70
pH	7	7,5	7	7,5	7	7	7	7	8	7,6	7,8	8	7,5	7,6	7,3
Bodenart	sL	IS	IS	stL	S	S	sL	S	S	–	–	–	–	–	–
<i>Rubia fruticosa</i>	+	2	1	+	+	1	r	2	+	+	+	1	1	1	·
<i>Rumex lunaria</i>	+	3	1	·	·	·	r	r	r	+	2	2	·	·	·
<i>Euphorbia regis-jubae</i>	·	1	3	·	+	2	·	r	3	·	+	+	·	·	+
<i>Agave americana</i>	+	1	+	·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	r	+
<i>Kleinia neriiifolia</i>	·	1	2	·	1	3	·	·	2	·	·	1	·	+	+
<i>Artemisia canariensis</i>	·	·	r	·	·	·	·	·	r	r	·	+	+	+	+
<i>Phoenix canariensis</i>	4	·	·	4	·	·	4	·	·	4	+	·	3	·	·
<i>Asphodelus microc.</i>	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	1	+	+	+
<i>Rubus ulmifolius</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	+	1	+	1	2
<i>Chenopodium murale</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	1	2	+	+	+
<i>Descurainia millefolia</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	1	+	+	+
<i>Achyranthes aspera</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	r	+	+	+	+	+
<i>Phragmites australis</i>	4	·	·	2	·	·	3	·	·	2	·	·	+	·	·
<i>Juncus acutus</i>	+	·	·	1	·	·	·	·	·	1	r	·	1	·	·
<i>Plocama pendula</i>	·	2	1	·	·	·	+	1	·	·	·	·	·	·	+
<i>Salvia canariensis</i>	·	·	+	·	r	r	·	·	1	·	·	·	·	·	+
<i>Asparagus scorpius</i>	·	·	r	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·	1
<i>Calendula arvensis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	+	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	1	·	+	+
<i>Aeonium percarneum</i>	·	1	r	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·
<i>Periploca laevigata</i>	·	·	r	·	·	·	·	r	·	·	+	1	·	·	·
<i>Lavandula minutolii</i>	·	·	r	·	·	·	·	r	·	·	·	r	·	·	+
<i>Arundo donax</i>	·	·	·	2	·	·	·	·	·	+	+	·	4	·	·
<i>Echium plantagineum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	2	2	·	·	+

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Galactites tomentosa</i>	+	1	1	.	.	+
<i>Forskohlea angustifolia</i>	+	+	+	.	+
<i>Drusa glandulosa</i>	+	+	+	.	+	+
<i>Pallenis spinosa</i>	+	+	+	.	+	+
<i>Salix canariensis</i>	r	+	3
<i>Carlina salicifolia</i>	r	+	.	.	+
<i>Launaea arborescens</i>	.	r	1	.	.	r
<i>Aizoon canariense</i>	.	r	r	r
<i>Kicksia scoparia</i>	.	r	.	r	.	.	.	r
<i>Lycium intricatum</i>	.	.	+	.	r	r
<i>Rhamnus crenulata</i>	r	1	+
<i>Opuntia dillenii</i>	+	.	1	1
<i>Bryonia verrucosa</i>	+	1	1	.	.	.
<i>Gonospermum frutic.</i>	+	+	1	.	.	.
<i>Apium graveolens</i>	r	+	+
<i>Aichryson laxum</i>	+	.	+	+	.	.	.
<i>Umbilicus horizontalis</i>	r	.	.	.	+	.	+
<i>Foeniculum vulgare</i>	+	+	.	.	.	+
<i>Eupatorium adenoph.</i>	+	+	.	.	.	+
<i>Argyranthemum frutesc.</i>	+	+	.	.	.	+
<i>Psoralea bituminosa</i>	1	+	.	.	+
<i>Lobularia intermedia</i>	1	.	+	.	+
<i>Euphorbia peplus</i>	r	.	+	.	+
<i>Hyparrhenia hirta</i>	1	1	2	1
<i>Argyranthemum foenic.</i>	+	+	+	1
<i>Briza maxima</i>	+	+	+	+
<i>Micromeria varia</i>	+	+	+	+
<i>Aeonium urbicum</i>	+	.	+	+	+
<i>Neochamaelea pulv.</i>	.	2	3
<i>Geranium canariense</i>	.	.	r	+
<i>Beta patellaris</i>	.	.	.	+	+
<i>Echium decaisnei</i>	.	.	.	r	1
<i>Argyranthemum filif.</i>	r	2
<i>Tamus edulis</i>	+	+

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Adiantum reniforme</i>	+	.	+	.	.	.
<i>Arisarum vulgare</i>	+	.	+
<i>Galium aparine</i>	+	.	+
<i>Sinapis alba</i>	+	1
<i>Maracetella moquiniana</i>	+	+
<i>Dactylis smithii</i>	+	+
<i>Paronychia canariensis</i>	+	+
<i>Geranium molle</i>	r	+
<i>Inula viscosa</i>	+	.	.	.	+
<i>Phyllis viscosa</i>	+	.	.	.	+
<i>Sideritis argophacelus</i>	r	.	.	.	+
<i>Phagnalon saxatile</i>	r	.	.	+
<i>Aeonium canariense</i>	+	1
<i>Monanthes polyphylla</i>	+	+
<i>Rumex bucephaloph.</i>	+	+
<i>Scilla latifolia</i>	+	+
<i>Sedum rubens</i>	+	+
<i>Pennisetum setaceum</i>	+	+
<i>Opunita ficus-indica</i>	+	+

Außerdem mit geringerer Stetigkeit

in 8: *Asparagus arborescens*,

in 9: *Ononis angustissima*, *Chamaecytisus proliferus*,

in 10: *Adiantum capillus-veneris*, *Andryala pinnatifida*,

in 11: *Convolvulus floridus*, *Dracunculus canariensis*,

in 12: *Cheiranthus bicolor*, *Sonchus acaulis*, *Euphorbia canariensis*, *Aeonium cuneatum*, *Aeonium tabulaeforme*, *Asparagus umbellatus*,

Canarina canariensis, *Echium leucophaeum*, *Ceropegia dichotoma*, *Echium strictum*, *Ferula linkii*, *Holoschoenus vulgaris*, *Jasminum odoratissimum*,

Justicia hyssopifolia, *Laurus azorica*, *Monanthes laxiflora*, *Piptatherum miliaceum*, *Pistacia atlantica*, *Sonchus radicatus*, *Raphanus raphanistrum*,

Globularia salicina, *Allagopappus dichotomus*, *Viraea laevigata*, *Limonium arborescens*, *Sonchus congestus*, *Hypericum canariense*, *Ficus carica*, *Dracaena draco*,

in 13: *Tamarix canariensis*,

in 14: *Erodium cicutarium*,

in 15: *Allium subhirsutum*, *Echium aculeatum*, *Euphorbia atropurpurea*, *Galinsoga parviflora*, *Greenovia dodrentalis*, *Habenaria tridactylites*, *Medicago laciniata*,

Pancratium canariense, *Polypodium australe*, *Retama raetam*, *Sonchus capillaris*, *Sonchus leptocephalus*, *Sonchus oleraceus*, *Stellaria media*,

Urginea maritima, *Sonchus asper*, *Hypericum reflexum*, *Hyparrhenia hirta*, *Pimpinella anagodendron*, *Geranium robertianum*, *Taeckholmia pinnata*,

Bupleurum salicifolium, *Aeonium harworthii*, *Aeonium sedifolium*, *Echium virescens*, *Cistus monspeliensis*, *Carlina salicifolia*, *Misopates orontium*.



Abb. 30: Palmenhain im Süden von Gran Canaria mit stark beschnittenen Kronen.

Exemplare neben beschnittenen, verbrannten, ausgegrabenen oder zerstörten. Gleiches gilt für die parallel verlaufenden Schluchten im Westen des Fataga-Tales und in weiten Teilen von Teneriffa (Abb. 30).

3.7.1 Handel mit Palmen

Phoenix canariensis besitzt eine nur geringe wirtschaftliche Bedeutung. Die Anpflanzung erfolgt allein wegen ihres ornamentalen Wertes, und dies nicht nur auf den Kanarischen Inseln, sondern bei geeignetem Klima weltweit. Als Folge reger Bauaktivität auf den Kanarischen Inseln hat der Bedarf der als Zierbaum überaus beliebten *Phoenix canariensis* immer mehr zugenommen. Die kultivierten Palmen finden sich daher vor allem in bewohnten Gebieten, mal einzeln und mal in Gruppen oder als Alleebaum (Abb. 31). Daß diese Aussage nicht in allen Fällen zutrifft, zeigen einige ältere Palmen im Stadtgebiet von Las Palmas, die als Überbleibsel eines größeren autochthonen Palmenhaines angesehen werden (ALVAREZ MARRERO, mündl. Mitteilung).

Während im Jahre 1982 *Phoenix canariensis* legal – je nach Größe – noch zu einem Preis von Pts. 27 000 bis 50 000 gehandelt wurde, wird heutzutage (1994) bereits das 5–10fache oder mehr gezahlt (das entspricht DM 4 000,– bis 7 500,–). Das zum Handel festgesetzte Kontingent kann jedoch die Nachfrage bei weitem



Abb. 31: Wegen ihres ornamentalen Wertes gepflanzte Palmen auf einer Finca bei Garachico im Norden von Teneriffa.

nicht befriedigen. Das hat zu einem schwarzen Markt geführt, auf dem für ein Individuum bis zu Pts. 1 000 000 (etwa DM 15 000,-) erzielt werden können. Die Folge ist ein an vielen Standorten zu beobachtender Raubbau.

Bedauerlich ist dabei nicht nur die Tatsache, daß die natürlichen Palmenvorkommen dezimiert werden, sondern auch, daß die meisten dieser illegal gehandelten Palmen unsachgemäß ausgegraben werden und oftmals tagelang am Wegerand für den Abtransport bereitliegen ohne gewässert zu werden und daher nur in seltenen Fällen angehen.

Die Palmenverpflanzung bedarf großer Sachkenntnisse und ist zeitaufwendig. Zuerst werden die Wurzeln in einem Radius von 50 bis 60 cm ca. 100 cm tief abgestochen, bei älteren Palmen etwas tiefer. In die Abstichspalte wird eine mit Torf ausgekleidete Plastikfolie geschoben. Nach sechs Monaten haben sich in der Torfschicht neue Wurzeln gebildet. Der so veränderte Wurzelballen kann nun von unten abgeschnitten und die Palme aus der Erde gehoben werden. Es bedarf keiner Erklärung, daß ein solch aufwendiges, insbesondere zeitraubendes Verfahren im unerlaubten Palmenhandel nicht angewendet wird. Nach ALVAREZ MARRERO (mündl.) überstehen neun von zehn Palmen diese Prozedur, bei illegal gehandelten Palmen ist das Verhältnis genau umgekehrt.

3.7.2 Beschneiden der Krone

Bei einer unbeschnittenen Palme wird der Stamm unterhalb der üppigen Blattkrone von den abgestorbenen Blättern vollständig umhüllt. Beim Beschneiden werden in aller Regel nicht nur die toten unteren Blätter, sondern auch ein Teil der lebenden Blätter bis auf einen minimalen Blattschopf zurückgeschnitten. Derart stark gestutzte Palmen sind keine Einzelfälle, man findet sie an zahlreichen Palmenstandorten (Abb. 32 und 33).

Befragungen vor Ort haben im wesentlichen drei Gründe für solch extreme Beschneidungen der Baumkronen ergeben. 1. Die Palmen stehen inmitten landwirtschaftlicher Nutzflächen und der dichte Blattschopf wirft unerwünschte Schatten auf angebaute Kulturen. Da gesetzliche Regulierungen (s.u.) die Beseitigung der Bäume verbieten, ist die Dezimierung der Blattkrone die einzige legale Möglichkeit, diesen „Mißstand“ zu minimieren. 2. Grüne Palmenblätter werden als Viehfutter verwendet. Alte Aufzeichnungen berichten sogar, daß in Dürreperioden Palmenblätter Nahrungsmittel für die Bevölkerung waren (TORREROS 1982). 3. Beschnittene Palmen bringen schlankere und

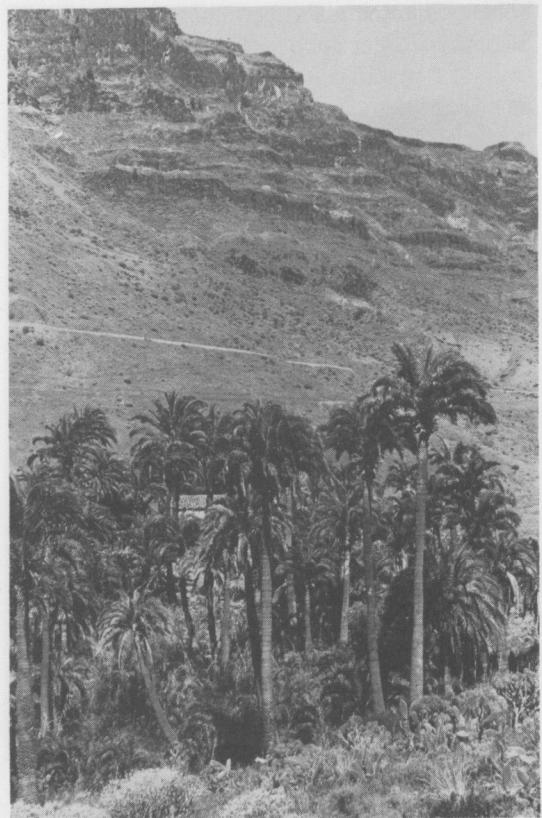


Abb. 32: Palmenhain im Süden von Gran Canaria mit stark beschneittenen Kronen.



Abb. 33: Beschnittene Kanarenpalme bei der nicht nur die toten unteren Blätter, sondern auch ein Teil der lebenden Blätter gekappt wurden.

höhere Stämme als unbeschnittene hervor, ein Sachverhalt, der auch von ALVAREZ MARRERO (mündl.) bestätigt wird. Sr. MARRERO führte aus, daß dem kanarischen Palmenideal die hochgewachsene *Phoenix dactylifera* entspricht. Langjährige Erfahrungen haben ergeben, daß mit dem Beschneiden der Blattkrone dieser Habitus auch bei *Phoenix canariensis* erreicht werden kann.

An allen untersuchten Standorten konnte festgestellt werden, daß die Beschneidung, in welcher Form auch immer, zwar zu Verstümmelungen führt, das Vorkommen der Palmen aber nicht existentiell gefährdet.

3.7.3 Sonstige Nutzung von *Phoenix canariensis*

Eine andere Form der Beschneidung, bei der das Zentrum des Blattschopfes entfernt wird, dient der Gewinnung von Palmensaft, der unter der Bezeichnung „guarapo“ bekannt ist. Daraus wurden früher auf den Kanarischen Inseln Wein, Essig und Zucker gewonnen, eine Form der Palmenutzung, die sich heute nur noch auf La Gomera findet (MONTESINOS BARRERA 1979). Darüber hinaus werden präparierte Palmenblätter als Flechtmaterialien für die Herstellung diverser Kunstgegenstände und Gebrauchsgüter (Körbe, Bänder, Matten) verwendet (HERNANDEZ et al. 1991).

3.7.4 Auswirkungen der Landwirtschaft auf Palmenstandorte

Die Landwirtschaft ist auf den Kanarischen Inseln von größter wirtschaftlicher Bedeutung. Zu den wichtigsten Agrargütern zählen Bananen, Tomaten, Wein und Kartoffeln. Der Anbau dieser Produkte erfolgt in Höhenlagen zwischen 100 bis 500 m (Kartoffeln bis 1 000 m). Die günstigen klimatischen und edaphischen Bedingungen lassen hier eine ganzjährige Kultivierung zu. Ausgedehnte Bananen- und Tomatenplantagen, aber auch andere Kulturen und Siedlungen in weiten Teilen der planar-collinen Stufe der Inseln haben die Areale der potentiellen Sukkulantenbusch – Vegetation weitgehend eingenommen, womit auch die von *Phoenix canariensis* besiedelten Flächen stark eingeschränkt wurden.

In den südlichen Barrancos von Gran Canaria und im Westen von Teneriffa werden vor allem Süßkartoffeln, Mais, Auberginen, Zwiebeln und Orangen für den Eigenbedarf angepflanzt. Der Anbau erfolgt oft inmitten autochthoner Palmenvorkommen (Abb. 1). Die Palmen entziehen den Kulturpflanzen Wasser und Nahrung und ihre Wurzeln behindern die Feldbestellung.

Es ist daher einsichtig, daß die hiesige Bevölkerung Palmen als Störfaktor ansieht und sie aus den Kulturen verdrängt.

3.7.5 Abbrennen von Palmen

In vielen abgelegenen Barrancos hat das Verbrennen der Blattbasen am Stamm der Bäume fast zur völligen Vernichtung der jeweiligen Palmenbestände geführt. Auch gesetzliche Verbote haben bislang dieser Entwicklung nicht Einhalt gebieten können. Als Begründung für diese Vorgehensweise wird von der einheimischen Bevölkerung u.a. angeführt, daß die Blattbasen, die nach dem Abfallen oder Abschlagen der Blätter am Stamm verbleiben, leicht entzündbar seien und damit eine potentielle Gefahr für die Siedlungen bei einem ausbrechenden Feuer in den Palmenhainen bildeten. Einer kritischen Würdigung hält diese Behauptung nicht stand, denn Verbrennungen dieser Art finden auch dort statt, wo keine Siedlungen in der Nähe sind. Darüber hinaus sind natürliche Brände in den Barrancos überaus selten. Sehr viel zutreffender erscheint das Argument, daß die scharf herausragenden Blattbasen beim Beschneiden der Blattkronen hinderlich sind. In jedem Falle führt das vielerorts praktizierte Abbrennen der Blattbasen zu einer ernsthaften Gefährdung der Palmenbestände.

3.7.6 Sonstige Zerstörung von Palmenstandorten

Es wurde gezeigt, daß anthropogene Einwirkungen unmittelbar existenzgefährdend für *Phoenix canariensis* sind. Eine weitere Bedrohung geht von der zunehmenden Veränderung und Zerstörung der von *Phoenix canariensis* besiedelten Areale aus. Solche Eingriffe sind u.a. die Nutzung der Grundwasservorräte. Einer UNESCO – Studie zufolge, die im SPA-15 Bericht veröffentlicht wurde, sank allein auf Gran Canaria der Grundwasserspiegel von 1974 bis 1979 um 12,6 m/Jahr (ARANA et al. 1978). Die Grundwasserentnahme erfolgt durch die Nutzung von Boden- und Hangquellen. Dazu werden entweder vertikale Brunnenschächte, „pozos“, gebohrt, aus denen das Grundwasser hochgepumpt wird, oder es erfolgt die Anlage von Stollen, „galerias“, die horizontal in einen Berghang getrieben werden, um die Grundwasserspeicher anzuzapfen. Auch die Wassergewinnung durch Stauwerke, „presas“, in denen das in den Barrancos abfließende Oberflächenwasser aufgestaut und für die Irrigation der Kulturen verwendet wird, führen zu einer Grundwassersenkung, weil der Boden weniger Infiltrationswasser enthält.

Außer der Senkung des Grundwassers, die auf den Kanaren eine bedrohliche Entwicklung nimmt, sind die Palmenstandorte weiteren Zerstörungen durch Bodenerosion, Straßen- und Siedlungsbau, Errichten von Staudämmen, Abladen und Verbrennen von Müll, Nitrifizierung von Kulturflächen, Verunreinigung des Grundwassers u.ä. ausgesetzt (Abb. 34). Alle genannten Vorgänge ließen sich während unserer Geländearbeiten beobachten.

Wie gezeigt wurde, hinterlassen anthropogene Einwirkungen in den Palmenbeständen sichtbare Folgen. Wenngleich nicht bestritten werden kann, daß für die einheimische Bevölkerung die existentielle Notwendigkeit besteht, Landwirtschaft und Tourismus zu intensivieren, wird dadurch letztlich der natürliche Lebensraum für *Phoenix canariensis* reduziert. Naturschutzgesetze dokumentieren, daß der Staat diese Entwicklung erkannt und *Phoenix canariensis* seit 1970 unter Schutz gestellt hat. Es muß allerdings bezweifelt werden, daß diese Maßnahmen wirken, da immer wieder illegale Eingriffe beobachtet werden können, und es daher zu befürchten ist, daß die Ausrottung von *Phoenix canariensis* an den Naturstandorten forschreitet.

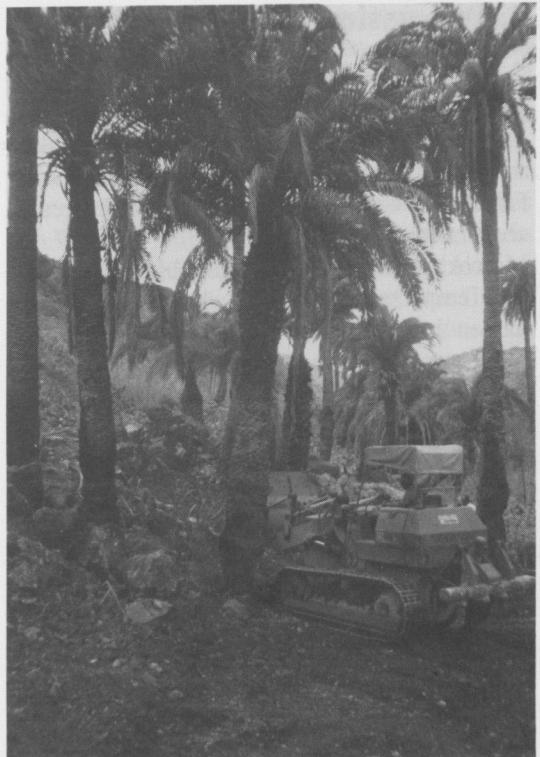


Abb. 34: Talsohle des Barranco de Fataga südlich von Artedara. Das Foto zeigt Bauarbeiten an einer Schotterstraße, die mitten durch einen Palmenhain führt.

4. Diskussion der Ergebnisse

Die ökologischen Untersuchungen haben gezeigt, daß sich die natürlichen Standorte von *Phoenix canariensis* durch eine Reihe charakteristischer lokalklimatischer und edaphischer Faktoren von den sie umgebenden Arealen abgrenzen.

Mikroklimatische Messungen haben ergeben, daß Temperatur und Luftfeuchtigkeit in Palmenhainen kaum von den Verhältnissen der Vergleichsstandorte abweichen. Festgestellte Differenzen lassen sich auf die verschiedenen Untersuchungszeiträume zurückführen.

Ein deutlicher Unterschied wurde dagegen bei der Evaporation gefunden. Es stellt sich die Frage, wodurch die deutlich geringeren Verdunstungswerte an den Palmenhabitaten verursacht werden. Da die vergleichenden Ablesungen zur selben Zeit an nicht weit voneinander entfernten Standorten durchgeführt wurden, kann eine Beeinflussung durch unterschiedliche Witterungsverhältnisse ausgeschlossen werden. Maßgebend für die Evaporation sind neben Sonneneinstrahlung und Wind vor allem die absolute Feuchtigkeit der Luft. Sie setzt das Dampfdruckgefälle herab, das zwischen der Oberfläche des verdunstenden Körpers und der umgebenden Luft besteht. Die höhere Bodenfeuchtigkeit der Palmenstandorte, die durch eine Reihe von Boden- und Hangquellen verursacht wird, könnte zu einer Erhöhung der absoluten Luftfeuchtigkeit und damit zur Herabsetzung der Evaporation beitragen. WALTER (1927) hat jedoch gezeigt, welch geringen Einfluß die Bodenfeuchtigkeit auf die Verdunstung hat.

Bei der Erklärung für die niedrigere Verdunstung in den Palmenhainen ist auch die unterschiedliche Menge an Phytomasse zu berücksichtigen. Viele Vertreter der crassicaulen Sukkulantenbusch – Gesellschaften haben stark eingeschränkte transpirierende Blattflächen. Es ist daher anzunehmen, daß die Transpiration der großen Palmenblätter eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit nach sich zieht und so die Evaporationsverhältnisse in der Nähe der Blattkronen beeinflußt. Damit werden die mit den Evaporationsmessungen festgestellten unterschiedlichen Bedingungen am Palmenwuchsstandort ausschließlich von den Palmen selbst hervorgerufen.

Auf Grund der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates von *Phoenix canariensis* ist es fraglich, ob sich an Hand der gemessenen Evaporation Rückschlüsse auf die Wasseraufnahme der Palmen ziehen lassen. In ihren Assimilationsorganen weist *Phoenix canariensis* besondere

Schutzvorrichtungen auf, die von RUDOLPH (1911) untersucht wurden: Die Spaltöffnungen der Kanarenpalme sind vom *Amaryllis*-Typ und besitzen neben einer kräftigen Kutinauflagerung auf der Außenseite der Schließzellen noch sekundäre Vorsprungsleisten im Vorhof und Überbrückungen in der Atemhöhle. Diese Vorrichtungen verhindern ein beträchtliches Überschreiten der üblichen Transpiration, das sich negativ auf *Phoenix canariensis* – insbesondere auf den Jungwuchs – auswirken könnte.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß das Mikroklima für die Verbreitung von *Phoenix canariensis* von nur untergeordneter Bedeutung ist. Unterschiedliche Temperatur-, Luftfeuchtigkeits- und Evaporationsbedingungen wurden an den natürlichen Standorten der Kanarenpalme und den Vergleichsflächen nicht festgestellt oder konnten auf den Einfluß der Vegetation zurückgeführt werden. Das Lokalklima ist somit kein wuchsbestimmender Faktor für *Phoenix canariensis*.

In Kap. 3.5.2 wurde nachgewiesen, daß die Bodeneigenschaften der Palmenstandorte und die der Vergleichsareale erheblich voneinander abweichen. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß der Boden und die Vegetation eines Biotopes ein Wirkungsgefüge bilden. Oft ist es jedoch schwierig zu erkennen, ob die Flora wegen bestimmter vorhandener edaphischer Gegebenheiten einen Ort besiedeln konnte, oder ob umgekehrt die Vegetation diese Bodenbedingungen hervorgerufen hat. So wurde z.B. in den Böden der Palmenareale ein höherer Gehalt an Kohlenstoff und organischer Substanz im oberen Horizont festgestellt, der zweifellos auf die abgebaute Palmenstreu zurückzuführen ist. Auch der Gehalt an Nährstoffen, die von den Pflanzenwurzeln aus tieferen Bodenschichten aufgenommen werden und über die Streu in den Oberboden gelangen und sich dort anreichern, sagt wenig über die primären Standortbedingungen aus.

Höhere Aussagekraft haben dagegen Bodeneigenschaften wie Körnungsklasse und Wasserkapazität. Es wurde an anderer Stelle erwähnt, daß die Bodenart, die sich aus den Korngrößenfraktionen ergibt, ein wesentlicher Faktor für die Wasserführung des Bodens ist. Je feinkörniger ein Boden ist, um so mehr Adsorptionswasser vermag er aufzunehmen und um so höher ist die sich daraus ergebende Wasserkapazität. Darüber hinaus wird die Wasserkapazität von Einflußgrößen wie Bodengefüge, Art der Kationen und Gehalt an organischer Substanz bestimmt. An den natürlichen Wuchsarten von *Phoenix canariensis* und den Vergleichsflächen ergaben sich für Bodenart und Wasserkapazität erheb-

liche Differenzen, womit auf unterschiedliche Eigenschaften der untersuchten Böden geschlossen werden kann.

Sandböden haben günstige physikalische Eigenschaften, wie z.B. gute Wasserdurchlässigkeit und gute Durchlüftung, besitzen aber einen geringen Gehalt an nativen Nährstoffen, ein geringes Absorptionsvermögen für K- und NH₄-Ionen (leichte Auswaschung) und ein geringes Speicherungsvermögen für pflanzenverfügbares Wasser. Schluff- und Lehmböden mittleren Tongehaltes, haben eine hohe nutzbare Feldkapazität, einen hohen Gehalt an nativen Nährstoffen, sowie einen guten Luft- und Wasserhaushalt. Das geringe Wasserhaltevermögen ist die wesentliche Ursache für die geringe Ertragfähigkeit der Sandböden in humiden Gebieten, während hier Schluff- und Lehmböden bei gutem Gefüge die günstigere Konstellation chemischer und physikalischer Eigenschaften haben (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1979).

In ariden Gebieten verhalten sich die Bodenarten jedoch hinsichtlich der für die Pflanzen maßgeblichen Wasserverhältnisse gerade entgegengesetzt (WALTER 1962). Hier gelten die tonigen Böden als die trockensten und sandige sowie steinige Felsböden als die feuchtesten. Der Grund hierfür ist die geringe Durchfeuchtung des Bodens. Größere Wasservorräte findet man normalerweise nur in den oberen Schichten, soweit der Regen eindringt. Bei einem tonigen Boden durchfeuchtet der Niederschlag nur wenige Zentimeter, bei sandigen Böden dringt er tief ein und noch tiefer in steinige Substrate, bei denen nur die in Felsspalten befindliche Feinerde das Wasser zurückhält. Bei starker Verdunstung trocknen die Tonböden deshalb in ariden Gebieten rasch aus, während die Sand- und Felsböden das Regenwasser besser speichern können.

Auf Grund dieser Überlegungen ist anzunehmen, daß die stark sandhaltigen Böden der palmenlosen Orte bessere edaphische Bedingungen im Hinblick auf die Hydratur bieten, als die sandig-tonigen Böden, auf denen *Phoenix canariensis* wächst. Berücksichtigt man jedoch, daß der obere Horizont an den Palmenstandorten bis in eine Tiefe von 150 cm aus einem von Spalten durchzogenen steinigen Felsboden besteht (vgl. Abb. 8 und 28), kann das Niederschlagswasser den Spalten folgend absinken. Die Feinerde in den Klüften hat einen relativ hohen Anteil an Schluff und Ton und eine gute Wasserkapazität, so daß ein Teil des versickernden Wassers an solchen Stellen zurückgehalten wird. Ab 3 m Tiefe besteht der Boden in den untersuchten Gebieten hauptsächlich aus Feinerde mit hohem

Tongehalt. Bedingt durch die schlechte Wasserführung des Tones staut sich an diesen Stellen das im Boden versickernde Oberflächenwasser. Hinzu kommt unterirdisch ablaufendes Grundwasser, das von tonigen Lehmschichten zurückgehalten wird. Somit liegen für aride Gebiete sehr günstige Bodenkonstellationen vor, die es den Wurzeln junger Palmen ermöglichen, innerhalb gut durchfeuchterter Klüfte bis zur nassen tonreichen Erdschicht vorzudringen. Die Untersuchung des Wurzelsystems von *Phoenix canariensis* hat gezeigt, daß die Palmen hierzu sehr gut in der Lage sind. Mit ihren mindestens 9 m langen Wurzeln gehört *Phoenix canariensis* zu den Tiefwurzlern. Nicht nur der Wurzeltiefgang, auch die intensive radiale Bewurzelung tragen dazu bei, daß die wasserführenden Bodenschichten mit einer großen Anzahl von Wurzeln erreicht werden können.

Der felsige Oberboden an Palmenstandorten, durch dessen Spalten das versickernde Wasser ungehindert abfließen kann und in dem nur minimale Verdunstung stattfindet, sowie der tonreiche Unterboden, der das Niederschlagswasser festhält, gewährleisten eine kontinuierliche Wasserversorgung der Palmenwurzeln.

Es ist nicht auszuschließen, daß unter den palmenlosen Vergleichsarealen, deren tiefere Bodenhorizonte nicht untersucht wurden, ebenfalls unterirdische wasserführende Bodenschichten verlaufen. Das völlige Fehlen von Hang- und Bodenquellen läßt jedoch vermuten, daß das Grundwasser hier für die Palmen nicht nahe genug an die Erdoberfläche tritt.

Faßt man die edaphische Konstellation mit den anderen Ergebnissen der Standortuntersuchungen zusammen, so erkennt man, daß eine auffallende Parallelität zwischen der lokalen Vegetationsdifferenzierung und den chemisch – physikalischen Eigenschaften des Untergrundes besteht. Kein Faktor bestimmt die Verhältnisse an den untersuchten Palmenwuchsorten in gleichem Maße wie die Hydratur des Bodens. Sie ergibt sich aus der Bodenschichtung und -art, sowie der Wasserkapazität und der Grundwasserführung der einzelnen Bodenschichten. Der Zustand des Pedotops erlangt damit eine zentrale Bedeutung für die natürliche Verbreitung von *Phoenix canariensis*. So kommt *Phoenix canariensis* überall da zur Vorherrschaft, wo günstige edaphische Standortverhältnisse und die Wasserversorgung das Wachstum der Palmen gewährleisten (OBERDORFER 1965, LÜPNITZ 1971). Angesichts dieser Tatsache kann es als erwiesen angesehen werden, daß zwischen der lokalen Verbreitung von *Phoenix canariensis* und der Bodenfeuchtigkeit im Habitat ein kausaler Zusammenhang besteht. Abb. 35 doku-

mentiert diese Aussage. Die Aufnahme entstand im Barranco de los Silos und zeigt einige wildwachsende *Phoenix canariensis* in einer Bodenmulde, in der Grundwasser aus einer Bodenquelle austritt.

Das Vorkommen eines größeren (anthropogenen?) Palmenbestandes in den Sanddünen von Maspalomas scheint zunächst in Widerspruch zu der obigen Aussage zu stehen. HAUSEN (1951) hat aber schon darauf hingewiesen, daß es, bedingt durch den vulkanischen Ursprung der Inseln, in Küstennähe zur Bildung unterirdischer Süßwasserreservoirs kommt, von denen anzunehmen ist, daß sie für die Entwicklung der Palmen in den Dünensenken ausschlaggebend waren. Ähnliches ist von den *Phoenix dactylifera*-Vorkommen in den Oasen Nordafrikas bekannt.

Wie unsere Aufnahmen an den untersuchten natürlichen Habitaten von *Phoenix canariensis* ergeben haben, beantworten wir die Frage, wie sich die Palmenbestände in den sie umgebenden Sukkulantenbusch einfügen, in Übereinstimmung mit OBERDORFER (1965), der die Kanarische Dattelpalme als Bestandteil des subtropischen Sukkulantenbusch-Gebietes sieht und dort eine Spezialgesellschaft auenartiger Standorte im Bereich sickerfeuchter Böden bildet. Ein Übergreifen der *Phoenix canariensis*-Bestände in den formationsbiologisch völlig andersartigen kanarischen Sukkulantenbusch

wurde nicht beobachtet. Außer einer räumlichen Beziehung konnte keine Verbindung zwischen den beiden Phytozönosen hergestellt werden.

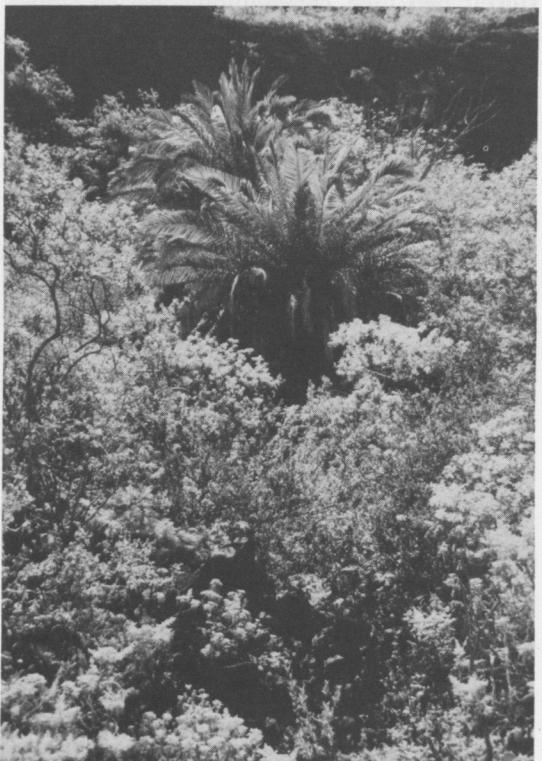


Abb. 35: Palmenjungwuchs nahe einer Bodenquelle.

5. Literatur

- ALVAREZ MARRERO, J. A., Servicio Municipal de Parques y Jardines. – Mündliche Mitteilungen.
- ANDRÉ, E. (1888): Le dattier des Canaries. – Rev. Hort. 60: 180–181.
- ARANA, V. & CARRACEDO, J. C. (1978): Los Volcanes de las Islas Canarias. I. Tenerife. – Madrid.
- ARANA, V. & CARRACEDO, J. C. (1978): Los Volcanes de las Islas Canarias. III. Gran Canaria. – Madrid.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – Wien.
- CHABAUD, B. (1882): Le *Phoenix canariensis*. – Prov. Agric. Hortic. Illustr. 19: 293–297.
- CHRIST, D. H. (1885): Vegetation und Flora der Kanarischen Inseln. – Bot. Jahrb. Syst. 6: 458–526.
- CORNER, E. J. H. (1966): The Natural History of Palms. – London.
- DRUDE, O. (1889): Palmae. In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.), Natürliche Pflanzenfamilien, II. Teil, 3. Abt. – Leipzig.
- FERNANDOPULLE, D. (1976): Climatic characteristics of the Canary Islands. In KUNKEL, G. (Hrsg.), Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Monog. Biol., Vol. 30. – Den Haag.
- GESSNER, B. (1986): Standortsökologische Untersuchungen an *Plocama pendula* AIT. (Rubiaceae) auf Teneriffa (Kanarische Inseln). – Beitr. Biol. Pflanzen 61: 117–144.
- HAUSEN, H. (1951): On the ground water conditions in the Canary Islands and their irrigation cultures. – Acta Geogr. 12/2: 1–45.
- HERNÁNDES, E. et al. (1991): La Palmera. – Santa Cruz de Tenerife.
- KLUG, H. (1968): Morphologische Studien auf den Kanarischen Inseln. Beiträge zur Küstenentwicklung und Talbildung auf einem vulkanischen Archipel. – Schr. Geogr. Inst. Univ. Kiel 24: 123–140.
- KUBIENA, W. L. (1956): Materialien zur Geschichte der Bodenbildung auf den Westkanaren (unter Einschluß von Gran Canaria). Sixième Congrès de la Science du Sol. 38: 241–246.
- KUNKEL G. (1993): Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt. 3. Aufl. – Stuttgart, Jena, New York.
- KUNTZE, H. et al. (1981): Bodenkunde. – Stuttgart.
- LÜPNITZ, D. (1971): Zur Physiognomie des Kanarischen Sukkulantenbusches. – Mainzer Naturwiss. Archiv 10: 133–148.
- LÜPNITZ, D. & LADWIG, M., (1992): Standortökologische Untersuchungen an *Euphorbia canariensis* L. (Euphorbiaceae). – Mainzer Naturwiss. Archiv 30: 119–137.
- MAIRE, R. (1957): Flore de l'Afrique du Nord. Vol. IV. – Paris.
- MEUSEL, H. (1965): Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur süd- und mitteleuropäischen Flora. – In GERSCH, M. (ed.): Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslere: 117–136.
- MONTESINOS BARRERA, J. (1979): La palmera canaria: Aspectos botánicos y culturales. – Aguayo 111: 17–21.
- NAUDIN, C. (1885): Le grand palmier des Canaries. – Rev. Hort. 57: 541–542.
- OBERDORFER, E. (1965): Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera (Kanarische Inseln). – Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl. 24: 47–104.
- ORESTOS, J. (1978): Manual agricola per la estimacion de caracteristicas fisicas del suelo. – Las Palmas.
- RODRIGUEZ, J. – L. G. (1990): Atlas interinsular de Canarias. – Santa Cruz de Tenerife.
- ROTHE, P. (1986): Kanarische Inseln. Lanzarote – Fuerteventura – Gran Canaria – Tenerife – Gomera – La Palma – Hierro. Samml. Geol. Führer 81. Berlin und Stuttgart.
- RUDOLPH, K. (1911): Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wissensch., Math.-Naturw. Cl., Abt. 1, Wien 120: 1049–1086.
- SARKAR, S. K. (1975): Taxonomic notes on *Phoenix*. – Ind. Science Congr. Ass. Proc.: 63, 81–82.
- SCHEFFER, F. & P. SCHACHTSCHABEL (1979): Lehrbuch der Bodenkunde. – Stuttgart.
- SCHENCK, H. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Kanarischen Inseln. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. „Valdivia“, 1898–1899, Bd. 2, Teil 1, Nr. 3: 1–181. Jena.
- SCHMINCKE, H. – U. (1976): The geology of the Canary Islands. In G. KUNKEL (Hrsg.), Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Monog. Biol., Vol. 30. – Den Haag.
- STEUBING, L. & FANGMEIER, A. (1992): Pflanzenökologisches Praktikum. – Stuttgart.
- TOMLINSON, P. B. (1961): Anatomy of the Monocotyledons. – Oxford.
- TORREROS, G. F. (1982): Relato de un viaje a Gran Canaria: Estudio sobre la Cultura de los Aborigines y la Historia Natural de la Isla. Bd. II. – Madrid.
- UHL, N. W. & DRANSFIELD, J. (1987): Genera Palmarum. A Classification of Palms – Based on the Work of Harold E. Moore, Jr. – Lawrence, Kansas.
- VAN DER BILT, H. W. (1973): Estudio geomorphologico de la cuenca de drenaje de Fataga y los barrancos del sur entre Maspalomas y Juan Grande Gran Canaria. Proyecto SPA-15: 1–15. – Madrid.
- VARIOS AUTORES (1980): Atlas Basico de Canarias. – Santa Cruz de Tenerife.
- WALTER, H. (1928): Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raume in verschiedenen Pflanzengesellschaften. – Jahrb. Wiss. Bot. 68: 252–253.
- WALTER, H. (1962): Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Bd. I: Die tropischen und subtropischen Zonen. – Jena.
- WEBB, P. B. & BERTHELOT, S. (1836–1850): Histoire naturelle des îles Canaries. III. Botanique. 2. Phytographia canariensis. – Paris.

