

Echium simplex, ein seltener Schopfrosettenbaum auf Teneriffa

Jürg Stöcklin und Heiner Lenzin

Echium simplex is one of three giant, monocarpic rosette trees among the 24 endemic species of the genus on the Canary Islands. The plant occurs with few populations at low elevation on the rocky north coast of the Anaga mountains on Tenerife. We studied the by far largest occurrence of *E. simplex* close to the lighthouse El Faro. The area was formerly agriculturally used, which is still indicated by the occurrence of weedy annuals and nutrient indicator plants. In a census of *E. simplex* in late April 2011, we counted c. 1300 flowering individuals, a total population size of about 10 000 individuals, and an average of 14.1% flowering individuals in three subsamples of the population. The size of flowering individuals was highly variable; even plants with rather small rosettes were flowering. Similarly, we estimated the age of flowering individuals to vary from 5 to 9 years. Largest individuals had rosettes with 90 cm in diameter and were up to 3 m high, with inflorescences of 1.5 m in height. The reproductive output is increasing exponentially with the size of plants and the length of their inflorescences; it amounted to more than 200 000 potential seeds in large individuals. We conclude that *E. simplex* despite its restricted occurrence in a small area is not endangered at the moment, but the plant deserves careful observation to allow immediate conservation measures in case of a decline in population size.

Die Gattung der Natternköpfe (*Echium*) aus der Familie der Boraginaceae ist auf den sieben Kanarischen Inseln mit 24 endemischen Arten vertreten (GARCÍA-MAROTO et al. 2009, STÖCKLIN 2011). Dank molekularer genetischer Untersuchungen weiss man heute, dass alle Natternkopf-Arten, die auf dieser vulkanischen Inselgruppe vorkommen, auf ein einzelnes Kolonisierungsereignis zurückgeführt werden können (BÖHLE et al. 1996). Durch Fernverbreitung von Vögeln dürften Samen einer krautigen Art vom Festland her auf eine der neu entstandenen Vulkaninseln gelangt sein. Durch rasche Artbildung auf den verschiedenen Inseln mit ihren unterschiedlichen Habitaten und Bodenverhältnissen entstand im Verlauf von einigen Millionen Jahren eine erstaunliche Arten- und Formenvielfalt (STÖCKLIN 2011). Im Unterschied zu den krautigen Natternköpfen des eropäischen Kontinents sind die meisten endemischen *Echium*-Arten der kanarischen Inseln verholzt und langlebig. Meistens handelt es sich um kandelaberförmige Sträucher unterschiedlicher Grösse, die jedes Jahr blühen oder aber es sind einmalig blühende (monokarpe) Riesenstauden oder eigentliche «Rosettenbäume». Die meisten *Echium*-Arten der Kanaren kommen nur auf einer oder wenigen Inseln vor. Die Natternköpfe sind damit ein spektakuläres Beispiel für «adaptive Radiationen», wie sie auf isolierten Inselgruppen im Ozean häufig auftreten.

Die weiss blühende Art *Echium simplex* DC. («Tajinaste blanco») ist eine von drei Arten der kanarischen Natternköpfe, die von ihrer Wuchsform her als stammbildende Riesenstau-

Keywords: Canary Islands, monocarpy, endemics, rosette tree, island evolution, „big bang“ reproduction

Adresse der Autoren:

Prof. Dr. Jürg Stöcklin, Dr. Heiner Lenzin
Botanisches Institut der Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel/Schweiz

Korrespondenz:

juerg.stoecklin@unibas.ch

Angenommen: 18. März 2013

Abb. 1: Blühende Individuen von *Echium simplex* an der Nordküste des Anaga-Gebirges auf Teneriffa oberhalb des Leuchtturms von El Faro ca. 250 m ü. M.



Foto: Sophie Schimidt

Abb. 1

den bezeichnet werden. Am berühmtesten ist die rotblühende *E. wildpretii* («Tajinaste rojo»), ein Natternkopf, der auf der Insel Teneriffa nur in der Gebirgshalbwüste der Cañadas innerhalb eines prähistorischen Vulkankraters auf über 2000 m ü. M. mit mehreren Populationen vorkommt. Die blaublühende *E. pininana* ist endemisch auf der Insel La Palma und kommt dort an wenigen Orten im Lorbeerwald auf ca. 600 m ü. M. vor (BRAMWELL & BRAMWELL 1990). *Echium simplex* ist ausgesprochen selten und wächst natürlicherweise ebenfalls nur auf Teneriffa, dort an der felsigen Nordküste des üppig grünen Anaga-Gebirges zwischen 50 bis 350 m ü. M. (BRAMWELL & BRAMWELL 1990). *Echium simplex* ist mittlerweile als Zierpflanze in Gärten auf allen kanarischen Inseln und in warm-temperierten Gegenden verbreitet und wird oft als bienne Art bezeichnet. Allerdings kommt sie auch in Kultur meist erst im dritten oder sogar erst nach 4–5 Jahren zum Blühen. Über ihren Lebenszyklus am natürlichen Standort auf den nordexponierten Küstenfelsen ist kaum etwas bekannt. Als wir in der zweiten Aprilhälfte 2011 auf einer Exkursion des Botanischen Instituts der Universität Basel im Anaga-Gebirge oberhalb des Leuchtturms El Faro auf eine grosse Population blühender *Echium simplex* stiessen, war deshalb unsere Neugier geweckt (Abb. 1).

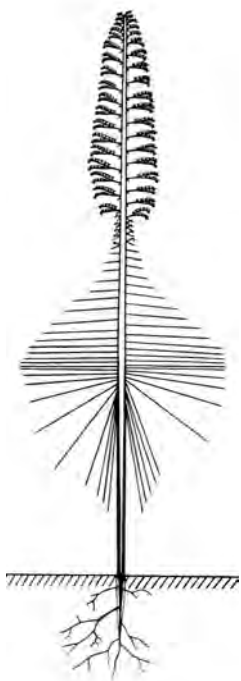


Abb. 2: Wuchsform von *Echium simplex*. Eine monopodial (unverzweigt) wachsende Blattrosette bildet im Verlauf der Jahre einen kurzen, maximal 1 m hohen Stamm. Das endständige Rosettenmeristem erzeugt nach mehreren Jahren den 1–2 m hohen Blütenstand (verändert nach KLOTZ 1959).

Wuchsform und Lebenszyklus von *Echium simplex*

Echium simplex (Boraginaceae) ist eine nur einmal blühende stammbildende Schopfrosettenstaude, genauer ein einstämmiger Schopfrosettenbaum (Abb. 2). Charakteristisch ist eine sich nicht verzweigende Blattrosette, die unbegrenzt monopodial (ohne Verzweigung) fortwächst, dadurch Jahr für Jahr immer grösser wird, bis schliesslich aus dem endständigen Rosettenmeristem ein grosser, unverzweigter Blütenstand gebildet wird (Abb. 3a–d). Nach Reifung einer grossen Zahl von Samen stirbt die Pflanze in ihrer Gesamtheit ab. Während die Blattrosette anfänglich bodenanliegend wächst, entsteht im Verlauf mehrerer Jahre durch die kontinuierliche Bildung neuer Blät-



Abb. 3a



Abb. 3b

ter ein bis zu einem Meter langer, mehrere Zentimeter dicker, verholzter Stamm, der von einer Schicht abgestorbener Blätter umhüllt wird und an dessen Ende die noch grüne, mittlerweile sehr grosse Rosette sitzt (Abb. 4). Es lässt sich darüber streiten, ob der verholzte Stamm es rechtfertigt, für diese Wuchsform den Begriff Baum anstatt Staude zu verwenden. Jedenfalls aber kombiniert die Wuchsform Eigenschaften, welche in der Jugend für Stauden, in späteren Stadien hingegen für Bäume charakteristisch sind. Der Begriff Schopfrosette kommt daher, dass bei dieser Wuchsform die inneren Blätter oft mehr oder weniger dicht gepackt sind und sich schopfförmig schützend über die jüngsten Blattorgane und das Rosettenmeristem legen (RAUH 1988).

Schopfrosettenpflanzen treten als Wuchsform häufig in tropischen Hochgebirgen auf, typischerweise sind es *Espeletia*- (Asteraceae) oder *Puya*-Arten (Bromeliaceae) in den Anden und Arten der Gattung *Dendrosenecio* (Asteraceae) oder *Lobelia* (Lobeliaceae) in den ostafrikanischen Hochgebirgen (FREY & LÖSCH 1998). Es dauert meist viele Jahre, manchmal mehrere Jahrzehnte, bis solche Pflanzen an ihren unwirtlichen Standorten zum Blühen kommen. Die wiederholt in verschiedenen Familien und unabhängig voneinander evoluierte Wuchsform legt nahe, dass es sich bei dieser Wuchsform um eine Anpassung an tropische oder subtropische Hochgebirgsbedingungen handelt. Dies gilt sicher für die kontinuierlich wachsende Blattrosette, da es in den Tropen im Jahresverlauf oft keine ausgeprägten Jahreszeiten gibt, hingegen v.a. im Gebirge ein ausgeprägtes Tageszeitenklima. Die Hülle abgestorbener Blätter wird als Isolierschutz gegen nächtlichen Bodenfrost interpretiert, und die tagsüber geöffneten Rosettenblätter krümmen sich bei Kälte in der Nacht schopfförmig ein und bilden dadurch eine isolierende Schutzhülle (SCHULZE et al. 2002). Im Fall von *Echium simplex*, das auf Teneriffa auf geringer Meereshöhe vorkommt, spielen solche Frostschutzmechanismen allerdings kaum eine Rolle. Die Bildung des verholzten Stamms ist hier eine Folge davon, dass das endständige Meristem wegen der kaum ausgeprägten Jahreszeiten über Jahre hinweg kontinuierlich Blätter bildet. Durch

Abb. 3a–b: Wachstum von *Echium simplex*

- a) 2-jährige Rosette
- b) ältere Rosette



Foto Iing Stöcklin

Abb. 3c



Foto Jonas Arnatz

Abb. 3d

Abb. 3c–d: Wachstum von *Echium simplex*

c) auswachsender Blütenstand

d) blühende Pflanze

das milde Klima erübrigt sich ein Schutz von Erneuerungsknospen im Boden oder in Bodennähe.

Neben der speziellen Wuchsform ist vor allem spektakulär, dass *E. simplex* und viele andere Schopfrosettenpflanzen nur einmal blühen und dabei einen Grossteil der im Verlauf der Jahre in Stamm und Blättern gespeicherten Energie in die Bildung einer grossen Zahl von Samen investieren, um nach deren Reifung abzusterben. Wenn man von annuellen Pflanzen absieht, ist diese manchmal als «Big Bang» bezeichnete Reproduktion recht selten; die meisten langlebigen Pflanzen blühen wiederholt und investieren jeweils nur einen Teil ihrer gespeicherten Ressourcen in die Reproduktion. Was ist der Grund dafür, dass eine Pflanze sich nur einmal reproduziert? Antworten auf diese Frage versucht die Evolutionsbiologie zu geben, genauer eine Theorie, welche sich mit unterschiedlichen Lebensgeschichten von Organismen beschäftigt (Life-History Theory, STEARNS 1992). Diese Theorie postuliert, dass die Eigenheiten des Lebenszyklus von Organismen durch die Selektion so gesteuert werden, dass eine maximale Anzahl Nachkommen gebildet wird. Massgebliche Merkmale des Lebenszyklus sind der zeitliche Verlauf der Investition von Ressourcen (Energie und Nährstoffe) ins vegetative Wachstum, das Alter oder die Grösse, bei der ein erstes Mal reproduziert wird, die Häufigkeit von Reproduktionsereignissen, die Zahl und der Nährstoffvorrat von Nachkommen (Samen) und schliesslich der Zeitpunkt von Seneszenz und Tod. Da nicht alle Merkmale des Lebenszyklus gleichzeitig maximiert werden können, resultieren je nach den Umweltbedingungen, unter denen die Arten evoluiert sind, unterschiedliche Lebenszyklen. In der Regel sind monokarpe Pflanzen, die sich nur einmal reproduzieren, um dann abzusterben, kurzlebig bzw. annuell. Annuelle Pflanzen sind gegenüber mehrjährigen im Vorteil, wenn die Mortalität älterer Individuen im Vergleich zu jener jüngerer



Foto Maurice Skellon

Abb. 4



Foto Maurice Skellon

Abb. 5

gross ist. Im umgekehrten Fall ist es von Vorteil, langlebig zu sein und sich nicht nur einmal, sondern wiederholt zu reproduzieren. Sind Pflanzen hingegen mehrjährig und reproduzieren trotzdem nur ein einziges Mal, müssen sie, um gegenüber einjährigen konkurrenzfähig zu sein, eine enorm grosse Anzahl von Nachkommen produzieren (SILVERTOWN 1983). In der Tat sind mehrjährige, monokarpe Pflanzen verhältnismässig selten (YOUNG & AUGSPURGER 1991). Die Evolution von mehrjährig monokarpen Pflanzen setzt voraus, dass es für diese besser ist, einmalig alle Ressourcen in die Reproduktion zu investieren, weil die Mortalität bis zu einem allfälligen weiteren Reproduktionsereignis so gross ist, dass die Gesamtzahl der Nachkommen bei mehrmaliger Reproduktion insgesamt kleiner wird (YOUNG 1990). Eine wichtige Voraussetzung für die Evolution von mehrjährigen, perennen Pflanzen scheint zu sein, dass mit zunehmender Samenproduktion der Aufwand für die Bildung der Samen kleiner wird, oder anders formuliert, dass die Anzahl der erfolgreichen Nachkommen mit der Grösse des Blütenstands deutlich zunimmt (SCHAFFER & GADGIL 1975). Beispielsweise kam YOUNG (1990) zum Schluss, dass bei den afrikanischen Lobelien des Mount Kenya trockene Bedingungen die Evolution von mehrjährig monokarpen Formen begünstigt hat, weil unter diesen Bedingungen mehrmaliges Reproduzieren für die langsam wachsenden Pflanzen mit einem zu hohen Aufwand verbunden wäre.

Gewisse morphologische Eigenschaften innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe scheinen die Entstehung von mehrjährig monokarpen Pflanzen zu begünstigen. Dazu zählen das Vorkommen von Rosetten, die nur ein Mal blühen, das Vorkommen endständiger Blütenstände, die unbegrenzt wachsen können und unverzweigt sind, sowie der Besitz einer Pfahlwurzel. Unbegrenzt wachsende Blütenstände und die Speicher-

Abb. 4: Mehrjähriges Individuum von *Echium simplex* mit einem ca. 70 cm hohen Stamm. Zum Teil wurden die älteren, abgestorbenen Blätter entfernt, um den Stamm sichtbar zu machen.

Abb. 5: Untersuchungsstandort mit dichtstehenden blühenden Individuen von *Echium simplex* an der Nordküste des Anaga-Gebirges auf Teneriffa im April 2011.

möglichkeiten einer Pfahlwurzel bilden die strukturellen und energetischen Voraussetzungen für den enormen Aufwand den mehrjährige, monokarpe Pflanzen für ihre Fortpflanzung betreiben (YOUNG & AUGSPURGER 1991).

Untersuchungsfläche und Methoden

Echium simplex wächst in grosser Zahl auf den nordexponierten Küstenfelsen und Abhängen im Osten des Anaga-Gebirges auf Teneriffa, nordwestlich der Ortschaft Chamorga, unterhalb der Felsen am Weg von den Casas de Tafada zum Leuchtturm El Faro. Die Population erstreckt sich auf einer Höhe von ca. 150 bis max. 400 m ü. M. auf einer Fläche von etwas mehr als einem halben Quadratkilometer. Gelegentlich sieht man auch einzelne blühende Pflanzen, wenn man auf dem Weg der Nordküste entlang wandert. Der Standort hat ein warm-temperiertes Küstenklima mit mittleren Monatstemperaturen zwischen 17 bis 19 °C im Winter und 20 bis 25 °C im Sommer. Die Nähe des Meeres wirkt ausgleichend. Im Sommer ist es sehr trocken, im Winter gibt es Niederschläge, aber nur in geringer Menge. Durch die exponierte Lage im Nordosten ist das Gebiet dem feuchten Nordost-Passat ausgesetzt, der für den üppig-grünen Bewuchs des nordöstlichen Anaga-Gebirges verantwortlich ist. Die Vegetation ist strauchig-krautig, trocken-mediterran und durch zahlreiche Endemiten geprägt. Das Gebiet wurde früher vom mittlerweile zerfallenen Weiler «Casas Blancas» aus landwirtschaftlich genutzt und war teilweise terrassiert. Noch heute ist in der weiteren Umgebung eine verfallene Traubenpresse zu sehen. Auf die frühere Nutzung weisen auch Nährstoff- und Störungszeiger hin (Tab. 1). Neben den auffällig weissen Blütenständen von *Echium simplex* (Weisser Anaga-Natternkopf, «Tajinaste blanco») bestimmen *Artemisia thuscula* (Kanaren-Beifuss, «Incienso [morisco]»), die ebenfalls endemische *Descurainia millefolia* (Tausendblättrige Rauke), die riesigen Köpfe des stängellosen *Aeonium canariense* (Kanarisches Dickblatt, «Bejeque») und *Adenocarpus foliolosus* (Blättchenreicher Drüsenginster, «Codeso») das Bild (Abb. 1, 5 und Tab. 1).

Um den Lebenszyklus von *Echium simplex* zu beschreiben, führten wir am 24. April 2011 folgende Messungen und Beobachtungen durch:

> Zur Abschätzung der Grösse der Population wurden alle blühenden Individuen in einem Küstenstreifen oberhalb des Leuchtturms El Faro und unterhalb der Felsen bei den Casas de Tafada auf einer Fläche von etwa einem halben Quadratkilometer so genau wie möglich gezählt.

> Um die Populationsstruktur zu beschreiben und die Grösse der Pflanzen zu messen, wurde der Rosettendurchmesser (doppelte Blattlänge) und die Blattbreite des grössten Blattes aller vegetativen und blühenden Individuen auf drei zufällig ausgewählten Flächen von je 100 m² vermessen. Von den blühenden Individuen wurde zusätzlich die Höhe bis zum Ansatz

und die Länge des Blütenstands gemessen. Anhand des Rosettdurchmessers wurde eine Häufigkeitsverteilung der Grösse vegetativer und blühender Individuen erstellt.

> Zusätzlich wurden alle blühenden Individuen auf einer besonders trockenen, flachgründigen Fläche von 100 m² sowie alle verfügbaren freistehenden und blühenden Individuen an Felsstandorten vermessen.

> Anhand ihrer Durchmesser sowie der Anzahl Blätter und Blattnarben wurde das Alter von Rosetten und blühenden Individuen abgeschätzt. Von einer im Vorjahr abgestorbenen Pflanze wurde zudem bodennah eine Probe des Stamms genommen, um anhand von Jahrringen das Alter zu bestimmen.

> Um das Potential zur Bildung von Samen abzuschätzen, wurden von einer der grossen, einer mittleren und einer kleinen Pflanze die Anzahl Wickel, Blüten und die Zahl der reifenden Klausenfrüchte (Samen) in jeweils drei Abschnitten des Blütenstands ausgezählt und für die gesamte Pflanze extrapoliert.

Ergebnisse

Populationsgrösse

Die Anzahl der blühenden Individuen von *Echium simplex* im Gebiet oberhalb des Leuchtturms von El Faro betrug im Frühjahr 2011 mindestens 1300 Individuen, möglicherweise aber auch 100 bis 200 mehr. Durch die grosse Ausdehnung der Population ist eine exakte Schätzung schwierig. Da der Anteil reproduzierender Individuen auf den 2011 ausgezählten Flächen (s.u.) im Durchschnitt 14% aller Pflanzen ausmachte, dürfte die Populationsgrösse 9000–10 000 Individuen erreichen. Allerdings war die Zahl blühender Pflanzen im Vergleich zum vorherigen Jahr sehr hoch und deshalb der Anteil blühender Pflanzen besonders hoch (eigene Beobachtung J. Stöcklin).

Populationsstruktur

Die kleinsten Rosetten von *E. simplex*, vermutlich im Herbst des Vorjahrs gekeimt, hatten einen Durchmesser von 10 bis 15 cm und 6 bis 7 Blätter. Die grössten Rosetten bestanden aus 50 bis 60 Blättern, hatten einen Durchmesser von 90 cm, und ihre Blätter waren bis zu 8 cm breit. Ältere Individuen bilden einen verholzten Stamm (Abb. 4), der eine Höhe von bis zu 70 cm und einen Stammdurchmesser von 6 bis 7 cm erreichen kann.

Von den 391 Individuen auf den drei untersuchten Flächen von je 100 m² blühten insgesamt 55, im Durchschnitt 14.1 ± 3.8% (Abb. 6). Blühende Individuen waren unterschiedlich gross. Bereits Rosetten mit einem Durchmesser von 40 bis 50 cm bildeten einen Blütenstand, weshalb die Häufigkeit grösserer Rosetten rasch abnimmt, da die Pflanzen nach dem Blühen absterben. Der Anteil vegetativer Pflanzen war aber auch bei sehr grossen Rosetten beträchtlich, was dazu führt, dass die Grösse von sich reproduzierenden Pflanzen eine weite Amplitude aufwies (Abb. 6). Nimmt man an, dass sich die Population in einem Gleichge-

Tabelle 1: Artenliste am Standort von *Echium simplex* am nordexponierten Hang (Neigung 10–30°) des Anaga-Gebirges oberhalb des Leuchtturms El Faro auf ca. 250 m ü.M. im April 2011.

Häufigkeitsangaben:

++++ = dominant

+++ = häufig

++ = verbreitet

+ = zerstreut

– = selten

(Nomenklatur nach SCHÖNFELDER & SCHÖNFELDER 2005).

<i>Echium simplex</i>	++++
<i>Artemisia thuscula</i>	++++
<i>Descurainia millefolia</i>	++++
<i>Aeonium canariense</i>	+++
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	+++
<i>Avena cf. barbata</i>	+++
<i>Sisymbrium officinalis</i>	+++
<i>Achyranthes sicula</i>	++
<i>Adenocarpus foliolosus</i>	++
<i>Anagallis arvensis</i>	++
<i>Bromus sterilis</i>	++
<i>Galactites tomentosa</i>	++
<i>Pericallis cf. appendiculata</i>	++
<i>Psoralea bituminosa</i>	++
<i>Rubia fruticosa</i>	++
<i>Torilis arvensis</i>	++
<i>Andryala pinnatifida</i>	+
<i>Dactylis smithii</i>	+
<i>Echium plantagineum</i>	+
<i>Geranium rotundifolium</i>	+
<i>Oxalis pes-caprae</i>	+
<i>Aeonium lindleyii</i>	–
<i>Ceropegia spec.</i>	–
<i>Convolvulus floridus</i>	–
<i>Echium leucophaeum</i>	–
<i>Echium strictum</i> × <i>leucophaeum</i>	–
<i>Ferula linkii</i>	–
<i>cf. Hypochoeris spec.</i>	–
<i>Lobularia canariensis</i>	–
<i>Rumex spec.</i>	–
<i>Sonchus radicans</i>	–

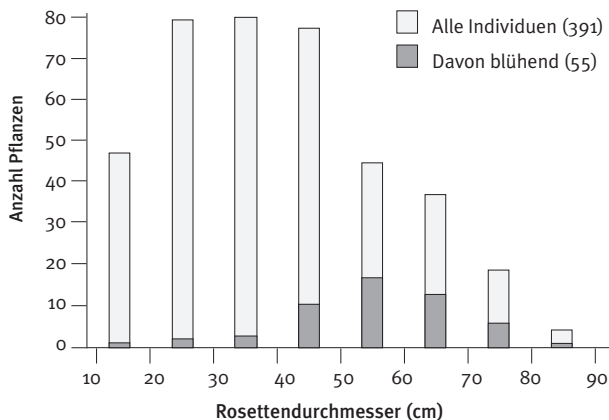


Abb. 6

Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der Grösse aller vegetativen (hell) und blühenden (dunkel) Individuen anhand des Rosettendurchmessers von *Echium simplex* auf drei 100 m² grossen Flächen an der Nordküste des Anaga-Gebirges auf Teneriffa.

wicht befindet, die Geburtsrate und der Anteil blühender Pflanzen über die Jahre hinweg konstant bleibt und die Zahl der blühenden und nachher absterbenden Individuen durch die jährlichen Geburten ergänzt wird, kann aus dem gemessenen Anteil blühender Pflanzen geschlossen werden, dass Individuen von *E. simplex* am untersuchten Standort im Durchschnitt nach 6 Jahren ins reproduktionsfähige Alter kommen.

Höhe der sich reproduzierenden Individuen

Sich reproduzierende Individuen erreichten eine Höhe bis zu 3 m, wovon der verlängerte Blütenstand bis zu 1.5 m beitragen konnte. Je grösser der Rosettendurchmesser, desto länger ist in der Regel der Blütenstand. Zum Zeitpunkt der Untersuchung (24. April 2011) waren allerdings die Blütenstände der meisten blühenden Pflanzen noch nicht voll ausgewachsen. Im Durchschnitt erreichten blühende Pflanzen eine Höhe von 169 ± 35 cm (Mittelwert \pm SD). Blühende Individuen an Felsstandorten waren ähnlich hoch. Demgegenüber waren blühende Individuen auf der trockenen Fläche mit 120 ± 27 cm deutlich kleiner. Auf dieser Fläche war der Anteil blühender Pflanzen mit 12.3% etwas geringer als in der übrigen Population.

Alter der sich reproduzierenden Individuen

Bei älteren Individuen sind die abgestorbenen Blätter früherer Jahre meist noch vorhanden. Anhand des abgestuften Verwitterungsgrads älterer Blätter lässt sich auf das Alter blühender Individuen schliessen. Es wurde auf 5 bis 9 Jahre geschätzt.

Gefärbte Dünnschnitte des verholzten Stammquerschnitts eines im Vorjahr blühenden und dann abgestorbenen Individuums zeigten im äusseren Bereich drei deutliche Ringstrukturen unterschiedlich grosser verholzter Gefässe (Xylem, Abb.



Abb. 7a

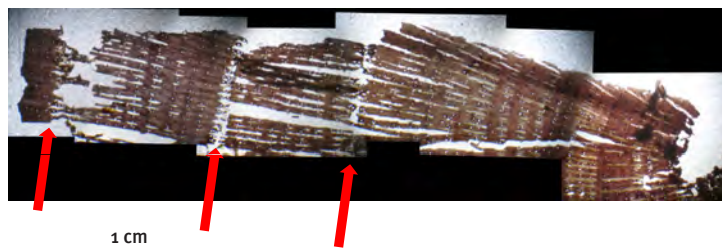


Abb. 7b

7a–b). Da es keine eigentliche Winterruhe gibt, dürften diese Ringstrukturen jährliche Feuchte- und Trockenperioden widerspiegeln. In der innern Hälfte des Stamms sieht man zwar makroskopisch Ringe, dabei handelt es sich aber um Dichteschwankungen bzw. einen unterschiedlichen Verholungsgrad der Zellen. Mit Sicherheit lässt sich nicht ausschliessen, dass sich im zentraleren Teil des Xylems noch die eine oder andere Ringgrenze befindet. Demnach hat die untersuchte Pflanze frühestens nach 4, möglicherweise aber auch erst nach 5 oder 6 Jahren geblüht.

Abb. 7a: Stammquerschnitt (in Bodennähe) eines grossen, im Vorjahr sich reproduzierenden und anschliessend abgestorbenen Individuums von *Echium simplex*.

Abb. 7b: Mit Phloroglucin-HCl gefärbter Dünnschnitt (70 Mikrometer); die Pfeile zeigen drei deutliche Ringstrukturen.

Teilblütenstände, Blütenanzahl und reife Teilfrüchte (Samen)

Der Blütenstand von *Echium*-Arten setzt sich aus zahlreichen Teilblütenständen (sogenannten Thyrsen) zusammen (Abb. 8 und 9). Im Fall von *E. simplex* sind es Doppelwickel; vereinzelt kommen sogar 3 oder 4 Verzweigungen pro Teilblütenstand vor. Aus jeder Blüte entsteht nach erfolgreicher Bestäubung eine Klausenfrucht, die wiederum aus 4 Teilfrüchten mit je einem Samen besteht. Mit der Länge des Blütenstands nimmt die Zahl der Teilblütenstände und die Zahl der Blüten pro Wickel stark zu. Die Kleinste der untersuchten Pflanzen hatte im Durchschnitt 12, die Grösste 51 Blüten pro Wickel. Auch die Zahl reifender Teilfrüchte nahm mit der Länge des Blütenstands zu, von im Durchschnitt 1.9 bei der kleineren auf 3.2 bei der grössten Pflanze. Auf diese Weise nimmt die Zahl der Samen, die potentiell gebildet werden können, mit zunehmender Länge des Blütenstands enorm zu und erreichte beim grössten Individuum 234 000; beim kleinsten waren es nur 4560 (Tab. 2). Als Bestäuber wurden häufig Honig- und Wildbienen beobachtet, aber auch viele Käfer und Ameisen taten sich an den Blüten gütlich.



Foto Serena Vomzun

Abb. 8



Foto Anna Goretti

Abb. 9

Abb. 8: An einem grossen Individuum von *Echium simplex* wird die Zahl der Blüten und die potentielle Anzahl der gebildeten Samen ausgezählt.

Abb. 9: Ausschnitt aus einem Blütenstand von *Echium simplex*, der sich aus zahlreichen Teilblütenständen zusammensetzt.

Diskussion

Populationsgrösse und Gefährdung

Trotz der festgestellten grossen Zahl von Individuen ist *Echium simplex* eine seltene Art. Die Pflanze kommt nur an wenigen Orten in einem begrenzten Gebiet an der Nordküste des Anaga-Gebirges vor. Die untersuchte Population dürfte mit Abstand die grösste Population sein. Oft sind Arten bedroht, weil ihre Populationen sehr klein sind. Grosse Populationen sind in der Regel nicht gefährdet. Besteht eine Art aber aus nur einer oder sehr wenigen Populationen in einem kleinen Gebiet, kann eine einzelne Katastrophe oder aber grössere Umweltveränderungen, z.B. des Klimas, die Art zum Aussterben bringen, selbst wenn die Zahl der Individuen in diesem Gebiet sehr gross ist. Mit ungefähr 10 000 Individuen hat die untersuchte Population von *E. simplex* eine komfortable Grösse, welche die Population gegen demographische Zufallsschwankungen, Wetterunbilden aber auch gegen negative genetische Effekte (Inzucht) unempfindlich machen sollte (PRIMACK 1993). Möglicherweise ist die Population von *E. simplex* sogar grösser als von uns festgestellt. Wir zählten die blühenden Individuen und extrapolierten anhand des in drei Flächen à 100 m² festgestellten Verhältnisses von vegetativen zu reproduktiven Pflanzen. Unsere Untersuchung könnte die räumliche Ausdehnung der Population unterschätzt haben. Dass eine einzelne Population, selbst wenn diese sehr gross ist, trotzdem gefährdet sein kann, zeigt das ebenfalls mehrjährig-monokarpe Haleakala-Silberschwert (*Argyroxiphium sandwicense* subsp. *macrocephalum*), welches nur im Vulkankrater der Hawaii-Insel Maui vorkommt. Die Pflanze ist seit 1992 geschützt, kommt in mehreren Teilpopulationen vor und hatte insgesamt eine Populationsgrösse von mehr als 60 000 Individuen, die aber in den letzten Jahren als Folge der Klimaerwärmung und zu-

nehmender Trockenheit stark abgenommen hat und jetzt nur noch halb so gross ist (KRUSHELNYCKY et al. 2013).

Monokarper Lebenszyklus und Variabilität des Blühens

Von den 24 endemischen *Echium*-Arten der Kanaren sind die meisten verholzt und bei immerhin drei Arten handelt es sich um mehrjährige, monokarpe Rosettenbäume. Nach der von BÖHLE et al. (1996) veröffentlichten Phylogenie der kanarischen *Echium*-Arten sind die beiden monokarpen Rosettenbäume *E. wildpretii* und *E. pininana* Schwesterarten, während die nächstverwandten Arten von *E. simplex* mehrjährig, aber nicht monokarp sind. Das bedeutet, dass die Wuchsform mehrjähriger, monokarper Rosettenbäume auf den Kanaren mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden ist. Es ist nicht bekannt, welche Faktoren dabei im speziellen eine Rolle gespielt haben. Bemerkenswert ist immerhin, dass die Lebensform der monokarpen Rosettenbäume auf den Kanaren in ganz unterschiedlichen Habitaten vorkommt: in der tropischen Gebirgswüste der Cañadas (*E. wildpretii*), im feucht-warmen Lorbeerwald auf La Palma (*E. pininana*), und an der trocken-warmen Küste des Anaga-Gebirges auf Teneriffa (*E. simplex*). Es dürften also unterschiedliche Umwelt- und Selektionsbedingungen dafür verantwortlich sein, dass monokarpe Rosettenbäume auf den Kanaren mehrmals und unabhängig voneinander entstanden sind. Tatsächlich zeigt die Gattung *Echium* Eigenschaften, welche eine gute Vorbedingung für die Evolution dieser Wuchsform sind. Dies gilt insbesondere für das Vorkommen von Rosetten mit unverzweigten, endständigen Blütenständen, deren Wachstum nicht durch eine endständige Blüte beschränkt ist. Langlebigkeit und grosse Blütenstände sind bei fast allen Kanaren-Endemiten aus der Gattung *Echium* auffällige Merkmale und insbesondere die Langlebigkeit wird durch das Fehlen ausgeprägter Jahreszeiten begünstigt. Die Entstehung von Monokarpie setzt zusätzlich voraus, dass einmalige Reproduktion mit einer maximalen Anzahl Samen vorteilhaft ist, weil die Mortalität bis zu einem weiteren Reproduktionsereignis zu gross wäre, möglicherweise weil es zu lange dauert und das Wachstum durch schwierige Umweltbedingungen zu langsam erfolgt. Auch das Verhalten von Bestäubern kann Monokarpie begünstigen, wenn diese grössere Blütenstände sehr viel häufiger besuchen als kleinere (SCHAFFER & SCHAFFER 1979). Wie dem auch sei, offenbar existieren im tropisch-subtropischen Klima der Kanaren sowohl im warm-feuchten Lorbeerwald, in der zumindest im Sommer heiss-trockenen Küstenvegetation, als auch in der Gebirgswüste der Cañadas Bedingungen, die diesen nicht gerade alltäglichen Lebenszyklus begünstigen.

Im Fall von *Echium simplex* dürften die regelmässigen Trockenperioden im Gebiet ihres Vorkommens und das dadurch erzwungene langsame Wachstum eine wichtige Rolle spielen. *E. simplex* wird oft als bienne Art bezeichnet, braucht aber auch in Kultur unter günstigen Umständen (>10 °C, nährstoffreiche

Böden, keine Konkurrenz) meistens 3 Jahre, bis sie zum Blühen kommt (Angaben diverser Samenanbieter im www). Am natürlichen Standort sind es deutlich mehr, 5–9 Jahre gemäss unseren Untersuchungen. Die beobachtete grosse Spannweite ist wahrscheinlich nicht nur bedingt durch die methodische Unsicherheit, wie sie eine Momentaufnahme im Gegensatz zu einer Langzeituntersuchung nach sich zieht. Die enorme Variabilität in der Grösse der sich reproduzierenden Individuen (Abb. 6) lässt darauf schliessen, dass die Generationsdauer bei *E. simplex* tatsächlich sehr variabel ist. Das macht für eine einmal blühende Pflanze Sinn. Würden sich alle gleichaltrigen Pflanzen gleichzeitig reproduzieren und dies zufällig in einem ungünstigen Jahr, dann wäre das Aussterberisiko für die Population hoch. Das Problem lösen annuelle Pflanzen meist dadurch, dass ihre Samen dormant sind und im Boden während Jahren überleben können. Mehrjährige, sich nur einmal reproduzierende Pflanzen haben selten dormante Samen, hingegen sind sie oft bezüglich der Zeit bis zur Blüte sehr variabel (YOUNG & AUGSPURGER 1991). Diese Variabilität ist entweder eine Folge kleinräumiger Unterschiede der Umwelt- und Wachstumsbedingungen (Feuchtigkeit, Bodennährstoffe, Konkurrenz); oder aber diese Variabilität kann zumindest teilweise eine genetisch bedingte Eigenschaft des Lebenszyklus sein. Was im Fall von *E. simplex* zutrifft, liesse sich nur durch kontrollierte Experimente feststellen.

Grösse und Samenproduktion

Relativ zur Grösse reproduzierender Individuen nahm das Potential zur Bildung von Samen stark zu (Tab. 2). Wie weit dieses Potential schlussendlich ausgeschöpft wird, muss unsere Untersuchung offen lassen. Auf Grund theoretischer Überlegungen ist bei einmal blühenden, monokarpen Pflanzen aber genau dies zu erwarten, dass nämlich mit zunehmendem Aufwand für die Reproduktion die Samenzahl nicht nur linear zunimmt, sondern sich die zunehmenden Investitionen in die Reproduktion in einer exponentiell immer grösseren Anzahl Samen bzw. Nachkommen niederschlägt (YOUNG 1990, STEARNS 1992). Das dürfte bei *E. simplex* daran liegen, dass mit zunehmender Grösse der kegelförmige Blütenstand ein grösseres Volumen hat und viel mehr an gespeicherten Ressourcen für die Reproduktion zur Verfügung stehen. SILVERTOWN (1983) hat darauf hingewiesen, dass für eine exponentielle Zunahme der Samenzahl ein bestimmter morphologischer Bau des Blütenstands notwendig ist, weshalb mehrjährige, monokarpe Pflanzen in bestimmten Familien häufiger sind als in andern. Bei *E. simplex* nimmt mit zunehmender Länge des Blütenstands nicht nur die Zahl der Verzweigungen (Wickel), sondern auch die Zahl der Blüten pro Wickel, sowie die Anzahl der pro Klausenfrucht gebildeten Samen zu, sodass mit der Grösse der Pflanzen das Potential zur Bildung von Samen exponentiell ansteigt (Tab. 2). Bezüglich der Zahl der Wickel und ihrer Grösse bzw. der Anzahl Blüten ist dieser Effekt einfach nachvollziehbar. Was ist hingegen der

Tabelle 2: Gesamthöhe, Länge des Blütenstands sowie Anzahl Wickel, Blüten und potentielle Anzahl Samen von drei unterschiedlich grossen blühenden Individuen von *Echium simplex*.

Höhe (cm)	Blütenstandslänge (cm)	Wickel	Blüten	Samen
288	147	7 650	75 000	234 000
176	71	2 700	13 000	25 000
98	32	200	2 400	4 560

Grund, dass mit zunehmender Grösse auch mehr Samen pro Blüte gebildet werden? Möglich wäre, dass kleinere Blütenstände weniger Bestäuber anziehen und dadurch weniger Samenanlagen befruchtet werden. Unsere Beobachtungen deuten aber nicht darauf hin, dass eine Bestäuber-Limitierung vorhanden ist. Bestäuber waren auf allen Blüten sehr aktiv und häufig. Es könnte hingegen sein, dass bei kleineren Pflanzen Selbstbestäubung häufiger ist, so dass es zu mehr Inzucht und Samenaborten kommt, wie dies unter Trockenstress bei *Echium wildpretii* beobachtet wurde (SEDLACEK et al. 2012). Wahrscheinlich ist, dass kleinere Pflanzen so wenig Ressourcen zur Verfügung haben, dass die Abortrate befruchteter Samenanlagen bei kleinen Pflanzen grösser ist. Aber auch die grösste der vermessenen Pflanzen konnte nicht das gesamte Potential ihrer Blüten für die Samenbildung ausnützen; im Durchschnitt waren auch bei diesem Individuum nur etwas mehr als drei der vier potenziellen Samen pro Klausenfrucht am Ausreifen. Es ist ein gängiges Phänomen, dass Pflanzen viel mehr reproduktive Strukturen bilden, als sie tatsächlich benötigen bzw. nutzen können (STEPHENSON 1981). Die Gründe dafür sind komplex und sollen hier nicht diskutiert werden. Das bei *E. simplex* gefundene Muster lässt aber darauf schliessen, dass die vorhandene Blütenzahl bei grösseren Individuen dank mehr Reserven besser genutzt werden kann.

Schlussfolgerung

Echium simplex ist trotz des räumlich begrenzten Vorkommens an der Nordküste des Anaga-Gebirges wegen der hohen Individuenzahl der untersuchten Population zur Zeit kaum gefährdet. Die spektakuläre Wuchsform an diesem trockenwarmen Standort in Küstennähe ist im ersten Moment aber eine Überraschung. Monokarpe Schopfrosettenbäume dieser Art kennt man sonst eher aus tropischen Hochgebirgen. Im Vergleich mit diesen ist das Alter blühender *E. simplex*-Individuen mit 5–9 Jahren deutlich geringer, aber höher als bei *E. pininana* im feuchtwarmen Lorbeerwald von La Palma, die mit durchschnittlich 3.5 Jahren zur Blüte kommt (MATTHIES et al. 2007). Die ausgeprägte Trockenperiode im späteren Frühjahr und Sommer dürfte für das langsame Wachstum von *E. simplex* an diesem küstennahen Standort verantwortlich sein. Die grosse Variabilität in der Grösse blühender Individuen ist typisch für

monokarpe Pflanzen, aber möglicherweise an einem trockenen Standort für das langfristige Überleben besonders wichtig. Möglich ist, dass *E. simplex* durch die frühere, heute aber aufgebene landwirtschaftliche Nutzung begünstigt wurde, beispielsweise durch lückige Bodenverhältnisse und Nährstoffe im Boden. Weil endemische Arten durch Klimaveränderungen und anthropogene Einwirkungen besonders gefährdet sind, wäre es wichtig, durch eine regelmässige Beobachtung der Entwicklung von *E. simplex* einen allfälligen Niedergang der Population frühzeitig zu diagnostizieren, um allfällige Schutzmassnahmen rechtzeitig ergreifen zu können.

Dank

Dank gebührt allen Studierenden der Universität Basel, die an diesem Projekt beteiligt waren und gemeinsam die Daten für diese Arbeit erhoben haben: Jonas Arnaiz, Livia Bieder, Maj Brodmann, Dominik Dietler, Jerome Egli, Anna Gorenflo, Alexandra Grosse, Carla Mosimann, David Preiswerk, Michaela Roth, Sophie Schmid, Eliane Schneider, Maurice Skelton, Alexandra Streuber, Christophe Von Arx, Seraina Vonzun. Georg von Arx wird herzlich gedankt für die dendrochronologische Untersuchung des verholzten Stamms von *E. simplex* und Susanna Riedl für die grafische Bearbeitung von Abb. 6. Wir danken Diethart Matthies und Halil Kesselring für das Durchlesen früherer Fassungen dieses Artikels. Alle Fotos aus Teneriffa stammen von den Exkursionsteilnehmenden.

Literatur

- BÖHLE U-R, HILGER HH, MARTIN WF (1996) Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 11740–11745
- BRAMWELL D, BRAMWELL Z (1990) Flores Silvestres de las Islas Canarias. Edicion Rueda, Madrid-España
- FREY W, LÖSCH R (1998) Lehrbuch der Geobotanik. Spektrum Akademischer Verlag, München
- GARCÍA-MAROTO F, MAÑAS-FERNÁNDEZ A, GARRIDO-CÁRDENAS JA, LÓPEZ ALONSO D, GUIL-GUERRERO JL, GUZMÁN B, VARGAS P (2009) $\Delta 6$ -Desaturase sequence evidence for explosive Pliocene radiations within the adaptive radiation of Macaronesian *Echium* (Boraginaceae). *Mol Phylogen & Evol* 52: 563–574
- KLOTZ G (1959) Die systematische Gliederung der Gattung *Echium* L., ein Beitrag zum Problem der Gliederung bei Pflanzen. Habilitationsschrift (Martin-Luther Universität Halle, Deutschland)
- KRUSHELNYCKY PD, LOOPE LL, GIAMBELLUCA TW, FOREST S, STARR K, DRAKE DR, TAYLOR AD, ROBICHAUX RH (2013) Climate-associated population declines reverse recovery and threaten future of an iconic high-elevation plant. *Global Change Biology* 19: 911–922
- MATTHIES D, BECKER T, KIENBERG O (2007) The demography of the threatened plant *Echium pininana*, an endemic of the island of La Palma. Abstracts, Conference of Plant Population Biology Section of GfÖ, Basel: p 43
- PRIMACK RB (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer, Massachusetts USA
- RAUH W (1988) *Tropische Hochgebirgspflanzen: Wuchs- und Lebensformen*. Springer Verlag, Berlin
- SCHAFFER WM, GADGIL M (1975)

Selection for optimal life histories in Plants. In: Ecology and Evolution of Communities. CODY M, DIAMOND JE (eds) Cambridge, MA, Belknap Press. pp 142–157

SCHAFFER WM, SCHAFFER MV (1979) The adaptive significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae. II. Pollinator foraging behaviour and selection for increased reproductive expenditure. Ecology 60: 1051–1069

SCHÖNFELDER P, SCHÖNFELDER I (2005) Die Kosmos-Kanarenflora. 2. Aufl. Franckh-Kosmos, Stuttgart

SCHULZE E-D, BECK E, MÜLLER-HOHENSTEIN K (2002) Pflanzenökologie. Spektrum Verlag, Berlin

SEDLACEK J, SCHMID B, MATTHIES D, ALBRECHT M (2012) Inbreeding depression under drought stress in the rare endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. PLOSone 7: e47415

SILVERTOWN JW (1983) Why are biennials sometimes not so few? American Naturalist 121: 448–453

STEARNS SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, New York

STEPHENSON AG (1981) Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann Rev Ecol Syst 12: 253–279

STÖCKLIN J (2011) Evolution der Gattung *Echium* auf den Kanarischen Inseln: vom Kraut zum Strauch zum Rosettenbaum. Bauhinia 23: 57–66

YOUNG TP (1990) Evolution of semelparity in Mount Kenia lobelias. Evolutionary Ecology 4: 157–171

YOUNG TP, AUGSPURGER CK (1991) Ecology and Evolution of Long-lived Semelparous Plants. TREE 6: 285–289