

Artbildung durch geographische Isolation bei Pflanzen – die Gattung *Aeonium* auf Teneriffa

Evolutionsvorgänge, die zur Bildung neuer Arten oder Gattungen von Organismen führen, können nicht unmittelbar beobachtet werden. Ihre Ergebnisse sind aber in isolierten Gebieten leicht festzustellen; schon DARWIN hat wesentliche Grundlagen seiner Lehre an den Lebewesen der Galapagos-Inseln erkannt. Heute gelten die nach ihm benannten Darwin-Finken von Galapagos sowie die *Drosophila*-Arten und die Honigvögel von Hawaii als Musterfälle der adaptiven Radiation¹⁾, die in vielen Lehrbüchern abgehandelt werden. Dagegen werden nur selten Beispiele aus dem Pflanzenreich herangezogen. Dies liegt wohl daran, daß bei den autotrophen Pflanzen keine ausgeprägte Einmischung bezüglich der Ernährung erfolgt. Auch hinsichtlich vieler abiotischer Faktoren sind die meisten Pflanzenarten ausgesprochen euryök. Entscheidend für das Fortkommen einer Art sind die Konkurrenzverhältnisse in der Pflanzengemeinschaft (Phytozönose); sie sind z. B. in der Regel viel wichtiger als kleinere Klimaschwankungen (GREUTER 1979). Um die ökologischen Nischen verschiedener Arten einer Pflanzengattung zu erkennen, ist eine detaillierte Untersuchung der Lebensräume und Standortverhältnisse erforderlich. Nur diese erlaubt eine einigermaßen genaue Angabe der ökologischen Be-

dingungen. Für verschiedene charakteristische Pflanzengruppen einiger isolierter Inseln und Inselgruppen liegen entsprechende Untersuchungen vor. Wir greifen hier ein besonders eindrucksvolles Beispiel heraus, das zudem den Vorteil hat, sich im Bereich eines beliebten Ferienzieles zu befinden: die *Aeonium*-Arten der Kanarischen Inseln. Die Gattung *Aeonium* gehört zu den Dickblattgewächsen (Crassulaceae) und innerhalb dieser zur Unterfamilie der Hauswurzähnlichen (Sempervivoideae), die in Mitteleuropa durch mehrere krautige, blattsukkulente Hauswurzararten vertreten ist. Insgesamt sind 38 *Aeonium*-Arten bekannt, davon 32 von den Kanarischen Inseln, je zwei von den Kapverden und Madeira und je eine Art von Marokko und dem östlichen Afrika (Äthiopien-Jemen). Auch die nahe verwandten Gattungen *Greenovia*, *Monanthes* und *Aichryson* sind vorwiegend oder ausschließlich auf den Kanaren beheimatet. Die Dickblattgewächse haben einen Verbreitungsschwerpunkt im östlichen und südlichen Afrika. Aus dem Vorkommen der verschiedenen *Aeonium*-Arten darf man schließen, daß die Gattung im afrikanischen Raum entstand und – wie alle Dickblattgewächse angepaßt an die Dürre – in tropisch-subtropischen, periodisch trockenen Gebieten lebte. Durch die Entwicklung des Wüstengürtels mit der Sahara im Tertiär wurde das Areal der Gattung aufgespalten. Schon im mittleren Tertiär (spätestens wohl im Miocän) muß eine *Aeonium*-Art die Kanarischen Inseln erreicht haben. Dort erfolgte dann eine Anpassung an sehr verschiedene Standorte durch adaptive Radiation (MEUSEL 1965). Diese Anpassung ist zum Teil schon an den unterschiedlichen Wuchsformen der verschiedenen kanarischen *Aeonium*-Arten zu erkennen. Die Kanarischen Inseln erwiesen sich als ein besonders geeigneter Lebensraum für *Aeonium*, da sie bei gleichbleibendem Großklima und somit hoher Stabilität der Verhältnisse im ganzen eine außerordentliche Vielzahl unterschiedlicher, geeigneter Standorte besitzen. Dies ist vor allem dem Vulkanismus zu verdanken. Der Aufbau des Teide-Vulkans auf Teneriffa führte dort zu einer ausge-

¹⁾ Mit dem – sprachlich wenig schönen – Begriff »adaptive Radiation« bezeichnet man die unterschiedliche evolutive Anpassung und Einnischung verschiedener Vertreter einer Organismengruppe (z. B. verschiedener Arten einer Gattung oder verschiedener Gattungen einer Familie) innerhalb eines geologisch betrachteten kurzen Zeitraumes. Dadurch entsteht eine Vielfalt von Formen, die alle von einer Ausgangsart abstammen.



1. *Aeonium holochrysum* im Frühherbst. Das verzweigte Stämmchen mit den Hochrosetten ist zu erkennen. Die meisten Blätter sind zu Ende der trockenen Jahreszeit abgeworfen.

prägten Höhenzonierung der Vegetation bis hin zur subalpinen Stufe. In jeder Vegetationszone gibt es Felsen mit periodisch trockenen Felstaschen und -spalten als geeignete Standorte für *Aeonium*. Durch die vulkanische Tätigkeit wurden die lokalen Standortverhältnisse an vielen Stellen immer wieder verändert; dennoch blieben stets Orte übrig, an denen vorhandene Formen weiterhin existieren konnten. Durch die Tätigkeit des Vulkans wurden sicher mehrfach auch die Populationsgrößen stark verringert, so daß Gendrift beim Evolutionsprozeß wirksam geworden sein dürfte. Außerdem kam es durch den gelegentlichen Transport von Samen auf andere Inseln der Gruppe oder auch in einen anderen, isolierten Teil der gleichen Insel vermutlich öfter zu Gründeref-

fekten. So ist es nicht erstaunlich, daß sich eine so große Zahl von *Aeonium*-Arten in dem kleinen Raum der Kanarischen Inseln entwickeln konnte. Die ersten Formen lebten wohl in der ursprünglichen Vegetation der westlichen Kanaren in küstennahen Gebieten. Als Crassulaceen waren sie dort an periodisch bis episodisch trockene Standorte angepaßt. Von diesen ursprünglichen Standorten ausgehend besiedelten sie sowohl trockenere als auch feuchtere Stellen in küstennahen Gebieten und im Gebirge bis hin zur subalpinen Stufe. Stets handelt es sich allerdings um Standorte, an denen Wassermangel wirksam werden kann – dies ist die Grob­nische der Dickblattgewächse, die sie infolge von Besonderheiten des Stoffwechsels zu besetzen vermochten.



Aeonium haworthii (bei Buenavista, Teneriffa).

Da die große Zahl von 32 kanarischen *Aeonium*-Arten (BRAMWELL & BRAMWELL 1974) für den Nicht-Spezialisten sehr unübersichtlich ist, greifen wir hier die 11 Arten der Insel Teneriffa heraus.

Ökologische Nischen

Die Standortverhältnisse der *Aeonium*-Arten Teneriffas sind von LEMS (1960) und insbesondere von VOGGENREITER (1974) genauer bearbeitet worden. Weiterhin liegen zur Ökologie der Vegetationszonen neuere Untersuchungen von KÄMMER (1974) sowie von HÖLLWARTH & KULL (1979) vor. Allerdings ist darauf hinzuweisen, daß bei den autotrophen Pflanzen die Nischenbildung wesentlich durch die Konkurrenzverhältnisse in den Pflanzengesellschaften bestimmt wird.

An trockenen Standorten tieferer Lagen, vor allem der feuchten Nordseite der Insel, aber an geeigneten Stellen auch im Osten und Westen, findet man nicht selten *Aeonium holochrysum*, einen verzweigten Strauch mit Hochrosetten. Während

3. *Aeonium lindleyi* (bei Taganana, Teneriffa)



Trockenzeiten kann er nahezu alle Blätter verlieren (Abb. 1). Häufig tritt die Art vergesellschaftet mit anderen Sukkulenten auf, so z. B. mit dem



4. *Aeonium canariense* (bei Puerto de la Cruz, Teneriffa)

5. *Aeonium tabulaeforme* (bei Icod, Teneriffa).



Korbblütler *Kleinia nerüifolia*. Die Einnischung ist ebenso wie bei der Art *Ae. urbicum* nicht sehr eng. Dies läßt sich schon daran erkennen, daß diese beiden Arten besonders häufig auch auf Hausdächern wachsen. *Ae. urbicum* bildet unverzweigte Stämmchen mit Hochrosetten und lebt vorwiegend an etwas trockeneren Standorten als *Ae. holochrysum*. In der Trockenzone Teneriffas, aber in viel enger begrenzten Arealen, gedeihen auch *Ae. haworthii* und *Ae. lindleyi*. Dabei ist die erstgenannte Art an die trockeneren Standorte (Felspalten, Felsnischen mit wenig Boden) angepaßt. *Ae. lindleyi* ist auf den Nordosten Teneriffas (Nordhänge und Anagagebirge) beschränkt und vor allem im trockenen Lorbeerwald sowie in der Zone unmittelbar darunter zu Hause. Bei der Überlappung der geeigneten Standorte ist ein ähnliches Aussehen nicht erstaunlich. Da die beiden Arten verschiedenen Untergattungen zugehören, liegt Konvergenz vor. Im Nordwesten von Teneriffa, wo *Ae. lindleyi* nicht vorkommt, reicht *Ae. haworthii* bis in das Gebiet des trockenen Lorbeerwaldes. Umgekehrt findet man innerhalb von Puerto de la Cruz an sehr trockenen Felsen *Ae. lindleyi*; hier kommt *Ae. haworthii* nicht vor.

Man beobachtet hier also eine gegenseitige ökologische Vertretung: In Gebieten mit nur einer der beiden Arten ist deren Nische infolge fehlender Konkurrenz breiter. An noch trockeneren Standorten im Nordwesten der Insel kommt *Ae. sedifolium* mit sehr kleinen Blättchen vor. Dieser Art genügen kleine Felsspalten zur Existenz; bei Wassermangel im Sommer macht sie eine ausgeprägte Ruhepause durch.

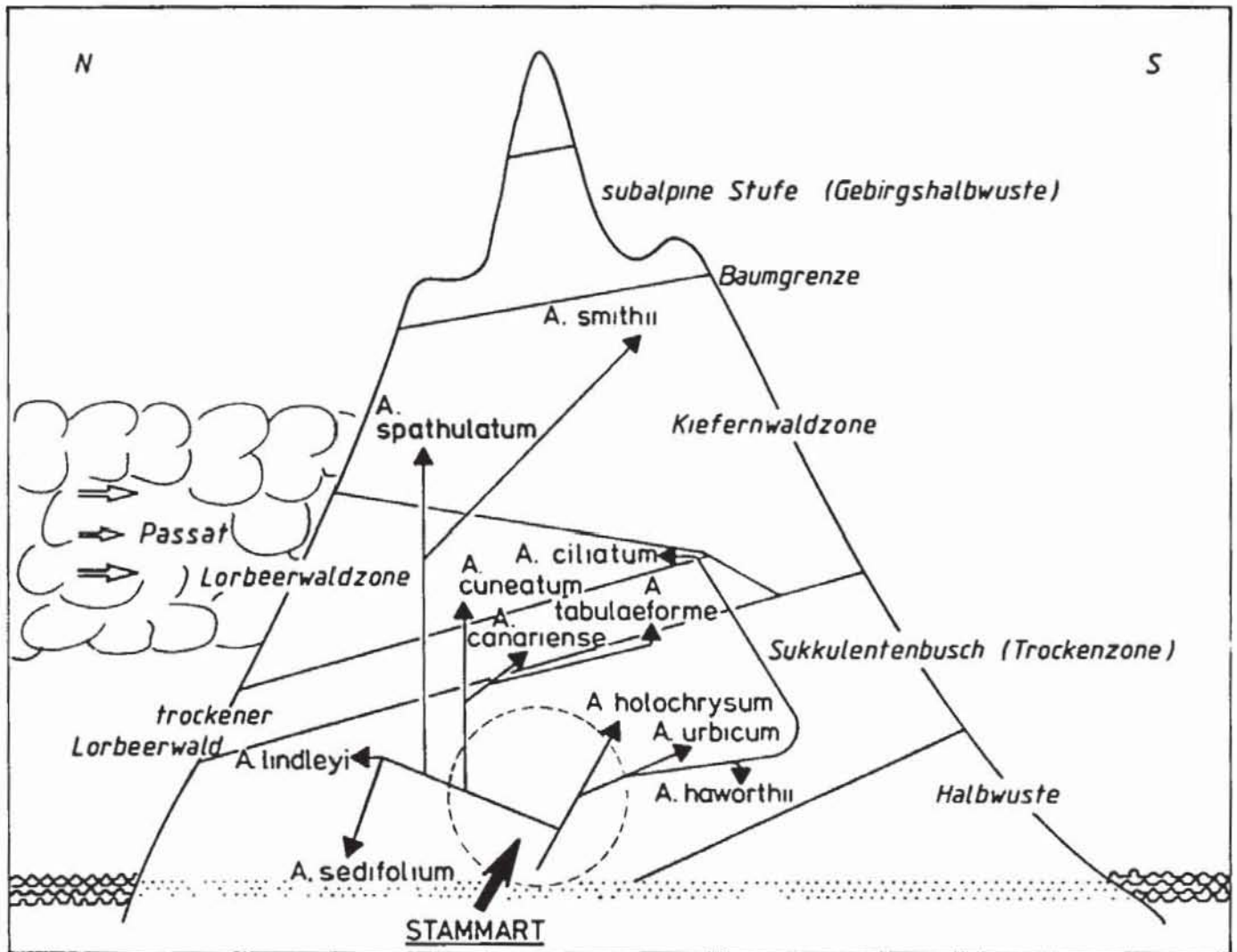
Die Arten *Aeonium ciliatum* und *Ae. cuneatum* sind an Standorte im Lorbeerwaldbereich angepaßt. *Ae. ciliatum* benötigt mehr Substrat und bildet in der Regel kurze Stämmchen mit schwacher Verzweigung. Die Zweige bilden Adventivwurzeln. *Ae. cuneatum* lebt vor allem in Spalten an nordexponierten, dem starken Passatwind ausgesetzten Felsen. Dementsprechend wird kein Stämmchen mehr ausgebildet; hingegen entstehen Ausläufer zur vegetativen Vermehrung. Teils an windexponierten Felsen der Lorbeerwaldstufe, teils in der trockeneren Zone des Lorbeerwaldes findet man im Norden Teneriffas *Ae. canariense*. Auch diese Art bildet keinen Stamm, sondern ist krautig entwickelt. Das gleiche trifft für *Ae. tabulaeforme* zu, dessen Rosetten flach dem Felsuntergrund anliegen. Die Art kommt etwa im gleichen Gebiet wie *Ae. canariense* und oft mit dieser vergesellschaftet vor. Sie besiedelt aber eine andere Nische, da sie in sehr kleinen Felsspalten wächst, in denen *Ae. canariense* nicht mehr hinreichend Substrat findet, und weil sie flach dem Fels aufliegt, wobei die Blätter ein sehr regelmäßiges Blattstellungsmuster aufweisen, so daß es zu einer optimalen Ausnutzung des Lichtes kommt. *Ae. tabulaeforme* stirbt nach Bildung des Blüten- bzw. Fruchtstandes im 2. oder 3. Lebensjahr ab. Außerdem erfolgt wie bei *Ae. canariense* eine vegetative Vermehrung durch Ausläufer.

Die Arten *Ae. cuneatum*, *canariense* und *tabulaeforme* stehen am Übergang zur krautigen Wachstumsform und damit zugleich zu einer anderen Evolutionsstrategie. Dasselbe trifft für die krautige Gattung *Greenovia* zu. Bei der Gattung *Aichryson* ist der Übergang vollzogen; bei ihr treten fast nur einjährige Kräuter auf, die an vorwiegend feuchten Orten im Lorbeerwald – auch als Epiphyten – und an feuchten Felsen wachsen. Die Trockenperiode überdauern sie als Samen, die sie in großer Zahl produzieren. Solche Pflanzen, die einen Standort nur kurze Zeit besiedeln und an dessen Wechsel durch rasche Vermehrung und große Nachkommenzahl (also eine hohe Reproduktionsrate) angepaßt sind, nennt man r-Selektionisten und spricht von r-Strategie (vgl. z. B. KULL 1977: 156). Sie sind bei wechselnden Lebensbedingungen an ihren möglichen Standorten im Vorteil. In einem beständigen Lebensraum hingegen herrschen die K-Selektionisten. Sie vermehren sich weniger rasch, behaupten aber ihren Standort für lange Zeit und sind an ihn sehr gut angepaßt. Verglichen mit nahe verwandten krautigen Formen sind verholzte Arten stets K-Selektionisten. Pflanzen mit r-Strategie setzen einen viel größeren Anteil der Stoffproduktion des Organismus zur Fortpflanzung ein als solche mit K-Strategie. Die strauchigen *Aeonium*-Arten sind – wie Felspflanzen übrigens häufig – K-Selektionisten. Dies kommt insbesondere bei denjenigen Arten deutlich zum Ausdruck, die in der Trockenzeit ihre Blätter ziemlich regelmäßig verlieren. Sie müssen nämlich einen erheblichen Teil der Stoffproduktion dann wieder zur Neubildung von Blättern aufwenden. Die krautigen *Aeonium*-Arten Teneriffas sind Felspflanzen und in Anpassung an ihre Standorte zum Wachstum ohne Stamm übergegangen. Dies bedeutet zugleich einen allmähli-



6. *Aeonium spathulatum* (bei Aguamansa, Teneriffa). – Abb. 1–6: U. KULL.

tionisten und spricht von r-Strategie (vgl. z. B. KULL 1977: 156). Sie sind bei wechselnden Lebensbedingungen an ihren möglichen Standorten im Vorteil. In einem beständigen Lebensraum hingegen herrschen die K-Selektionisten. Sie vermehren sich weniger rasch, behaupten aber ihren Standort für lange Zeit und sind an ihn sehr gut angepaßt. Verglichen mit nahe verwandten krautigen Formen sind verholzte Arten stets K-Selektionisten. Pflanzen mit r-Strategie setzen einen viel größeren Anteil der Stoffproduktion des Organismus zur Fortpflanzung ein als solche mit K-Strategie. Die strauchigen *Aeonium*-Arten sind – wie Felspflanzen übrigens häufig – K-Selektionisten. Dies kommt insbesondere bei denjenigen Arten deutlich zum Ausdruck, die in der Trockenzeit ihre Blätter ziemlich regelmäßig verlieren. Sie müssen nämlich einen erheblichen Teil der Stoffproduktion dann wieder zur Neubildung von Blättern aufwenden. Die krautigen *Aeonium*-Arten Teneriffas sind Felspflanzen und in Anpassung an ihre Standorte zum Wachstum ohne Stamm übergegangen. Dies bedeutet zugleich einen allmähli-



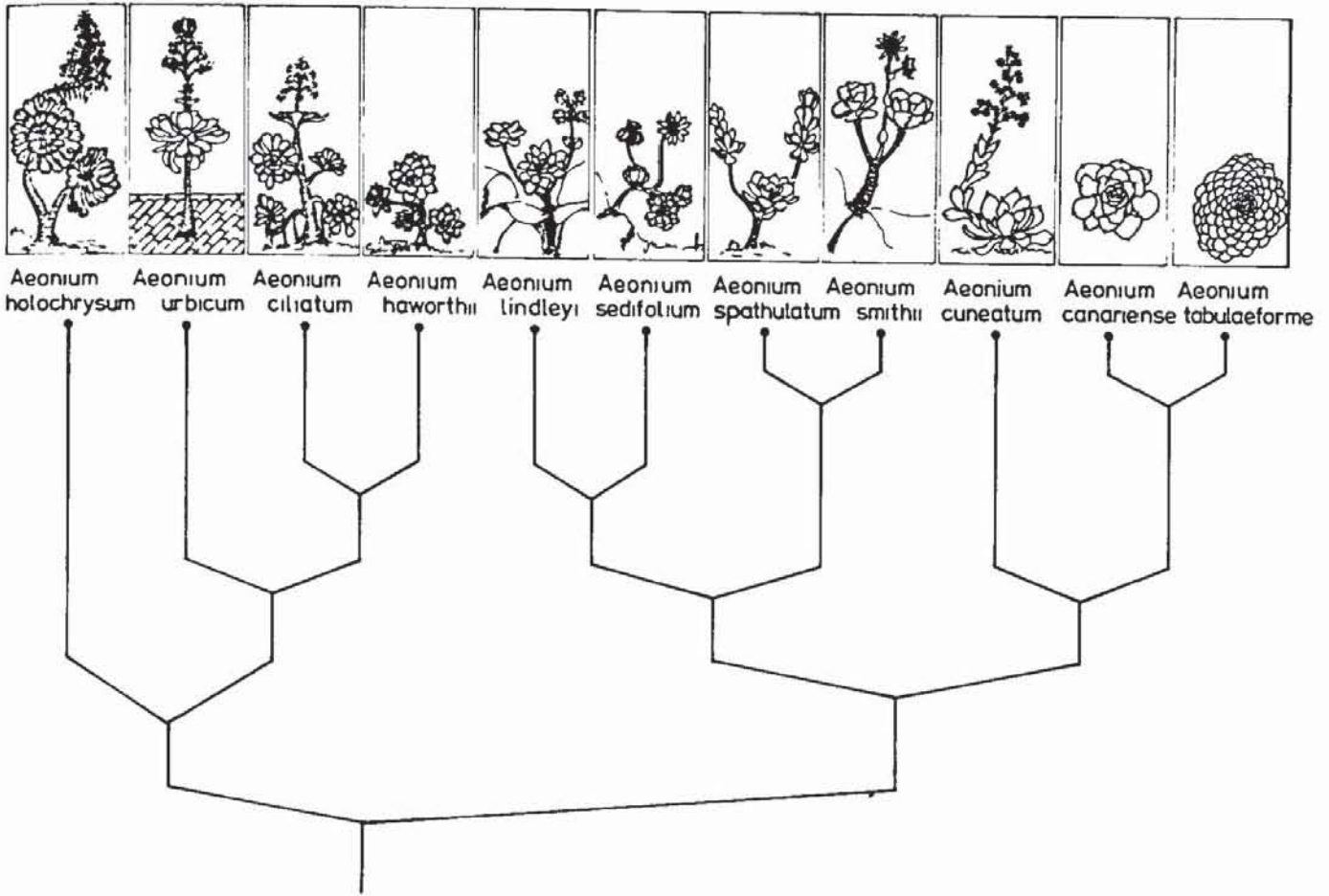
7. Die Einnischung der *Aeonium*-Arten Teneriffas in den verschiedenen Höhenzonen der Vegetation dieser Insel

chen Wandel in der Evolutionsstrategie. Die in Mitteleuropa heimischen krautigen *Semprevivum*-Arten sind, verglichen mit den holzigen *Aeonium*-Arten, ebenfalls r-Strategen, wenn auch nicht in extremer Form. Generell ist in Gebieten mit deutlich jahreszeitlich wechselndem Klima der Anteil krautiger Arten in der Vegetation größer. Offenbar ist dies eine Möglichkeit der Anpassung an die stärker variierenden Umweltbedingungen.

Noch nicht erwähnt wurden die beiden *Aeonium*-Arten der höheren Berglagen Teneriffas. *Ae. spathulatum* tritt im Norden und Westen oberhalb von 800–1000 m in den Felsspalten der Schluchten (Barrancos) auf. Extremere Standorte bezüglich Trockenheit und Kälte besiedelt *Ae. smithii*; diese Art kommt vor allem im Süden und Osten der Insel und bis in Höhen von über 2000 m vor, so daß sie auch eine gewisse Frosthärte aufweisen muß.

Abstammungsverhältnisse

Über die phylogenetisch begründete Systematik der Gattung *Aeonium* liegen mehrere Untersuchungen vor. Es besteht weitgehende Einigkeit, welche Merkmale als ursprünglich und welche als abgeleitet anzusehen sind. Merkmale des Blütenbaus können kaum herangezogen werden, da dieser in der ganzen Unterfamilie sehr einheitlich ist und die gefundene Variabilität bei der Zahl der Blütenkronblätter sich als nicht geeignet erwies. Angewendet werden folgende Merkmale (LEMS 1960): Verholzungsgrad und Verholzungsart der Sproßachse (unverholzte, also krautige Achsen sind abgeleitet); Länge der Sproßachse (kürzere Achsen sind abgeleitet); Verzweigungsformen der Sproßachse (unverzweigte Achsen sowie Ausläuferbildung sind abgeleitet); Infloreszenzgröße im Verhältnis zur Pflanze; Blattgestalt und -größe. Die Untersuchung der Chromosomenzahlen erbrachte keine Hinweise: alle *Aeonium*-Arten Te-



8. Abstammungsverhältnisse der *Aeonium*-Arten Teneriffas, dargestellt in einem Stammbaum-Schema. – Abb. 7, 8: U. BACHLE nach U. KULL.

neriffas und die Vertreter der Gattung *Greenovia* haben die gleiche Zahl ($n = 18$).

Die meisten ursprünglichen Merkmale findet man bei Vertretern der Untergattung *Holochrysa* (auf Teneriffa nur *Ae. holochrysum*). Auch die *Aeonium*-Arten Afrikas und der Kapverden gehören zu dieser Gruppe. Es ist also anzunehmen, daß *Ae. holochrysum* in Gestalt und Ökologie jener frühen *Aeonium*-Art am nächsten steht, die einst die Kanaren erreichte. Zur Untergattung *Urbica* gehören auf Teneriffa die Arten *Ae. urbicum*, *ciliatum* und *haworthii*; zur Untergattung *Goochia* die Arten *lindleyi*, *sedifolium*, *spathulatum* und *smithii*. Die meisten Arten dieser Gruppen kommen jeweils nur auf einer oder zwei der Inseln vor. Dies gilt auch für die Untergattung *Canariensia*, zu der die krautigen *Aeonium*-Arten *cuneatum*, *canariense* und *tabulaeforme* gezählt werden. Vertreter dieser Gruppe gibt es allerdings außerdem auf Madeira. Die Arten lassen sich entsprechend ihrer Verwandtschaftsverhältnisse in ein Abstammungs-Schema ordnen (Abb. 8).

Infolge der Beschränkung der Areale der meisten Arten ist eine ökologisch-topographische Isolation zumeist gegeben. Gerade aus diesem Grund hatte eine strikte genetische Separation keinen großen Selektionsvorteil. Sie ist daher oft unvollständig, so daß immer wieder Hybride entstehen. Offenbar gibt es für diese aber keine geeignete Nische, so daß ihre Populationen klein bleiben und vermutlich innerhalb für Evolutionsvorgänge sehr kurzer Zeit wieder verschwinden. Sogar Gattungshybride zwischen *Aeonium* und *Greenovia* sind bekannt geworden. Deren Vorkommen spricht dafür, daß die Gattung *Greenovia* keine »gute« Gattung sein dürfte, sondern in *Aeonium* einbezogen werden sollte. Auch aus den von LEMS (1960) beschriebenen Verwandtschaftsverhältnissen ergibt sich dies. Bei Anwendung einer konsequent-phylogenetischen Gliederung sollte es daher keine selbständige Gattung *Greenovia* geben.

Ausblick

Adaptive Radiation ist in der Pflanzenwelt der Kanaren nicht auf die Gattung *Aeonium* beschränkt, sondern tritt bei mehreren anderen Gattungen in ähnlich eindrucksvoller Weise in Erscheinung, so z. B. bei den vorwiegend holzigen Natterkopf-Arten (*Echium*), bei ebenfalls verholzten Gänsedisteln (*Sonchus*) und bei der Kanarischen Wucherblume (*Argyranthemum*). In allen diesen Fällen ist anzunehmen, daß eine ursprüngliche Art der betreffenden Gattung auf die Inseln gelangte und hier in der geographischen Isolation die Ausbildung vieler Arten stattfand. Diese adaptive Radiation setzt offenbar nach Besiedlung einer Insel durch Erstankömmlinge rasch ein und wird um so langsamer, je mehr Nischen schon stabil besetzt sind. Falls nicht (z. B. durch Vulkanismus) immer wieder neue Siedlungsräume entstehen, muß die Radiation allmählich aufhören. Die Evolution verläuft dann weiterhin vorwiegend konservativ und konservierend, d. h. im isolierten Raum bleiben urtümliche Formen erhalten (MEUSEL 1965), so lange keine konkurrenzkräftigeren Arten das Gebiet erreichen. Auch dies ist auf den Kanaren zu erkennen: Viele zu europäischen krautigen Formen nahe verwandte Arten sind Holzpflanzen. Auch die erwähnten Gattungen, bei denen die adaptive Radiation besonders gut erkennbar ist, sind vorwiegend holzig entwickelt.

Die typischen Beispiele adaptiver Radiation stammen stets von relativ kontinentfernen Inseln, die im Ozean, also entfernt von größeren Landmassen, entstanden sind. In der Regel sind sie vulkanischen Ursprungs. Solche Inseln konnten bei der Neubesiedlung nur von wenigen Gründerindividuen einiger Pflanzen- und Tierarten erreicht werden. Bei kontinentnahen Inseln, die durch nachträgliche Abtrennung von einer größeren Landmasse entstanden, liegen die Verhältnisse anders. Vor allem die Untersuchungen von GREUTER (1979) in der Ägäis zeigen, daß hier die Erhaltung von Arten, also das konservierende Element,

eine viel größere Rolle spielt. In einem Gebiet, in dem alle Nischen besetzt sind, kann durch Isolation (infolge der Abtrennung vom Festland) die Konkurrenz potentieller Zuwanderer ausgeschaltet werden, so daß alte Formen eher erhalten bleiben; aber die Bildung neuer Arten wird gering sein. Die geologische Geschichte einer Insel oder Inselgruppe spielt also für die Evolutionsvorgänge eine wichtige Rolle. Man braucht nun nur die außerordentlich komplexe geologische Entwicklungsgeschichte relativ begrenzter Gebiete (in Europa z. B. des Alpenraumes oder des Mittelmeergebietes) zu betrachten, um zu erkennen, welche Vielfalt von biologischen Evolutionsvorgängen seit dem Mesozoikum hier abgelaufen sein dürfte.

Verfasser:

Prof. Dr. U. KULL, Biologisches Institut der Universität, Abteilung Pflanzenphysiologie, Ulmer Straße 227, D-7000 Stuttgart 60.

Schriften: BRAMWELL, D. & BRAMWELL, Z. (1974): Wild Flowers of The Canary Islands. – 261 S.; (St. Thomes) London. • GREUTER, W. (1979): The Origin and Evolution of Island Floras as Exemplified by the Aegean Archipelago – In: BRAMWELL, D.: Plants and Islands. – : 87–106, (Acad. Press) London. • HOLLWARTH, M. & KULL, U. (1979) Einige ökophysiologische Untersuchungen auf Tenerife (Kanarische Inseln). – Bot. Jahrb. Syst., 100: 518–535 • KAMMER, F. (1974) Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. – Scripta Geobot., 7: 1–78. • KULL, U. (1977): Evolution (Studienreihe Biol., 3). – 304 S., (Metzler) Stuttgart. • LEMS, K. (1960): Botanical Notes on the Canary Islands II The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. – Ecology, 41: 1–17. • MEUSEL, H. (1965): Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur sud- und mitteleuropäischen Flora. – Ges. Votr. mod. Probl. Abst.-Lehre, Hrsg. M. Gersch, 1: 117–136 • VOGGENREITER, V. (1974): Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife. – Diss. Bot., 26: 1–718.