

Hitzetolerante Alpine Zwergsträucher als zukünftige alternative Arten für Gründächer

Heat tolerant alpine dwarf shrubs as future
alternative species for vegetated roofs

Bachelorarbeit

eingereicht an der Leopold-Franzens-Universität Innsbruck,
Fakultät für Biologie,
zur Erlangung des akademischen Grades

Bachelor of Science

vorgelegt von
Hannah Bader
Matrikelnummer: 12209558

bei
Andrea Ganthaler, PhD
Institut für Botanik
743408 EU Interdisziplinäre Exkursion
mit Übung zu einem Lebensraum, SS24

Innsbruck, 11. November 2025

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt durch meine eigenhändige Unterschrift, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle Stellen, die wörtlich oder inhaltlich den angegebenen Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht. Ich erkläre mich mit der Archivierung der vorliegenden Bachelorarbeit einverstanden.

Datum:

Unterschrift:

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei allen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit am Institut für Botanik der Universität Innsbruck beigetragen haben. Mein besonderer Dank gilt meiner Betreuerin Andrea Ganthaler für die fachliche Einführung und Begleitung meiner Labortätigkeit, die wertvollen Anregungen und die stets konstruktiven Rückmeldungen während des gesamten Forschungs- und Erstellungsprozesses.

Ebenfalls möchte ich meinen Freunden und Freundinnen für den Austausch, die spannenden Diskussionen und die gemeinsame Motivation während der Arbeit danken. Nicht zuletzt möchte ich meiner Familie, insbesondere meinen Eltern für ihre Geduld, Motivation und Ermutigung danken, die mir geholfen haben, dieses Projekt erfolgreich abzuschließen.

Zusammenfassung

Gründächer sind eine empfohlene Maßnahme in urbanen Gebieten, um Hitzeeffekte zu reduzieren, Regenwasser zu speichern, Schadstoffe zu binden und Lebensräume für Flora und Fauna zu schaffen. Durch die Erhöhung der Konnektivität städtischer Lebensräume fördern sie ihre Rolle als Trittssteinbiotope für zahlreiche Tierarten und tragen somit wesentlich zur Aufrechterhaltung der urbanen Biodiversität bei. Bislang werden auf Gründächern wenige Standardpflanzen wie *Sedum spp.* und kaum lokale Arten eingesetzt. Alpine Zwergstraucharten könnten jedoch für diesen Lebensraum aufgrund ihrer Anpassung an extreme Standortbedingungen besonders gut geeignet sein.

Ziel dieser Studie war es daher, die zelluläre Hitzetoleranz Alpiner Zwergstraucharten (*Vaccinium vitis-idaea* und *Calluna vulgaris*) im Vergleich zu Standard-Gründacharten (*Salvia officinalis*, *Saponaria ocymoides* und *Sedum spurium*) zu untersuchen. Dazu wurden die Pflanzen in zwei Substrattiefen (10 cm und 30 cm) gepflanzt und temperaturinduzierte Zellschäden bei 22 °C, 45 °C, 50 °C, 55 °C, 60 °C und 70 °C mittels der Elektrolyt-Leakage-Methode bestimmt. Zusätzlich zu den Blättern wurden bei einer Art auch die Wurzeln analysiert; außerdem wurden klimatische Bedingungen (Luft-, Boden- und Blatttemperaturen) erfasst.

Die Ergebnisse zeigen, dass Zwergsträucher eine höhere Hitzetoleranz aufweisen als die Standardarten und tiefere Substratschichten die Überlebenswahrscheinlichkeit erhöhen. *S. officinalis*, *S. ocymoides* und *S. spurium* erreichten die 50%ige Grenze der Zellschäden bereits bei etwa 48,5 °C während bei *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* diese Grenze mit 53,9 °C und 53,0 °C deutlich höher lag. Hierbei entsprechen die Zellschäden der relativen Elektrolyt-Freisetzung (REL). Auch bei 50 °C bestätigte sich die höhere Hitzetoleranz der Zwergsträucher: *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* zeigten mit etwa 16 % bzw. 42 % deutlich geringere Zellschäden als die Standard-Gründacharten mit etwa 64–93 %.

Die Integration Alpiner Zwergsträucher auf Gründächern könnte daher die strukturelle Komplexität, Hitzestabilität und Funktionalität urbaner Dachbegrünungen erhöhen. Für eine umfassende Bewertung sollten zukünftige Studien Langzeitexperimente durchführen, um kombinierte Gründachsysteme zu untersuchen.

Schlagworte:

Flachdächer, Klimawandel, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, Hitze-Inseln, Sedum-Dach

Abstract

Green roofs are a widely recommended strategy in urban environments to mitigate heat effects, retain stormwater, absorb atmospheric pollutants and provide habitats for plants and animals. By enhancing the connectivity of urban green roofs, they function as ecological steppingstones for numerous animal species and contribute an important role to maintain urban biodiversity. So far, green roofs are mostly planted with a few standard species such as *Sedum spp.*, whereas local or native plants are rarely used. Therefore, alpine dwarf shrubs may represent a promising alternative because of their natural adaptations to extreme environmental conditions.

The aim of this study was to investigate the cellular heat tolerance of alpine dwarf shrubs (*Vaccinium vitis-idaea* and *Calluna vulgaris*) compared to standard green roof species (*Salvia officinalis*, *Saponaria ocymoides* and *Sedum spurium*). The plants were grown in two substrate depths (10 cm and 30 cm), and heat-induced cell damage was measured at 22 °C, 45 °C, 50 °C, 55 °C, 60 °C and 70 °C using the electrolyte leakage method. In addition to the leaves, the roots of one species were also analysed and environmental parameters (air, soil and leaf temperature) were recorded.

The results demonstrate that alpine dwarf shrubs have a higher heat tolerance than the standard green roof species and that deeper substrate layers increase survival potential. *S. officinalis*, *S. ocymoides* and *S. spurium* reached 50 % cellular damage at approximately 48.5 °C, whereas *C. vulgaris* and *V. vitis-idaea* reached this threshold at 53.9 °C and 53.0 °C. Here, cell damage corresponds to the relative electrolyte leakage (REL). Even at 50 °C, the higher heat tolerance of the dwarf shrubs was evident: *C. vulgaris* and *V. vitis-idaea* showed much lower cell damage (approximately 16 % and 42 %) compared to the standard green roof species (around 64–93 %).

Integrating alpine dwarf shrubs into green roof systems could therefore enhance their structural complexity, heat resistance and ecological functionality. To achieve a more comprehensive understanding, future studies should include long-term and multifactorial experiments to evaluate combined green roof systems.

Keywords:

Green roofs, climate change, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, urban heat islands

Inhaltsverzeichnis

Eidesstattliche Erklärung	A
Danksagung.....	B
Zusammenfassung	C
Abstract.....	D
1 Einleitung	3
1.1 Hintergrund	3
1.1.1 Bedingungen am Gründach	4
1.1.2 Zwergräucher als geeignete Pflanzenauswahl	5
1.2 Zielsetzung	5
1.3 Hypothesen.....	6
2 Material und Methodik.....	7
2.1 Pflanzenmaterial.....	7
2.1.1 Standard-Gründacharten.....	7
2.1.2 Alpine Zwergräucher.....	8
2.2 Elektrolyt-Leakage-Methode.....	8
2.2.1 Probenvorbereitung der Blätter	9
2.2.2 Probenvorbereitung der Wurzeln von <i>V. vitis-idaea</i>	9
2.2.3 C1-Messwerte – Elektrolytfreisetzung bei gewählter Temperatur	9
2.2.4 C2-Messwerte – maximale Elektrolytfreisetzung.....	9
2.2.5 Berechnung der relativen Elektrolyt Leakage (REL).....	10
2.3 Blatttemperatur und Klimadaten.....	10
3 Ergebnisse.....	11
3.1 Hitzetoleranz der untersuchten Pflanzenarten	11
3.1.1 Hitzebedingte Schädigungskurve der Blätter	11
3.1.2 Temperatur bei kritischen Schwellenwerten der Zellschädigung (12 %, 50 %, 88 %).....	12
3.1.3 Mittlere Zellschäden der Blätter	12
3.1.4 Zeitpunkt der C2-Messung	13
3.2 Vergleich der Hitzetoleranz der Wurzeln und Blätter von <i>V. vitis-idaea</i>	14
3.3 Klimatische Bedingungen	15
3.3.1 Blatttemperaturen.....	15
3.3.2 Lufttemperatur und photosynthetisch aktive Strahlung (PAR).....	15
3.3.3 Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit	16
3.3.4 Luft- und Bodentemperatur (in verschiedenen Substratiefen)	16

4	Diskussion.....	17
4.1	Hitzetoleranz der Blätter	17
4.2	Vergleich der Hitzetoleranz der Wurzeln und Blätter von <i>V. vitis-idaea</i>	17
4.3	Klimatische Bedingungen.....	18
4.3.1	Blatttemperaturen <i>versus</i> Lufttemperaturen	18
4.3.2	Bodentemperatur (in verschiedenen Substrattiefen) <i>versus</i> Lufttemperaturen ...	18
4.4	Methodische Überlegungen	19
4.5	Bedeutung der Ergebnisse für den Einsatz von Zwergsträuchern	19
	Schlussfolgerung und Ausblick.....	21
	Literaturverzeichnis	I
	Anhang	IV

1 Einleitung

1.1 Hintergrund

Nach Angaben des Erdbeobachtungssystems Copernicus der Europäischen Union war 2024 das wärmste Jahr seit Beginn der Klimaaufzeichnungen. Erstmals wurde die globale Jahresdurchschnittstemperaturschwelle von 1,5 °C überschritten (Goessling et al., 2025). Parallel dazu verdeutlicht der Bericht von BirdLife International, dass die Europäische Union ihren Kampf gegen den Biodiversitätsverlust bis 2030 voraussichtlich verfehlt wird. Diese Entwicklungen zeigen den dringenden Handlungsbedarf sowohl zur Prävention als auch zur Eindämmung der Auswirkungen des Klimawandels und des Artenverlusts. Vor allem in urbanen Räumen überlagern sich die Herausforderungen, denn Urbanisierung verursacht negative Umwelteinflüsse wie eine erhöhte Luftverschmutzung, erhöhte Temperaturen (Urban Heat Islands), verschmutzte Fließgewässer und Wassereinzugsgebiete sowie einen Verlust der Biodiversität und einheimischer Pflanzen im besonderen Maße (Cook-Patton & Bauerle, 2012; Drukker et al., 2025). Zudem gilt die Urbanisierung als einer der Hauptgründe für den Insektenrückgang (Drukker et al., 2025). Der Erhalt der Biodiversität ist essenziell, da Biodiversität eng in Verbindung mit der Funktionalität von Ökosystemen steht (Teittinen et al., 2025).

Eine populäre Methode, diese Entwicklungen abzumildern, bieten Gründächer. Gemäß Cook-Patton und Bauerle (2012) sind dies begrünte Dachflächen, die aus mehreren Schichten bestehen, einschließlich Abdichtung, Drainage und Isolierung, mit einem Substrat aus Erde und darauf aktiv wachsenden Pflanzen. Dachbegrünungen können so gestaltet werden, dass sie annähernd wie natürliche Ökosysteme mit begrenzten externen Ressourcen funktionieren (Köhler & Clements, 2012; Oberndorfer et al., 2007). Gründächer können nachweislich eine Vielzahl an einheimischen Organismen in städtischen Ökosystemen beherbergen (Frisk & Hanslin, 2025) und stellen so eine wirksame Maßnahme dar, um einige der dringendsten Umweltprobleme in urbanen Umgebungen anzugehen (Berardi et al., 2014).

Gründächer können mit ihren Biotopen die ökologische Konnektivität zwischen Lebensräumen fördern, indem sie als Trittsteine für Arten dienen und das städtische ökologische Netzwerk stärken und damit zur Diversitätserhaltung beitragen (Drukker et al., 2025). Des Weiteren sind Ökosysteme mit einer höheren Biodiversität dabei stabiler und resilenter gegenüber Umweltveränderungen. Insbesondere die strukturelle Komplexität ist relevant für das Pflanzenüberleben, daher sind bei der Auswahl der Gründachpflanzen die Wuchshöhe, die Verzweigungen sowie die Blattfülle zu berücksichtigen (H. Mulder et al., 2001). Demnach verbessert die Erhöhung der Pflanzendiversität die kurz- und langfristige Funktionsweise von Gründächern (Cook-Patton & Bauerle, 2012). Darüber hinaus weisen Gründächer im Gegensatz zu den eingeschränkten Versickerungsfähigkeit von versiegelten Flächen eine erhöhte Wasseraufnahme auf, was den lokalen Abwasserüberlauf bei starken Regenfällen verringert (Drukker et al., 2025). Zusätzlich bewirkt die hohe Wasseraufnahme einen Kühleffekt auf die Umgebung, was den Effekt der Urban Heat Islands abmildert (Cuce et al., 2025; Orsi et al., 2025). Des Weiteren tragen Pflanzen zur Reduktion der Luftverschmutzung bei. Untersuchungen zeigen, dass größere krautige Pflanzen mehr Ozon, Stickstoffdioxid, Schwefeldioxid und kleine Partikel reduzieren können als kurze Gräser (Cook-Patton & Bauerle, 2012). Gründächer sind daher eine multifunktionale Maßnahme, um den negativen Einflüssen, die unter anderem durch die Urbanisierung verursacht werden, entgegenzuwirken.

1.1.1 Bedingungen am Gründach

Die Pflanzen sind auf Gründächern extremen mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt: limitierte Wasserverfügbarkeit, enorme Exposition hinsichtlich Strahlung, extreme Temperaturen und Temperaturschwankungen, eingeschränkte Substratmenge sowie hohe Windgeschwindigkeit. Auch die Nährstoffversorgung ist begrenzt, da Stoffkreisläufe und Zersetzung im Vergleich zu bodennahen Umgebungen langsamer ablaufen (Butler et al., 2012; Cook-Patton & Bauerle, 2012). Deshalb ist die Auswahl geeigneter trockenheits- und hitzetoleranter Pflanzenarten ein entscheidender Schritt bei der Installation des Gründachs (Savi et al., 2016). Die extremen Bedingungen führen ansonsten häufig zu Blattaustrocknung, Absterben von Pflanzenteilen und letztlich zum Tod der Pflanzen (Allen et al., 2010; Rayner et al., 2016; Savi et al., 2013). Vor allem gesteigerte Blatttemperaturen sind eine der gravierendsten Auswirkungen auf Pflanzen, die durch den Klimawandel verursacht werden; mittelfristig wird eine Zunahme der Intensität und Frequenz von Hitzewellen erwartet (Neuner & Buchner, 2023).

Die Bedingungen auf Gründächern hängen stark von der Tiefe des Substrataufbaus ab. Intensive Gründächer > 15 cm Tiefe bieten bessere Wuchsbedingungen, benötigen aber mehr Pflege, während Gründächer mit geringerem Substrataufbau entsprechend weniger Pflege benötigen. Tiefgründigeres Substrat kann viele Vorteile haben, da kleine Bäume und Sträucher auf intensiven Gründächern überleben können, auf extensiven Gründächern dagegen überleben nur kleine krautartige Pflanzen (Cook-Patton & Bauerle, 2012). H. Mulder et al. (2001) zeigen, dass die strukturelle Komplexität jedoch elementar für das Pflanzenüberleben ist. Demnach können Sträucher die strukturelle Vielfalt im Gegensatz zu Gräsern, Krautigen und Sedum- Matten erhöhen.

Extreme Temperaturen stellen einen limitierenden Faktor für Pflanzen dar. Zelluläre Hitze schäden werden durch strukturelle Veränderungen der Zellmembranen eingeleitet. Hitzebedingte Proteindenaturierungen und Phasenänderungen in Membranlipiden führen zu Veränderungen der Permeabilität oder zu Läsionen und damit zum Austritt zellulärer Inhalte (Wahid et al., 2007). Es wurde nachgewiesen, dass hitzebedingte Zellschäden beginnen, wenn die Gewebetemperaturen auf etwa 45–50 °C oder höher ansteigen (Yeh & Lin, 2003). Es gibt hierbei eine Übereinstimmung der Proteindenaturierung und den Zellsterberaten: Oberhalb von 42 °C werden kritische Temperaturen bereits erreicht und Proteine beginnen zu denaturieren. Ab 52–58 °C kommt es zum Absterben der Zellen (Rosenberg et al., 1971).

Die Folgen von Hitze sind partielle Nekrosen, auch an apikalen Meristemen, begrenzte Blattfläche und eine eingeschränkte Stabilität der Membranen, die die enzymatische Funktion beeinflussen. Dadurch wird die Photosynthesereaktion, die Atmung sowie die Kohlenstoffassimilation beeinflusst (Bär et al., 2021). Die Einschränkungen des Kohlenstoffgewinns verringern das Wachstum sowie den Sekundärstoffwechsel auf Wurzel- und Sprossebene. Das kann zum Absterben der Pflanze führen, wenn der Kohlenhydratbedarf durch die verbleibenden Blätter nicht gedeckt werden kann (Huang et al., 2012; Vile et al., 2012; Wahid et al., 2007).

Die Hitzenotoleranz der Wurzeln ist ebenfalls relevant, da sie der Wasser- und Nährstoffgewinnung aus dem Boden dienen und der Pflanze mechanischen Halt geben (G. Viana et al., 2022; Ramachandran et al., 2024). Da der Substrataufbau auf Gründächern eine geringere Tiefe aufweist als natürliche Böden, sind die Wurzelsysteme dort besonders hohen Temperaturen ausgesetzt. Dies ist problematisch, da Wurzeln im Allgemeinen empfindlicher auf Hitzestress reagieren als der oberirdische Spross (Kuroyanagi & Paulsen, 1988).

1.1.2 Zwergsträucher als geeignete Pflanzenauswahl

Aufgrund der erheblichen Herausforderungen für das Pflanzenleben auf Gründächern haben sich bislang Tests von Kandidatenarten in erster Linie darauf konzentriert, diejenigen zu identifizieren, die die Bedingungen auf Dächern am besten tolerieren. Dies hat dazu geführt, dass bislang auf vielen Gründächern nur eine begrenzte Flora aus wenigen trockenheitsresistenten Sedum-Arten vorkommt (Butler et al., 2012; Cook-Patton & Bauerle, 2012). Unter dem Aspekt der Biodiversität dagegen wäre der Einsatz von vermehrt einheimischen Pflanzenarten empfehlenswert. Einheimische Arten sind nach der IUCN (International Union for Conservation of Natur) als Arten definiert, die natürlich in einem bestimmten Gebiet vorkommen und sich dort über natürliche Prozesse ohne menschliches Zutun entwickelt haben.

Alpine Zwergsträucher könnten sich als geeignet erweisen, da sie an Alpinen Standorten Umweltbedingungen ausgesetzt sind, die den Stressfaktoren auf bepflanzten Gründächern ähneln. In gebirgigen Ökosystemen sind die Pflanzen auch extremen Temperaturen und intensiver Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Die Temperaturen können während der Vegetationszeit zwischen -9 °C und +40 °C, im Extremfall sogar bis zu +58 °C betragen. Dies führt zu überdurchschnittlich hohen tageszeitlichen Temperaturamplituden in Pflanzen. Kurzfristige Änderungen in der Strahlungsintensität können sogar binnen Minuten auftreten (Mayr & Neuner, 2009). Die Pflanzen Alpiner Lebensräume haben spezielle Anpassungen entwickelt, um unter diesen Bedingungen zu überleben: Anpassungen der Zellmembran, eine gesteigerte zelluläre Austrocknungstoleranz sowie teilweise immergrüne Blätter und Polsterausbildungen mit Ausläufern (Mayr & Neuner, 2009).

Aufgrund der extremen Bedingungen am Gründach könnten Zwergstraucharten sich mit ihren spezifischen Anpassungen besonders gut für die Bepflanzung eignen und dazu beitragen die strukturelle Vielfalt und die Artenvielfalt zu verbessern.

1.2 Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit war es, die zelluläre Hitzetoleranz der zwei Alpinen Zwergstraucharten *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere) und *Calluna vulgaris* (Besenheide) sowie der häufig verwendeten Gründachpflanzen *Salvia officinalis* (Echter-Salbei), *Saponaria ocymoides* (Rot-Seifenkraut) und *Sedum spurium* (Kaukasus-Asienfetthenne) mithilfe der Elektrolyt-Leakage-Methode (Bajji et al., 2002; Bär et al., 2021) zu analysieren. Dabei sollten die temperaturinduzierten Zellschäden bei Blättern untersucht und kritische Schwellenwerte zwischen den Arten verglichen werden. Zudem sollte die Hitzewirkung auf die Blätter und Wurzeln von *V. vitis-idaea* miteinander verglichen werden. Des Weiteren wurde untersucht, wie sich die auf einem extensiven Gründach auftretenden klimatischen Kenngrößen einschließlich der Boden- und Blatttemperaturen verhalten, um das Auftreten von pflanzlichen Zellschäden unter realen Bedingungen besser abzuschätzen.

1.3 Hypothesen

Es ist weitgehend unklar, inwiefern die extremen klimatischen Bedingungen auf Gründächern zu Zellschäden und in weiterer Folge zu Wachstumseinbußen oder gar Absterben der Pflanzen führen. Daher sollen im Rahmen dieser Arbeit die Temperaturschwellenwerte für die Zellschäden der ausgewählten Pflanzen miteinander verglichen werden.

Folgende Hypothesen wurden aufgestellt:

H1: Die Alpinen Zergstraucharten (*V. vitis-idaea* und *C. vulgaris*) weisen eine höhere Hitzetoleranz als die Standard-Gründacharten auf.

H2: Die Blätter von *V. vitis-idaea* zeigen eine höhere Hitzetoleranz als die Wurzeln.

H3a: Die Blatttemperaturen können höher als die Lufttemperaturen sein, daher sind erste Zellschädigungen zu erwarten.

H3b: Die Bodentemperaturen sind höher als die gemessenen Lufttemperaturen, daher sind auch an den Wurzeln erste Zellschädigungen zu erwarten.

Die Hypothesen wurden mithilfe von Messungen mit der Elektrolyt-Leakage-Methode und Klimaparametern und einer anschließenden Auswertung der Messwerte überprüft.

2 Material und Methodik

2.1 Pflanzenmaterial

Die untersuchten Pflanzen stammten von der Firma Eggert Baumschulen (Vaale, Deutschland) und wurden im März 2025 im Botanischen Garten der Universität Innsbruck ($47,2678^{\circ}\text{N}$, $11,3793^{\circ}\text{O}$, 600 m), gleichmäßig verteilt, in zwei Versuchsbeeten eingesetzt. Es wurden jeweils zehn Individuen pro Art in ein Beet mit geringem Substrataufbau (10 cm) und zehn Individuen in ein Beet mit hohem Substrataufbau (30 cm) eingepflanzt (Abb. 1). Die Beete mit dem Substrat W+A Dachbegrünung Plus der Firma Weiss+Appetito (Altach, Österreich), welches aus Dachziegelgranulat und beigemischten Kompost hergestellt wird sowie darunterliegendem Vlies und Noppenfolie, entspricht einem typischen Substrataufbau begrünter Flachdächer. Die Messungen fanden im Mai und August 2025 statt.



Abb. 1: Vegetationsentwicklung der Pflanzenarten zwischen März (links) und August (rechts).

Nach Angaben des Bundesamtes für Naturschutz (BfN) und World Flora Online unterscheiden sich die Pflanzenarten hinsichtlich ihrer Wuchshöhe, der Ausprägung als verholzende oder krautige Form, der Blattmerkmale sowie ihrer Verbreitung.

2.1.1 Standard-Gründacharten

Echter-Salbei [*Salvia officinalis*] ist eine mehrjährige, verholzte Pflanze und zählt zur Familie der Lippenblütler (Lamiaceae). Die Pflanzen werden 20–80 cm hoch, die Blätter sind graufilzig und die Blüten weiß bis rosa. Echter-Salbei kommt in der kollinen Stufe vor, bevorzugt auf Trockenwiesen und in Felssteppen.

Rot-Seifenkraut [*Saponaria ocymoides*] ist eine ausdauernde, krautige, mehrjährige Pflanze aus der Familie der Nelkengewächse (Caryophyllaceae). Sie wird 10–30 cm hoch, ist rasenbildend, hat rosa-weiße Blüten und wächst auf Kalkschuttfluren, in Kiefernwäldern und an Ufergeröll in europäischen Gebirgen, bevorzugt auf felsigen, warmen Lagen auf Kalk in der kollinen bis subalpinen Stufe.

Kaukasus-Asienfetthenne [*Sedum spurium*] ist eine krautige, niederliegende, rasenbildende Pflanze aus der Familie der Dickblattgewächse (Crassulaceae). Die Pflanzen werden 10–20 cm hoch und haben flache, fleischige Blätter und rosa-weiße Blüten. Sie wachsen auf Felsen, Mauern, Wegrändern sowie in Gärten und stammen ursprünglich aus dem Kaukasus. Die Pflanzen kommen in der kollinen bis montanen Stufe vor.

2.1.2 Alpine Zwergsträucher

Besenheide [*Calluna vulgaris*] ist ein verholzender, immergrüner Zwergstrauch der Familie der Heidekrautgewächse (Ericaceae). Die Besenheide wird 10–50 (–90) cm hoch, besitzt schuppenförmige Blätter und weiße bis rosaviolette Blüten. Die Besenheide ist in ganz Europa verbreitet und wächst auf sonnigen, kalkfreien Böden, in Heiden, Mooren und auf mageren Weiden. Sie kommt in der kollinen bis subalpinen Stufe (bis 2.700 m) vor und gilt als Säurezeiger.

Preiselbeere [*Vaccinium vitis-idaea*] ist ein immergrüner, mehrjähriger, aufrechter Zwergstrauch aus der Familie der Heidekrautgewächse (Ericaceae). Sie wird 10–30 cm hoch, ist Ausläufer bildend und trägt kleine ledrige Blätter sowie weiße Blüten. Ihr Verbreitungsgebiet reicht über Eurasien und Nordamerika. Sie wächst in mäßig trockenen bis feuchten, kalkmeidendenden Nadelwäldern, Heiden und Gebüschen in der kollinen bis subalpinen Stufe.



Abb. 2: Untersuchte Pflanzenarten (von links nach rechts) *S. officinalis*, *S. ocymoides*, *S. spurium*, *C. vulgaris*, *V. vitis-idaea*.

2.2 Elektrolyt-Leakage-Methode

Die Hitzetoleranz der Pflanzenarten wurde indirekt über die Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit einer Lösung mit den Pflanzenproben erfasst, welche ein Maß für die aus den Zellen freigesetzte Elektrolyte (EL) ist. Eine erhöhte Temperaturexposition verursacht Zellschäden in Pflanzenorganen, auf die ein verstärkter Elektrolytaustritt erfolgt. Dieser Elektrolytaustritt lässt sich über die Messung der elektrischen Leitfähigkeit bestimmen (Bär et al., 2021; Savi et al., 2016). Durch den Vergleich mit den Messwerten nach vollständiger Schädigung (Behandlung mit 99 °C) zeigen die relativen Elektrolyte-Werte (REL) die Zellschäden an.

Um die Hitzetoleranz zu testen, wurden verschiedene Temperaturexpositionen (22 °C, 45 °C, 50 °C, 55 °C, 60 °C, 70 °C) im Thermomixer (Eppendorf® ThermoMixer® C) ausgewählt. Es lassen sich dabei die Zeit in Minuten [min], die Temperatur (T) in Grad Celsius [°C] und die Schüttelfrequenz in Umdrehungen pro Minute [engl. revolutions per minute, rpm] einstellen. Jeder Probendurchgang basierte auf einer ausgewählten Temperatur mit jeweils fünf Parallelproben je Pflanzenart. Zur Bestimmung der Leitfähigkeit in Mikrosiemens pro Zentimeter [$\mu\text{S}/\text{cm}$] wird diese nach weiterem Schütteln im Thermomixer mit dem Leitfähigkeitsmessgerät (Compact conductivity meter, LAQUAtwin EC-22, Horiba Scientific) gemessen.

2.2.1 Probenvorbereitung der Blätter

Zunächst wurden 20–40 Blätter je Art von den 20 Versuchspflanzen entnommen. Es wurde darauf geachtet, bei allen Pflanzen gesunde und vollständig entwickelte Blätter zu sammeln. Bei *V. vitis-idaea* wurden nur die älteren dunkelgrünen Blätter verwendet. Für *C. vulgaris* wurden kleine Zweige gesammelt und die Endtriebe wurden anschließend in 3–4 mm kleine Stücke zerteilt. Für die fünf Parallelen wurden jeweils 1,5 Milliliter [ml] destilliertes Wasser in fünf Eppendorf Gefäßen (EPI, Eppendorf® Microtube 3810X, 2,5 ml) gefüllt (Bär et al., 2021). In jedes EPI wurden acht Kreise, die aus den Blättern mit einem Korkbohrer (0,5 cm Durchmesser) ausgestanzt wurden, gegeben. Für *C. vulgaris* wurden für jedes EPI jeweils 0,1 Gramm [g] Blätter abgewogen.

2.2.2 Probenvorbereitung der Wurzeln von *V. vitis-idaea*

Zunächst erfolgte die Entnahme der Wurzeln von *V. vitis-idaea* und die Entfernung von Bodenresten. In fünf EPIs wurde jeweils 1,5 ml Wasser gegeben und 0,05 g der Wurzeln. Im Anschluss erfolgte ein weiterer Waschschritt der Wurzeln im Thermomixer für 45 min (22 °C, 800 rpm). Dann wurden die Wurzeln in neue EPIs mit jeweils 1,5 ml deionisiertem Wasser gegeben (Savi et al., 2016).



Abb. 3: Arbeitsschritte der Probenverarbeitung (von links nach rechts: Blattproben, ausgestanzte Blätter, Korkbohrer zum Ausstanzen der Blätter, gereinigte Wurzelproben).

2.2.3 C1-Messwerte – Elektrolytfreisetzung bei gewählter Temperatur

Die Proben wurden bei der gewählten Temperatur im Thermomixer für 45 min bei 600 rpm exponiert. Anschließend erfolgte eine Abkühlung der Proben auf 22 °C (40 min, 600 rpm). Die Leitfähigkeit (C1) wurde direkt im Anschluss zweimal gemessen. Dazu wurden jeweils 100 Mikroliter [μ l] der Lösung auf das Messgerät pipettiert.

2.2.4 C2-Messwerte – maximale Elektrolytfreisetzung

Zur Ermittlung der maximalen Elektrolyt-Freisetzung wurden die Proben im Thermomixer bei 99 °C (30 min, 600 rpm) exponiert und anschließend auf 22 °C (40 min, 600 rpm) abgekühlt. Die Leitfähigkeit (C2) wurde erneut zweimal gemessen.



Abb. 4: Proben nach der Temperaturexposition bei 45 °C (links) und 99 °C (rechts).

2.2.5 Berechnung der relativen Elektrolyt Leakage (REL)

Die Zellschäden (%) entsprechen der relativen Elektrolyt-Freisetzung (REL) zwischen Behandlung und Maximalschädigung und können darüber bestimmt werden. REL wurde aus dem C1-Messwert (aktuelle Elektrolytfreisetzung der ausgewählten Temperatur), C2-Messwert (maximale Elektrolytfreisetzung) und der REL_{ref} (Referenzmessung) berechnet (Bär et al., 2021). REL_{ref} stellt den artspezifischen Elektrolytaustritt von unbehandelten Blättern bei 22 °C dar.

Formel für die Berechnung der relativen Zellschäden (REL):

$$REL = \left(\frac{C1}{C2} * 100 \right) - REL_{ref}$$

Für die Vergleichbarkeit wurden die Messwerte anschließend skaliert, sodass die maximal gemessene REL 100%igen Zellschäden entspricht und die REL bei 22 °C keinen Zellschäden (0%) entsprechen. Es wurde dafür angenommen, dass bei 60–70 °C bereits 100 % Zellschäden erreicht sind.

Darüber hinaus wurde untersucht, inwiefern sich der Zeitpunkt der C2-Messung auf die Bestimmung der relativen Zellschädigung auswirkt. Dafür wurde eine zusätzliche C2-Messung 24 Stunden nach dem Experiment durchgeführt. Die Auswertung der Daten fand unter der Verwendung von Microsoft Office Professional Plus 2019 und R Studio (package, FitPLC') statt.

2.3 Blatttemperatur und Klimadaten

Die Blatttemperaturen der untersuchten Pflanzenarten wurden mithilfe eines Infrarot-Thermometers (IR 650-12D, Voltcraft®) an einem heißen Sommertag im August (19.08.2025, Lufttemperatur 31,91 °C) gemessen. Darüber hinaus wurde eine Klimastation installiert, welche die photosynthetische aktive Strahlung PAR in Mikromol pro Quadratmeter und Sekunde [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], die Lufttemperatur [°C] sowie die Luftfeuchtigkeit [%] im Tagesverlauf erfasste. Die Bestimmung der Bodentemperatur in den beiden Versuchsbeeten (10 cm und 30 cm Substrattiefe) wurde mithilfe von Temperatursensoren gemessen (alle Sensoren von EMS, Tschechien).

3 Ergebnisse

Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Messwerte der Zellschäden auf den des jeweils höchst gemessenen Werts pro Pflanzenart normiert (100 %). Die ursprünglichen Maximalwerte sind in der Tabelle A1 im Anhang aufgeführt.

3.1 Hitzetoleranz der untersuchten Pflanzenarten

3.1.1 Hitzebedingte Schädigungskurve der Blätter

Die Analyse der relativen Elektrolyt Leakage (REL) in Abhängigkeit von der Temperatur zeigte deutlich unterschiedliche Schädigungskurven zwischen den Pflanzenarten (Abb. 5).

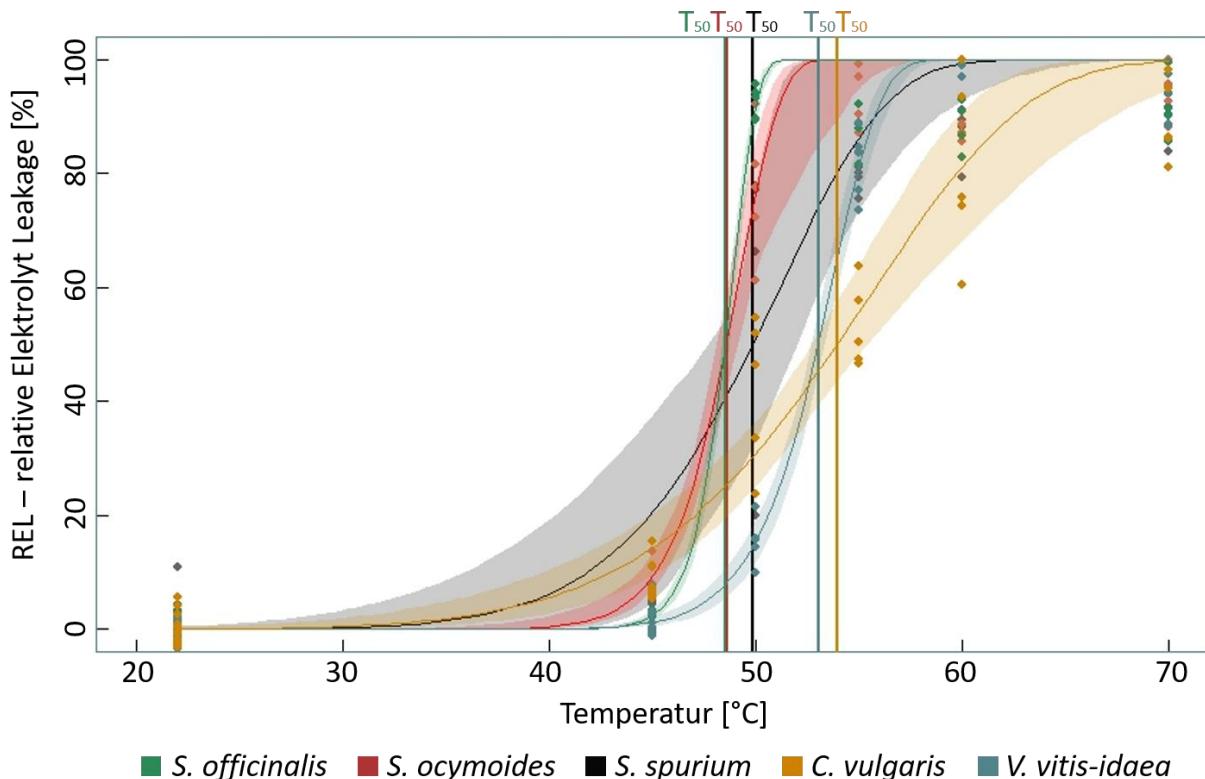


Abb. 5 Zellschäden (REL) in Abhängigkeit der Temperaturexposition [°C] der Blätter der untersuchten Pflanzenarten sowie die Konfidenzintervalle der Kurven (schattierte Flächen). Die vertikalen Linien markieren die T_{50} Werte (Temperatur bei der 50 % Zellschäden erreicht wurde).

C. vulgaris und *V. vitis-idaea* wiesen die geringsten Zellschäden bei hohen Temperaturexpositionen auf. *S. officinalis* wies zunächst einen langsamem Anstieg der Zellschäden bei steigender Temperatur auf. Eine ähnliche Reaktion zeigte *S. ocymoides*. *S. spurium* und *C. vulgaris* verzeichneten bei 40 °C bzw. 50 °C leicht höhere Zellschäden als die anderen Pflanzenarten, bei höherer Temperaturexposition jedoch geringere Zellschäden. *V. vitis-idaea* wies bis etwa 53 °C die geringsten Zellschäden aller Arten auf. Bei höherer Temperaturexposition zeigten *S. spurium*, *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* geringere Zellschäden als *S. officinalis* und *S. ocymoides*. Bei *S. officinalis* und *S. ocymoides* fand ein deutlicher Anstieg der Zellschäden bei etwa 50 °C statt und sie erreichten kurz darauf 100 % Zellschäden. Ab etwa 53 °C zeigte *C. vulgaris* die geringsten Zellschäden von allen Arten (Abb. 5).

3.1.2 Temperatur bei kritischen Schwellenwerten der Zellschädigung (12 %, 50 %, 88 %)

Wie in Tabelle 1 abgebildet, variierten die Temperaturschwellenwerte (T) bei denen 12 %, 50 % und 88 % Zellschäden (REL) erreicht wurden sowie deren zugehörige Konfidenzintervalle (CI) für die untersuchten Pflanzenarten.

Tabelle 1: Temperaturwerte bei 12 %, 50 % und 88 % Zellschäden (T_{12} , T_{50} , T_{88}) sowie deren Konfidenzintervalle (CI) der untersuchten Pflanzenarten.

Pflanzenart \ Temperatur	<i>S. officinalis</i>	<i>S. ocymoides</i>	<i>S. spurium</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
T_{12} C	46,66	45,47	42,57	43,94	49,43
T_{50} [°C]	48,51	48,56	49,84	53,92	53,01
T_{88} [°C]	49,77	50,72	55,31	61,73	55,52
CI T_{12} [°C]	46,43–46,91	44,69–45,89	36,91–46,47	40,93–46,08	48,80–50,02
CI T_{50} [°C]	48,35–48,69	48,11–49,13	47,71–51,96	52,70–55,38	52,69–53,34
CI T_{88} [°C]	49,64–49,95	50,1–53,63	50,59–58,20	59,29–66,37	55,13–56,03

S. officinalis und *S. ocymoides* erreichten bereits bei etwa 48,5 °C die 50 %-Grenze der Zellschäden. Bei *S. spurium* traten 50 % der Zellschäden erst bei 49,8 °C auf. Für *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* lag T_{50} mit 53,9 °C und 53,0 °C deutlich höher. Für die T_{88} -Temperaturen zeigte sich ebenfalls, dass diese für *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* höher waren. Das Nicht-Überlappen der Konfidenzintervalle der T_{50} der Zergsträucher mit denen der Standard-Gründacharten impliziert, dass die Unterschiede der zwei Gruppen statistisch signifikant sind. Die Konfidenzintervalle bei T_{88} zeigten Überschneidungen der zwei Gruppen, was darauf hindeutet, dass die Unterschiede nicht signifikant sind.

3.1.3 Mittlere Zellschäden der Blätter

Abbildung 6 veranschaulicht die mittleren Zellschäden der Blätter bei den gemessenen Temperaturstufen einschließlich der jeweiligen Standardabweichung.

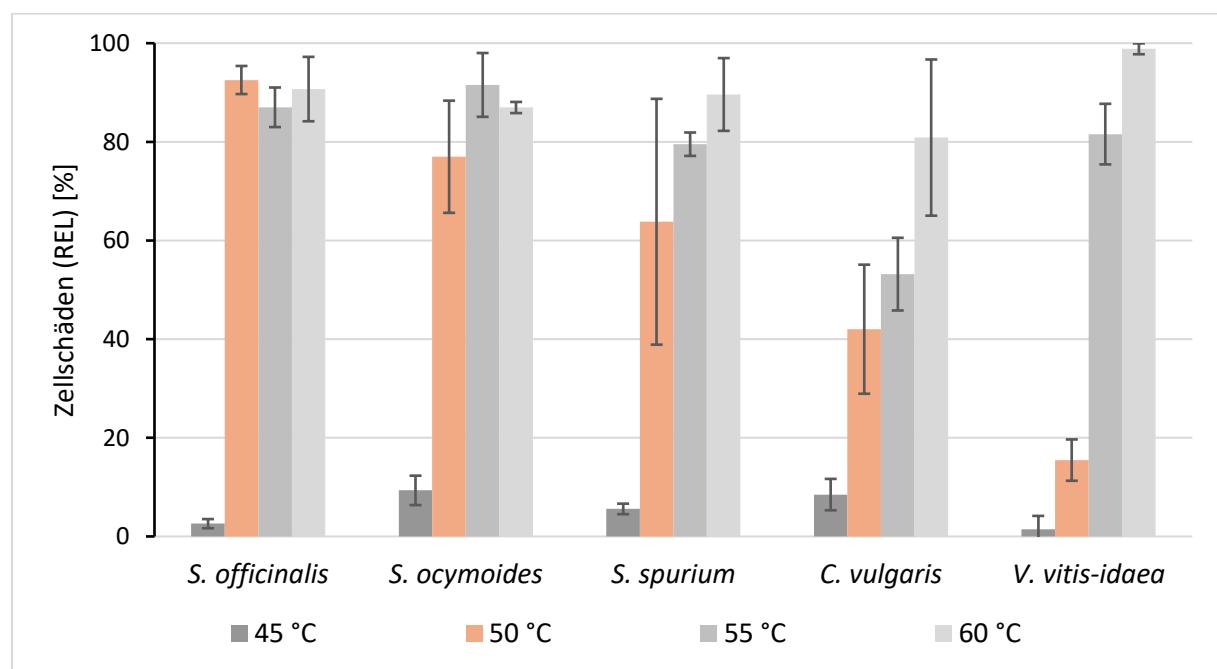


Abb. 6: Mittlere Zellschäden (REL) der Blätter bei verschiedenen Temperaturen [°C] und deren Standardabweichungen.

Mit steigenden Temperaturen nahmen die Zellschäden der Blätter bei allen Pflanzenarten deutlich zu. Zwischen 45 °C und 50 °C zeigte sich ein sprunghafter Anstieg der REL bei fast allen Arten. Bei 45 °C lag der REL aller Pflanzenarten bei unter 10 % und stieg bei 50 °C stark an. Der größte Unterschied der REL zwischen den Arten war bei 50 °C feststellbar. Die Zwergstraucharten zeigten mit 42,01 % bei *C. vulgaris* und lediglich 15,48 % bei *V. vitis-idaea* deutlich geringere Zellschäden. Während die Standard-Gründacharten mit Werten zwischen 60 % bis fast 100 % höhere Zellschäden erreichten. Bei 55 °C lagen die Zellschäden bei fast allen Arten bei über 80 %. Auffällig war, dass *C. vulgaris* bei 60 °C die geringsten Zellschäden aller Arten aufwies. Bei allen anderen Pflanzenarten betragen die Zellschäden bei dieser Temperatur 80–100 %.

Die Standardabweichungen verdeutlichen die Streuung der Messergebnisse. Bei niedrigeren Temperaturen (45 °C) waren die Abweichungen gering, was auf eine homogene Reaktion der Pflanzenarten hinweist. Besonders bei der Temperaturerhöhung von 45 °C auf 50 °C nahm die Streuung bei allen Pflanzenarten zu, da bereits geringe Temperaturänderungen zu starken Veränderungen im Ausmaß der Zellschäden führten. Eine zunehmende Streuung weist somit auf eine unterschiedliche Empfindlichkeit der einzelnen Pflanzenarten hin. Bei höheren Temperaturen zeigten *S. officinalis*, *S. ocymoides* und *V. vitis-idaea* vergleichsweise niedrige Standardabweichungen.

3.1.4 Zeitpunkt der C2-Messung

Ein Vergleich der C2-Messungen direkt nach der Hitzebehandlung und nach über 24 Stunden zeigte nur geringe Unterschiede (Tabelle 2).

Tabelle 2: Mittlere C2 Messwerte (direkt und nach über 24h) der untersuchten Pflanzenarten sowie die mittlere Abnahme der berechneten Zellschäden [%] bei Verwendung der Messung nach über 24h.

Pflanzenart	<i>S. officinalis</i>	<i>S. ocymoides</i>	<i>S. spurium</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
Mittlere C2 direkt [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	685,10	429,88	748,22	662,87	516,06
Mittlere C2 nach 24h [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	722,00	435,25	748,33	863,47	532,33
Mittlere Abnahme REL [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	-0,71	-1,33	-0,22	-5,77	-0,97

Bei allen Arten stieg die Leitfähigkeit nach 24 Stunden leicht an, was zu einer geringen Abnahme der berechneten Zellschäden führte. Bei *S. officinalis* erhöhte sich beispielsweise der mittlere C2-Wert von 685 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (direkte Messung) auf 722 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Messung nach 24 h). Lediglich bei *C. vulgaris* war diese Abnahme mit rund 6 % deutlicher, während sie bei den übrigen Arten unter 1,5 % lag. Damit beeinflusst der Messzeitpunkt die REL-Berechnung nur minimal.

3.2 Vergleich der Hitzetoleranz der Wurzeln und Blätter von *V. vitis-idaea*

Für *V. vitis-idaea* zeigten sowohl die Blätter als auch die Wurzeln einen Anstieg der Zellschäden mit zunehmender Temperatur (Abb. 7).

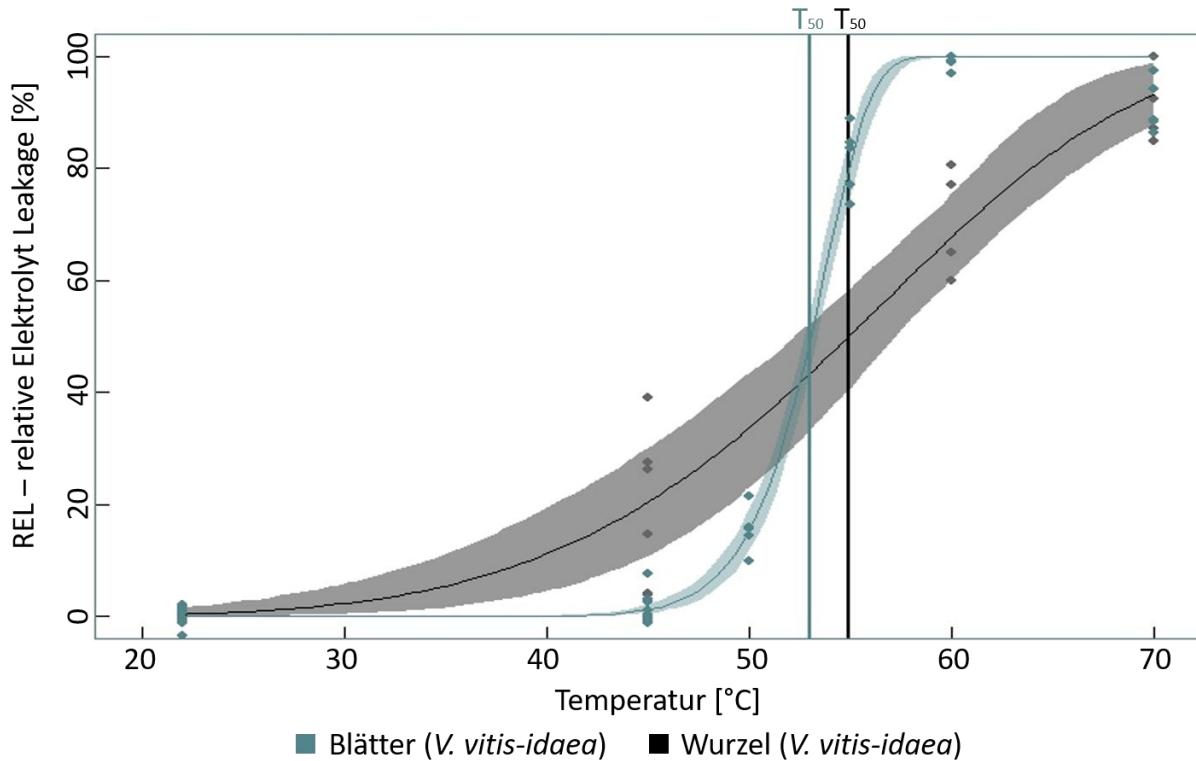


Abb. 7: Zellschäden (REL) in Abhängigkeit der Temperatur [°C] der Blätter und Wurzeln von *V. vitis-idaea* sowie die Konfidenzintervalle (schattierte Flächen). Die vertikalen Linien markieren die T₅₀ Werte (Temperatur bei der 50 % der Zellschäden erreicht wurden).

Bis etwa 52 °C lag die REL für Blätter und Wurzeln unter 40 %. Dabei stiegen die Zellschäden der Wurzeln unter 52 °C schneller an als die der Blätter. Über 52 °C kam es bei beiden Organen zu hohen Zellschäden. Während bei den Wurzeln der Anstieg der REL langsamer verlief, stiegen die Zellschäden der Blätter bis 60 °C auf fast 100 % an. Hingegen erreichten die Wurzeln 100 % Zellschäden erst bei 70 °C.

Zudem war T₅₀ für die Wurzeln mit 54,89 °C etwas höher als T₅₀ der Blätter mit 53,01 °C (Vgl. Tabelle A2 im Anhang). T₈₈ der Wurzeln war mit 67,14 °C deutlich höher als T₈₈ der Blätter mit 55,52 °C. Die Konfidenzintervalle überschnitten sich bei T₅₀. Das deutet darauf hin, dass die Unterschiede der zwei Pflanzenorgane statistisch nicht signifikant sind. Allerdings überschnitten sich die Konfidenzintervalle für T₈₈ nicht, was auf einen signifikanten Unterschied hindeutet.

3.3 Klimatische Bedingungen

3.3.1 Blatttemperaturen

Die Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse der Blatttemperaturmessungen am 19. August 2025 um 14:30 Uhr bei einer Lufttemperatur von 31,91 °C.

Tabelle 3: Mittlere Blatttemperaturen [°C] der untersuchten Pflanzenarten am 19.08.2025 mit der Standardabweichung (SD).

Pflanzenarten	<i>S. officinalis</i>	<i>S. ocymoides</i>	<i>S. spurium</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
Temperatur [°C] ±SD	30,74 ±1,86	33,73 ±1,46	34,3 ±1,26	35,57 ±3,36	36,69 ±2,21

Die gemessenen Blatttemperaturen unterschieden sich zwischen den Pflanzenarten. *S. officinalis* und *S. ocymoides* wiesen mit 30,74 °C und 33,73 °C niedrigere Blatttemperaturen auf als die übrigen Pflanzenarten. Bei *S. spurium* war die Blatttemperatur etwas höher. Die höchsten Werte traten bei *C. vulgaris* und *V. vitis-idaea* auf, die auch höhere Temperaturen bei T₅₀ und T₈₈ zeigten. Der Unterschied zwischen *S. officinalis* und *V. vitis-idaea* betrug fast 7 °C.

3.3.2 Lufttemperatur und photosynthetisch aktive Strahlung (PAR)

Abbildung 8 zeigt die Analyse der klimatischen Bedingungen während der REL-Messungen im Mai. Die Tageshöchstwerte (T_{max}) lagen im Mai 2025 zwischen 10 °C und 36 °C. Die tägliche maximale Strahlung (gestrichelte Linie) war fast immer höher als die gemessene Strahlung zum Zeitpunkt der maximalen Lufttemperatur. An kälteren Tagen (T_{max} 10–15°C) traten oft sehr niedrige Strahlungswerte auf mit < 500 µmol m⁻² s⁻¹, teilweise < 200 µmol m⁻² s⁻¹. Zwischen T_{max} 15–25 °C schwankte PAR zwischen ca. 500–1.500 µmol m⁻² s⁻¹.

Im Temperaturbereich 20–25 °C erreichte die maximalen Strahlung Werte zwischen etwa 1.000 µmol m⁻² s⁻¹ und 2.000 µmol m⁻² s⁻¹. Bei hohen Temperaturen über 25 °C lag PAR_{max} durchgehend über 1.000 µmol m⁻² s⁻¹.

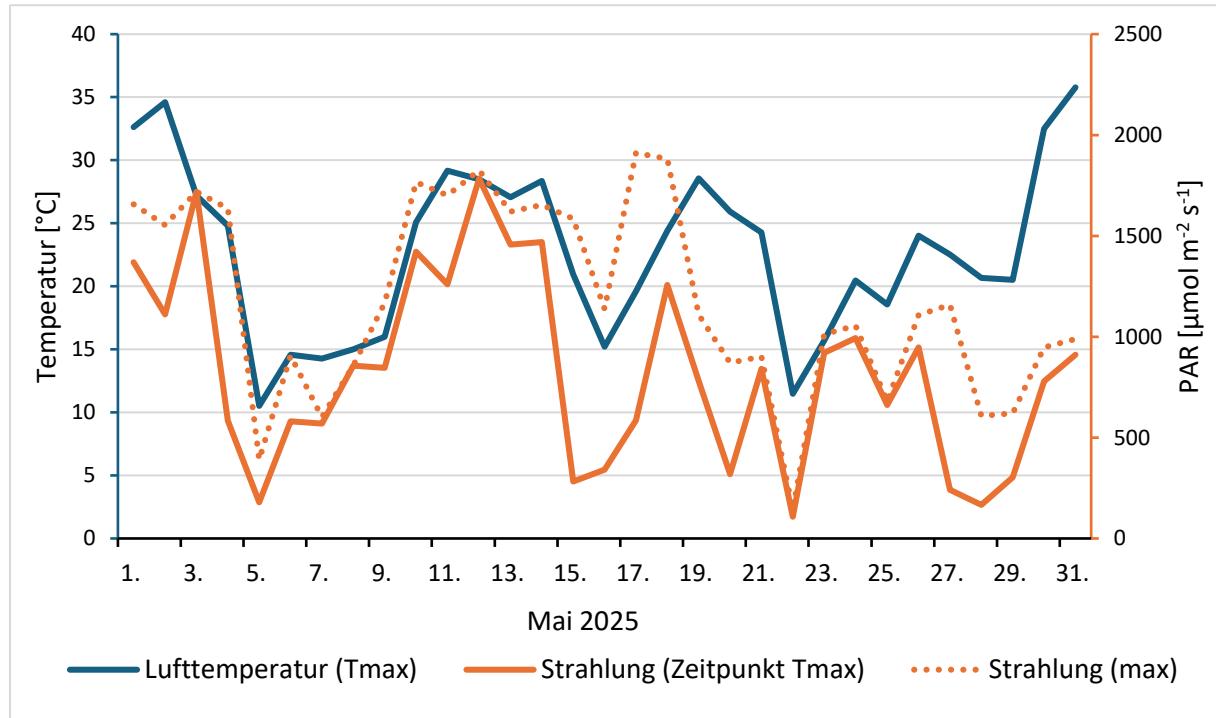


Abb. 8: Maximale Lufttemperatur T_{max} [°C] sowie Photosynthetische aktive Strahlung (PAR) [µmol m⁻² s⁻¹] zum Zeitpunkt T_{max} und maximale Strahlung (PAR_{max}) an diesem Tag.

3.3.3 Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit

Die Abbildung A3 im Anhang zeigt die maximale Lufttemperatur [°C] im Mai 2025 sowie die Luftfeuchtigkeit [%]. Die Luftfeuchtigkeit war an kälteren Tagen deutlich höher als an warmen Tagen. Bei etwa 10 °C erreichte die Luftfeuchtigkeit 80–100 %. Bei Temperaturen oberhalb von etwa 20 °C lag die Luftfeuchtigkeit unterhalb von 50 %. An sehr heißen Tagen > 25 °C lag die Luftfeuchtigkeit unter 25 %.

3.3.4 Luft- und Bodentemperatur (in verschiedenen Substrattiefen)

Abbildung 9 zeigt den Verlauf der maximalen Lufttemperatur [°C] sowie die Bodentemperaturen in den Versuchsplots mit 10 cm und mit 30 cm Substrat im Mai 2025.

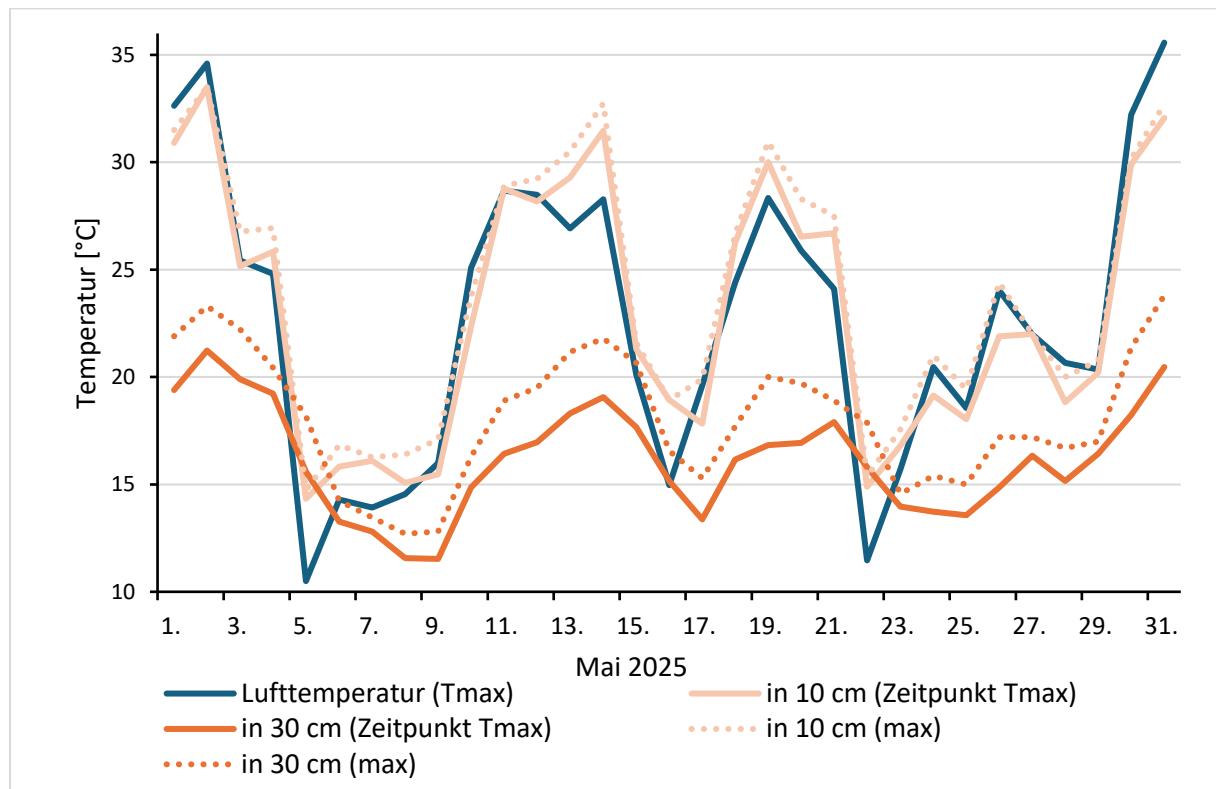


Abb. 9: Maximale Lufttemperatur T_{max} [°C] sowie Temperatur in den Gründachplots 10 cm und 30 cm Substrattiefe zum Zeitpunkt T_{max} sowie maximale Temperaturen in den zwei Bodentiefen im Monat Mai.

Die Ergebnisse zeigen, dass die maximalen Bodentemperaturen (gestrichelte Linien) nicht zum Zeitpunkt der maximalen Lufttemperaturen auftraten. Die Bodentemperatur zeigte deutliche Unterschiede zwischen den beiden Substrattiefen: Die Temperaturen bei 10 cm Substrat schwankten simultan zur Lufttemperatur, da sie bei hohen Lufttemperaturen (T_{max} 15–35 °C) ähnlich hohe Temperatur erreichten wie die Lufttemperatur. Teilweise lagen die Temperaturen ± 5 °C unter oder über T_{max} . Im Unterschied dazu verliefen die Temperaturen bei 30 cm Substrat deutlich moderater, da diese bei T_{max} 15–35 °C immer niedriger waren als T_{max} . Besonders deutlich wird dieser Unterschied an heißen Tagen ($T_{\text{max}} > 30^{\circ}\text{C}$), an denen die maximale Bodentemperatur in 10 cm Tiefe über 30 °C steigen konnte, während die Temperatur in 30 cm Tiefe zeitgleich mit ca. 20 °C kühlere Temperaturen aufwies. Bei niedrigen Temperaturen (T_{max} ca. 10 °C) waren die Temperaturen in beiden Versuchsbeeten etwa 5 °C wärmer als die Lufttemperatur. Des Weiteren war die mittlere maximale Lufttemperatur (22,66 °C) geringer als die mittlere Temperatur bei 10 cm Bodentiefe (23,95 °C). Die mittlere Temperatur in 30 cm Bodentiefe (18,12 °C) war deutlich geringer.

4 Diskussion

Die vorliegende Studie untersuchte mithilfe der standardisierten Elektrolyt-Leakage-Methode die Hitzetoleranz ausgewählter Alpiner Zwergstraucharten (*C. vulgaris*, *V. vitis-idaea*) sowie etablierter Standard-Gründacharten (*S. spurium*, *S. ocymoides* und *S. officinalis*). Ziel war es, ihre Eignung für den Einsatz auf Gründächern zu beurteilen und langfristig einen Beitrag zur Förderung der Biodiversität und Funktionalität urbaner Dachbegrünungen zu leisten. Angesichts der charakteristischen Stressfaktoren auf Gründächern, darunter hohe Strahlungsintensität, extreme Temperaturen sowie eingeschränkte Wasserverfügbarkeit – sind entsprechende Untersuchungen von bedeutender Relevanz (Mayr & Neuner, 2009). Das Versuchsdesign bestand aus zwei Substrataufbauten (10 cm und 30 cm Tiefe), welche die typischen Bedingungen auf einem extensiven und intensiven Gründach darstellen (Cook-Patton & Bauerle, 2012). Für jede Art wurden 20 Individuen gepflanzt, um eine ausreichende Replikationszahl sicherzustellen.

4.1 Hitzetoleranz der Blätter

Zur Bestimmung der Temperaturschwellenwerte hitzeinduzierter Zellschäden wurden die Blätter im Thermomixer bei verschiedenen Temperaturen exponiert und der Elektrolytaustritt aus den Zellen über die Leitfähigkeit erfasst (Bär et al., 2021). Die Ergebnisse der Elektrolyt-Leakage-Methode stützen die Hypothese 1, wonach die Alpinen Zwergsträucher eine deutlich höhere Hitzetoleranz aufwiesen als die Standard-Gründacharten, da die Zellschäden insbesondere bei höheren Temperaturen geringer ausfielen.

Besonders im Vergleich der T₅₀-Werte konnte gezeigt werden, dass die Zwergsträucher mit über 53 °C deutlich höher Schwellenwerte zeigten als die der Standardarten mit unter 50 °C. Dies deutet auf eine höhere Hitzetoleranz der Zwergsträucher hin und wurde zusätzlich durch die sich nicht überschneidenden Konfidenzintervalle der Messwerte bei 50 °C bestätigt. Der T₅₀- oder LT₅₀-Wert ist eine etablierte Kenngröße der Hitzetoleranz und definiert als die Temperatur, die bei einer standardisierten Expositionsdauer von 30 Minuten eine 50 %ige Schädigung der Blätter verursacht (Neuner & Buchner, 2023).

Auch der Vergleich der mittleren Zellschäden bei verschiedenen Temperaturstufen unterstreicht die Hypothese 1, dass die Zwergsträucher eine höhere Hitzetoleranz aufweisen. Zwischen 45 °C und 50 °C trat bei allen Pflanzenarten die stärkste Zunahme an Zellschäden auf, was mit den Untersuchungen von Yeh und Lin (2003) übereinstimmt, dass bei diesen Temperaturen hitzebedingte Zellschäden beginnen. Bemerkenswert ist, dass *C. vulgaris* bei 60 °C vergleichsweise geringe Zellschäden zeigte, obwohl in der Literatur bei dieser Temperatur üblicherweise von vollständiger Zellmortalität ausgegangen wird (Bär et al., 2021).

4.2 Vergleich der Hitzetoleranz der Wurzeln und Blätter von *V. vitis-idaea*

Neben den Blättern wurde auch die Hitzetoleranz der Wurzeln von *V. vitis-idaea* untersucht. Die Ergebnisse widerlegen die Hypothese 2, da die Wurzeln eine höhere Hitzetoleranz als die Blätter aufwiesen und der T₅₀-Wert der Wurzeln über dem der Blätter lag. Zudem verlief der Anstieg der Zellschäden in den Wurzeln mit steigenden Temperaturen flacher, was auf eine höhere Stabilität der Zellmembranen hindeutet. Insgesamt zeigten die Blätter eine höhere Empfindlichkeit gegenüber Hitze als die Wurzeln. Literaturdaten zeichnen jedoch ein komplexes Bild: Chronischer und abrupter Hitzestress kann das Wurzelwachstum und die

Wasseraufnahme einschränken. Neben Kuroyanagi und Paulsen (1988) stellten Huang et al. (2012) fest, dass Wurzeln oftmals sensitiver gegenüber Hitze reagieren als die oberirdischen Pflanzenteile, was den Ergebnissen widerspricht.

Insgesamt verdeutlichen die Ergebnisse jedoch, dass die Hitzetoleranz der Wurzeln eine zentrale Rolle für das Überleben der Pflanzen spielt. Hohe Temperaturen können Prozesse wie Respiration, Zellmembranstabilität, Hormonhaushalt sowie primäre und sekundäre Metaboliten beeinträchtigen und dadurch das Wurzel-Spross-Signaling stören (Savi et al., 2016). Um die Rolle der Wurzelhitzetoleranz umfassender beurteilen zu können, sollten daher künftig weitere Arten untersucht werden.

4.3 Klimatische Bedingungen

4.3.1 Blatttemperaturen *versus* Lufttemperaturen

Die Klimamessungen ergaben, dass die Blatttemperaturen der Zwergsträucher an sonnigen Tagen im Hochsommer bis zu 5 °C über der Lufttemperatur (32 °C) lagen. Die Hypothese H3a wurde damit bestätigt. Im Vergleich zeigten die Standard-Gründacharten deutlich geringere Blatttemperaturen als die Zwergsträucher. Es ist anzunehmen, dass sich die Blätter an noch heißen Tagen noch stärker erhitzten und dass deshalb die Temperaturen für das Auftreten erster Zellschäden erreicht wurden. Weitere Studien belegen, dass die Blatttemperaturen kleiner Alpenpflanzen, insbesondere die Tagesmaxima, erheblich von der Lufttemperatur abweichen (Stegner et al., 2020).

4.3.2 Bodentemperatur (in verschiedenen Substratstiefen) *versus* Lufttemperaturen

Die Hypothese 3b, dass die Bodentemperaturen höher als die gemessenen Lufttemperaturen sind, konnte durch die Untersuchungen nur teilweise bestätigt werden. An sehr heißen Tagen mit Lufttemperaturen von etwa 33 °C überschritten die Bodentemperaturen die Lufttemperatur nicht. Dagegen lagen die Temperaturen bei 10 cm Substrataufbau bei moderaten Lufttemperaturen von ca. 25–28 °C bis zu 4 °C über der Lufttemperatur. Insgesamt zeigte sich, dass der Boden als thermischer Puffer wirkt. Bei Hitzebelastung wiesen die Temperaturen im 30 cm Versuchsbeet eine zeitliche Verzögerung auf und die Temperaturen lagen deutlich unterhalb der Lufttemperatur. Auch bei Kälteperioden dämpfte der Boden Temperaturschwankungen. Die Substratstiefe erwies sich als entscheidender Faktor für die Stabilität der Temperaturverläufe und damit für das Risiko von Zellschäden der Pflanzenwurzeln. Literaturergebnisse unterstreichen diese Bedeutung, da die Bodentemperaturen einen Stressfaktor repräsentieren, der die Überlebensraten von Pflanzen entscheidend beeinflusst (Savi et al., 2016). Die artspezifische Hitzetoleranz der Wurzeln ist maßgeblich für das Überleben von Sämlingen in flachen Substraten (Savi et al., 2016). Weitere Studien zeigten, dass die Überlebensrate der Pflanzen auf tieferen Substraten deutlich erhöht war im Vergleich zu flacheren (Dunnett et al., 2008; Zhang et al., 2014). Zudem berichteten weitere Literaturquellen, dass Sträucher in 13 cm Substrat schneller wuchsen als Individuen im 10 cm Substrat (Savi et al., 2016).

4.4 Methodische Überlegungen

Die Elektrolyt-Leakage-Methode ist ein etabliertes Verfahren zur Bestimmung hitzebedingter Zellschäden (Bär et al., 2021). Dennoch sind einige Einschränkungen anzuführen:

Der standardisierte 30-minütige Hitzetest, der eine typische Mittagshitzespitze simulieren soll, bildet keinen längeren oder wiederholten Hitzestress ab, wie er im Zuge des Klimawandels häufiger auftreten könnte (Kirkpatrick & Lewis, 2020). Neuner und Buchner (2023) zeigten, dass die kritischen Hitzeschwellen für Zellschäden mit zunehmender Expositionsdauer deutlich sinken. Bei Nadeln der Europäischen Lärche (*Larix decidua*) führte eine einminütige Exposition bei 54 °C zu einer Schädigung von 20–25 %, während ein vergleichbarer Schaden bei 36 °C erst nach 512 Minuten erreicht wurde. In dieser Arbeit wurde daher eine verlängerte Expositionsdauer von 45 Minuten gewählt, um Zellschäden zuverlässiger zu erfassen.

Die Überprüfung der Berechnung der Zellschäden, indem die C2-Messungen unmittelbar nach der Hitzemessung und 24 Stunden später durchgeführt wurden, zeigte nur geringe Unterschiede. Daher ist die Vergleichbarkeit der Arten mit einer 100 %igen Zellschädigung bei 99 °C nach einer 30-minütigen Exposition gegeben. Die einzige Ausnahme war *C. vulgaris*, bei der die Zellschädigung um weitere 6 % abnahm. Die Ursache kann an einer längeren Diffusionszeit der Elektrolyte aus den Zellen der Blätter liegen. Für die Ergebnisse würde dies lediglich implizieren, dass *C. vulgaris* etwas hitzetoleranter ist als die anderen Pflanzenarten.

Darüber hinaus wird der Elektrolytaustritt von verschiedenen Faktoren beeinflusst: dem Alter der Pflanzen und der Blätter, der Sammelposition, dem Sammelzeitpunkt sowie dem Ernährungszustand der Blätter (Ádám et al., 2000; Bajji et al., 2002; Bandurska & Gniazdowska-Skoczek, 1995). In der vorliegenden Studie wurden die Blattproben von gleichaltrigen Pflanzen entnommen, um solche Effekte zu minimieren. Dennoch bleibt die Methode unspezifisch, da sie zwar die Gesamtleitfähigkeit des Mediums erfasst, jedoch keine Auskunft über die spezifische Zusammensetzung der ausgetretenen Ionen gibt (Palta et al., 1977). Morphologische Eigenschaften wie die Blattdicke könnten ebenfalls zu Abweichungen führen, da innere Zellen möglicherweise nicht gleichermaßen geschädigt werden. Zudem berücksichtigt die Methode keine reversiblen Membranschäden oder zelluläre Reparaturprozesse, die die tatsächliche Hitzentoleranz beeinflussen können. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um die genannten Aspekte genauer zu erfassen und die Aussagekraft zu verbessern.

4.5 Bedeutung der Ergebnisse für den Einsatz von Zwergsträuchern

Die Ergebnisse zeigen, dass Alpine Zwergsträucher aufgrund ihrer Hitzentoleranz vielversprechende Kandidaten für hitzeresistente Dachbegrünungen darstellen. Artspezifische Anpassungen an Alpine Standorte können einen entscheidenden Beitrag zur Hitzentoleranz der Vegetation auf Gründächern leisten.

Die hohe Hitzentoleranz könnte gegebenenfalls durch morphologische Besonderheiten wie die Blattstruktur oder durch spezifische physiologische Anpassungen erklärt werden. Insbesondere die Blattform von *C. vulgaris* könnte eine besonders hohe Hitzentoleranz dieser Art erklären, da ihre schuppenförmigen Blätter ähnliche Eigenschaften wie Nadeln aufweisen. Die Ausformung der Blätter als Nadeln trägt im Allgemeinen dazu bei, Hitzestress und Wasserverlust durch eine geringe Blattfläche, robustes Gewebe und/oder dicke Cuticula mit teilweise wachsartigen Überzügen, zu reduzieren (Münchinger et al., 2023). Darüber hinaus können sich Nadeln schneller abkühlen (Marshall & Waring, 1984).

Der Einsatz von Zwergsträuchern könnte nicht nur die Resilienz gegenüber Hitzestress erhöhen, sondern auch die strukturelle Komplexität der Pflanzengemeinschaft auf Gründächern steigern. Zwergsträucher zeichnen sich durch eine höhere Wuchshöhe, stärkere Verzweigung und eine höhere Blattfülle als viele krautige Arten aus (H. Mulder et al., 2001). Zudem scheinen sie generell sehr widerstandsfähig gegenüber starken klimatischen Schwankungen zu sein. Beispielsweise zeigten Gehrmann und Lehtimäki (2020), dass *V. vitis-idaea* die Auswirkungen großer Frostexpositionsschwankungen wirksam abmildern kann.

Der ökologische Wert von Gründächern hängt nicht nur vom Typ des Gründachs und der Artenanzahl in der Pflanzengemeinschaft ab, sondern vor allem von der Auswahl der spezifischen Pflanzenarten. Literaturnachweise zeigen übereinstimmend, dass einheimische Pflanzen mit ihrer lokalen Angepasstheit die Ökosystemfunktionen mehr unterstützen als nicht-einheimische Arten (Butler et al., 2012). Diese Wirkung beruht auf der gezielten Auswahl geeigneter Arten und nicht auf der Anzahl der Arten (Frisk & Hanslin, 2025; Butler et al., 2012). Kräuter wie die Schafgarbe (*Achillea millefolium*) oder die Wilde Möhre (*Daucus carota*) wiesen eine deutlich höhere Interaktion mit Bestäubern und Herbivoren auf als Gräser. Zudem erwiesen sich bestimmte Blütenmerkmale (weiße oder rosa Blüten, sowie Dolden- und Schirmrispenblütenstände) als besonders attraktiv für Bestäuber (Frisk & Hanslin, 2025). Eine Vielfalt von Vögeln, Schmetterlingen und anderen Tieren wird durch die einheimischen Pflanzen angezogen, wodurch die Biodiversität des Gebiets erhöht wird (Butler et al., 2012).

Zudem zeigen Metaanalysen, dass bei der Artenauswahl auch deren evolutionsgeschichtliche Unterschiede berücksichtigt werden könnten (Cadotte et al., 2008). Einheimische Arten tragen daher nicht nur zur Stabilität ökologischer Netzwerke bei, sondern reduzieren den Pflegeaufwand von Gründächern, da sie nach der Etablierung keine Pestizide, Dünger oder eine zusätzliche Bewässerung benötigen (Butler et al., 2012). Die Praxis zeigt jedoch, dass in Dachbegrünungen oft nicht-einheimische, artenarme Pflanzengemeinschaften eingesetzt werden, da diese leichter verfügbar und pflegeleicht sind (Butler et al., 2012). Damit ergibt sich ein Spannungsfeld zwischen ökologischer Effektivität und praktischer Umsetzung. Daher bieten Zwergsträucher nicht nur eine erhöhte Hitzetoleranz, sondern könnten maßgeblich positive Auswirkungen auf Gründächern haben.

Darüber hinaus könnte der Beitrag von Gründächern zu Ökosystemleistungen wie die Stadt kühlung, WasserRetention und Schadstofffilterung durch die Zunahme der Biomasse infolge des Einsatzes von Zwergstraucharten verbessert werden (Cook-Patton & Bauerle, 2012). Neben der höheren Überlebenswahrscheinlichkeit sind vielfältige Gründächer auch unter trockenen Bedingungen ästhetisch ansprechender (Butler et al., 2012). Ein klarer Forschungsbedarf besteht hinsichtlich der systematischen Auswahl und Kombination von Arten aus lokalen Artenpools, um Pflanzengemeinschaften zu optimieren und Ressourcen für bestäubende Insekten sowie Pflanzenfresser bereitzustellen (Frisk & Hanslin, 2025).

Schlussfolgerung und Ausblick

Die vorliegende Studie zeigt, dass Alpine Zwergsträucher im Vergleich zu etablierten krautigen Standard-Gründacharten eine höhere Hitzetoleranz besitzen und somit ein großes Potential für klimaresiliente Dachbegrünungen aufweisen. Besonders *C. vulgaris* erwies sich als außergewöhnlich robust ($T_{50} = 53,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$; Mittlere REL bei $50 \text{ }^{\circ}\text{C} = 42,01 \%$), während *V. vitis-idaea* ($T_{50} = 53,0 \text{ }^{\circ}\text{C}$; Mittlere REL bei $50 \text{ }^{\circ}\text{C} = 15,48 \%$) durch thermisch stabile Wurzeln hervorstach ($T_{50} = 54,89 \text{ }^{\circ}\text{C}$). Zwergsträucher könnten daher durch ihre Resistenz, strukturelle Vielfalt und Ökosystemfunktion wesentlich zur Steigerung der Biodiversität, Kühlung und Resilienz von Gründächern beitragen. Sie erhöhen die Habitatkomplexität, bieten Ressourcen für Bestäuber und Herbivoren und können mutmaßlich durch ihre Biomasse auch die WasserRetention und Temperaturreduktion verbessern. Praktische Einschränkungen bestehen jedoch hinsichtlich des benötigten höheren Substrataufbaus, der baustatische und wirtschaftliche Abwägungen erfordert. Zudem sind die Ergebnisse vorerst auf experimentelle Bedingungen beschränkt, sodass eine Übertragbarkeit auf reale Dachsysteme mit Vorsicht zu beurteilen ist.

Dabei verdeutlichten die ergänzenden klimatischen Messungen die zentrale Bedeutung der Substrattiefe für die Überlebensfähigkeit der Pflanzenarten. So wirken tiefere Substratschichten als Puffer gegenüber Hitzestress, verbessern die Wasserspeicherung und erhöhen die Überlebenswahrscheinlichkeit der Pflanzen. Damit wird deutlich, dass die gezielte Auswahl geeigneter Arten sowie standortangepasste Substratkonzepte entscheidend sind.

Für die Zukunft sind Langzeitexperimente auf realen Dächern notwendig, die kombinierte Stressfaktoren wie Hitze, Trockenheit und UV-Belastung berücksichtigen. Insbesondere sollten Etablierung, Überlebensraten und Interaktionen mit Insekten erfasst sowie die ökologischen und funktionalen Leistungen (z. B. WasserRetention, Temperaturreduktion, Biodiversitätsförderung) systematisch untersucht werden. Ergänzend erscheinen Studien zu den Mechanismen der Hitzetoleranz (z. B. Chlorophyllfluoreszenz, Hitzeschockproteine, Membrananalysen) sinnvoll, um die beobachtete Widerstandsfähigkeit einzelner Arten besser verstehen zu können.

Die gezielte Auswahl geeigneter Pflanzenarten ist somit entscheidend für die Effektivität und Nachhaltigkeit von Dachbegrünungen. Insgesamt legen die Ergebnisse nahe, dass die Integration Alpiner Zwergsträucher (z. B. *V. vitis-idaea* und *C. vulgaris*) in mosaikartige Pflanzkonzepte, vorzugsweise in Kombination mit etablierten Arten und differenzierten Substrattiefen, langfristig einen wichtigen Beitrag zur Entwicklung von Gründächern leisten kann. Durch hitzeresistente, biodiversitätsfördernde Gründachsysteme kann das Mikroklima verbessert, Wasser gespart sowie die Anpassungsfähigkeit von Städten an den Klimawandel erhöht werden.

Literaturverzeichnis

- Ádám, A. L., Galal, A. A., Mannerer, K., & Barna, B. (2000). Inhibition of the development of leaf rust (*Puccinia recondita*) by treatment of wheat with allopurinol and production of a hypersensitive-like reaction in a compatible host. *Plant Pathology*, 49(3), 317–323. <https://doi.org/10.1046/J.1365-3059.2000.00455.X>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.09.001>
- Bajji, M., Kinet, J. M., & Lutts, S. (2002). The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation*, 36(1), 61–70. <https://doi.org/10.1023/A:1014732714549>
- Bandurska, H., & Gniazdowska-Skoczek, H. (1995). Cell membrane stability in two barley genotypes under water stress conditions. *Acta Societas Botanicorum Poloniae*, 64(1), 29–32. <https://doi.org/10.5586/ASBP.1995.005>
- Bär, A., Schröter, D. M., & Mayr, S. (2021). When the heat is on: High temperature resistance of buds from European tree species. *Plant Cell and Environment*, 44(8), 2593–2603. <https://doi.org/10.1111/pce.14097>
- Berardi, U., GhaffarianHoseini, A. H. (2014). State-of-the-art analysis of the environmental benefits of green roofs. *Applied Energy*, 115, 411–428. <https://doi.org/10.1016/j.apenergy.2013.10.047>
- Bundesamt für Naturschutz (BfN). (o. J.). *FloraWeb: Daten und Informationen zu Wildpflanzen Deutschlands*. Abgerufen 25. Oktober 2025. <https://www.floraweb.de/>
- Butler, C., Butler, E., & Orians, C. M. (2012). Native plant enthusiasm reaches new heights: Perceptions, evidence, and the future of green roofs. *Urban Forestry and Urban Greening*, 11(1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2011.11.002>
- Cook-Patton, S. C., & Bauerle, T. L. (2012). Potential benefits of plant diversity on vegetated roofs: A literature review. *Journal of Environmental Management*, 106, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.04.003>
- Cuce, P. M., Cuce, E., & Santamouris, M. (2025). Towards Sustainable and Climate-Resilient Cities: Mitigating Urban Heat Islands Through Green Infrastructure. *Sustainability* 2025, 17(3), 1303. <https://doi.org/10.3390/SU17031303>
- Drukker, E. F., Schranz, M. E., Vet, L. E. M., Voeten, J., Fatouros, N. E., & Quist, C. W. (2025). The development of insect diversity and ecosystem complexity on green roofs: A review. *Insect Conservation and Diversity*, 1-11. <https://doi.org/10.1111/icad.70007>
- Dunnett, N., Nagase, A., & Hallam, A. (2008). The dynamics of planted and colonising species on a green roof over six growing seasons 2001-2006: Influence of substrate depth. *Urban Ecosystems*, 11(4), 373–384. <https://doi.org/10.1007/S11252-007-0042-7>
- Eggert Baumschulen. (o. J.). Abgerufen 3. September 2025, <https://www.eggert-baumschulen.de/>
- Frisk, C. A., & Hanslin, H. M. (2025). Optimizing plant species composition of green roofs for ecological functionality and biodiversity conservation. *Urban Ecosystems*, 28(2), Artikel 12. <https://doi.org/10.1007/s11252-024-01657-4>
- Goessling, H. F., Rackow, T., & Jung, T. (2025). Recent global temperature surge intensified by record-low planetary albedo. *Science*, 387(6729), 68–73. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ADQ7280>

- G. Viana, W., Scharwies, J. D., & Dinneny, J. R. (2022). Deconstructing the root system of grasses through an exploration of development, anatomy and function. *Plant, Cell & Environment*, 45(3), 602–619. <https://doi.org/10.1111/PCE.14270>
- H. Mulder, C. P., Uliassi, D. D., Doak, D. F., & by Harold Mooney, E. A. (2001). *Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions.* 98(12), 6704–6708. www.pnas.org/cgi-doi/10.1073/pnas.111055298
- Huang, B., Rachmilevitch, S., & Xu, J. (2012). Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance. *Journal of experimental botany*, 63(9), 3455–3465. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERS003>
- International Union for Conservation of Nature (2000). *Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species.* Abgerufen am 25. Oktober 2025. https://www.researchgate.net/publication/237519654_IUCN_Guidelines_for_the_Prevention_Of_Biodiversity_Loss_Caused_By_Alien_Invasive_Species
- Köhler, M., & Clements, A. M. (2012). Green Roofs green roof, Ecological Functions green roof ecological functions. In *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*, 4730–4754. Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0851-3_207
- Kuroyanagi, T., & Paulsen, G. M. (1988). Mediation of high-temperature injury by roots and shoots during reproductive growth of wheat. *Plant, Cell & Environment*, 11(6), 517–523. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.1988.TB01790.X>
- Marshall, J. D., & Waring, R. H. (1984). *Conifers and broadleaf species: stomatal sensitivity differs in western Oregon*, 14(6), 905–908. Canadian Science Publishing. <https://cdnsciencepub.com/doi/10.1139/x84-161>
- Mayr, S., & Neuner, G. (2009). Die Alpine Einblicke in die Natur: *Pflanzen im Wechselbad der Temperaturen*, 9, 93–96. innsbruck university press. https://www.uibk.ac.at/iup/buch_pdfs/alpine_space_vol.9.pdf
- Münchinger, I. K., Hajek, P., Akdogan, B., Caicoya, A. T., & Kunert, N. (2023). Leaf thermal tolerance and sensitivity of temperate tree species are correlated with leaf physiological and functional drought resistance traits. *Journal of Forestry Research*, 34(1), 63–76. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11676-022-01594-y>
- Neuner, G., & Buchner, O. (2023). The dose makes the poison: The longer the heat lasts, the lower the temperature for functional impairment and damage. *Environmental and Experimental Botany*, 212. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105395>
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R. R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K. K. Y., & Rowe, B. (2007). Green Roofs as Urban Ecosystems: Ecological Structures, Functions, and Services. *BioScience*, 57(10), 823–833. <https://doi.org/10.1641/B571005>
- Orsi, E., Crispino, G., Iervolino, M., & Gisonni, C. (2025). Hydraulic and Hydrologic Invariance: Effectiveness of Green Roofs and Permeable Pavements. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 151(2), 04025001. <https://doi.org/10.1061/JIDEDH.IRENG-10304>
- Palta, J. P., Levitt, J., & Stadelmann, E. J. (1977). Freezing Injury in Onion Bulb Cells. *Plant Physiology*, 60(3), 393–397. <https://doi.org/10.1104/pp.60.3.393>
- Perkins-Kirkpatrick, S. E., & Lewis, S. C. (2020). Increasing trends in regional heatwaves. *Nature Communications* 2020, 11(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16970-7>
- Ramachandran, P., Ramirez, A., & Dinneny, J. R. (2024). Rooting for survival: how plants tackle a challenging environment through a diversity of root forms and functions. *Plant Physiology*, 197(1), 586. <https://doi.org/10.1093/PLPHYS/KIAE586>

- Rayner, J. P., Farrell, C., Raynor, K. J., Murphy, S. M., & Williams, N. S. G. (2016). Plant establishment on a green roof under extreme hot and dry conditions: The importance of leaf succulence in plant selection. *Urban Forestry and Urban Greening*, 15, 6–14. <https://doi.org/10.1016/J.UFUG.2015.11.004>
- Rosenberg, B., Kemeny, G., Switzer, R. C., & Hamilton, T. C. (1971). Quantitative Evidence for Protein Denaturation as the Cause of Thermal Death. *Nature* 1971, 232(5311), 471–473. <https://doi.org/10.1038/232471a0>
- Savi, T., Andri, S., & Nardini, A. (2013). Impact of different green roof layering on plant water status and drought survival. *Ecological Engineering*, 57, 188–196. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2013.04.048>
- Savi, T., Dal Borgo, A., Love, V. L., Andri, S., Tretiach, M., & Nardini, A. (2016). Drought versus heat: What's the major constraint on Mediterranean green roof plants? *Science of the Total Environment*, 566–567, 753–760. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.100>
- Stegner, M., Lackner, B., Schäfnerolte, T., Buchner, O., Xiao, N., Gierlinger, N., Holzinger, A., & Neuner, G. (2020). Winter Nights during Summer Time: Stress Physiological Response to Ice and the Facilitation of Freezing Cytorrhysis by Elastic Cell Wall Components in the Leaves of a Nival Species. *International journal of molecular sciences*, 21(19), 1–18. <https://doi.org/10.3390/IJMS21197042>
- Teittinen, A., Luoto, M., Muukkonen, P., Myyry, M. K., Reiman, M., Scherer-Lorenzen, M., & Soininen, J. (2025). Cross-boundary connections of biodiversity and ecosystem functioning in boreal ecosystems. *Ecological Monographs*, 95(1), e70013. <https://doi.org/10.1002/ECM.70013>
- BirdLife (2024). TIME TO RESTORE - Progress and pitfalls in implementing the EU Biodiversity Strategy. Abgerufen 3. September 2025, <https://www.birdlife.org/wp-content/uploads/2024/11/EU-Biodiversity-Strategy-Progress-Report-1.pdf>
- Vile, D., Pervent, M., Belluau, M., Vasseur, F., Bresson, J., Muller, B., Granier, C., & Simonneau, T. (2012). Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant, cell & environment*, 35(4), 702–718. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2011.02445.X>
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61, 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Weiss+Appetito Austria. (o. J.). Abgerufen 3. September 2025, von <https://www.weissappetito.at/substrate>
- World Flora Online. (o. J.). *World Flora Online – An online flora of all known plants*. Abgerufen 25. Oktober 2025, von <https://about.worldfloronline.org/>
- Yeh, D. M., & Lin, H. F. (2003). Thermostability of cell membranes as a measure of heat tolerance and relationship to flowering delay in chrysanthemum. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128(5), 656–660. <https://doi.org/10.21273/jashs.128.5.0656>
- Zhang, H., Lu, S., Wu, J., Jiang, Y., Lu, Y., & Zhao, H. (2014). Effect of substrate depth on 18 non-succulent herbaceous perennials for extensive green roofs in a region with a dry spring. *Ecological Engineering*, 71, 490–500. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2014.07.033>

Anhang

Anhang A1:

Tabelle A1: Maximale gemessene Zellschäden (REL vor Skalierung auf 100 %) der Pflanzenarten.

Pflanzenart	<i>S. officinalis</i>	<i>S. ocymoides</i>	<i>S. spurium</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
Maximale REL [%]	85,83	85,98	81,20	46,21	77,51

Anhang A2:

Tabelle A2: Temperaturwerte bei 12%, 50% und 88% Zellschäden (T_{12} , T_{50} ; T_{88}) sowie deren Konfidenzintervalle (CI) für die Blätter und Wurzeln von *V. vitis-idaea*.

Pflanzenart	Blätter (<i>V. vitis-idaea</i>)	Wurzel (<i>V. vitis-idaea</i>)
T_{12} [°C]	49,43	40,48
T_{50} [°C]	53,01	54,89
T_{88} [°C]	55,52	67,14
CI T_{12} [°C]	48,80–50,02	35,55–45,56
CI T_{50} [°C]	52,69–53,34	52,20–57,21
CI T_{88} [°C]	55,13–56,03	63,52–no value

Anhang A3:

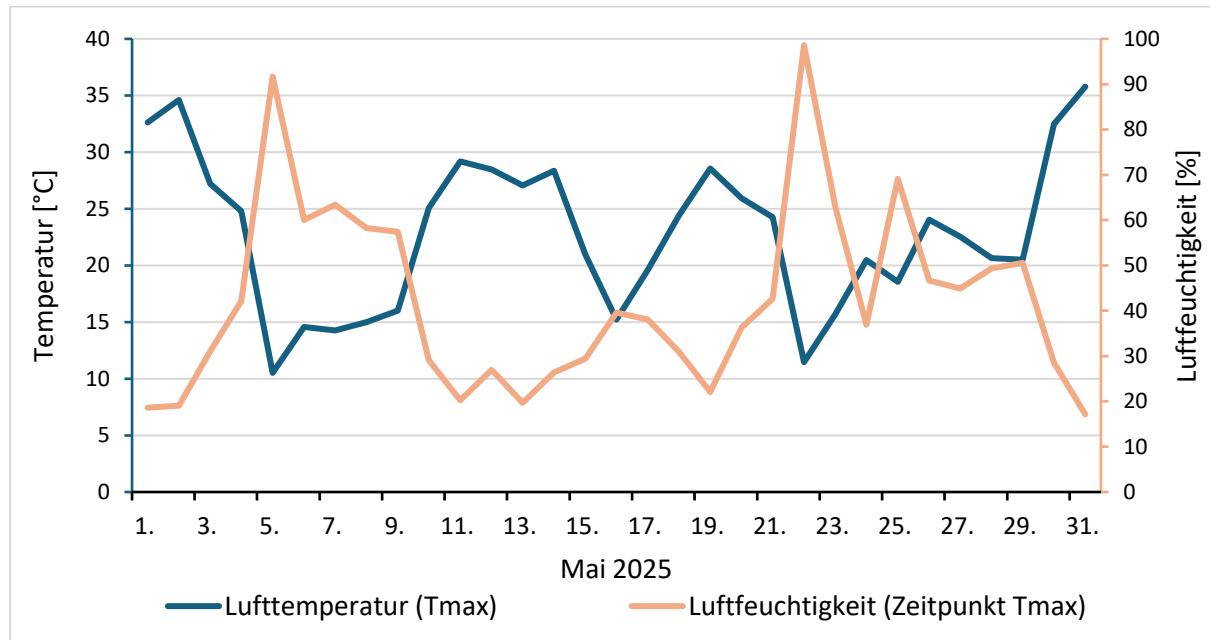


Abbildung A3: Luftfeuchtigkeit [%] im Mai 2025 bei maximaler Tagestemperatur [°C].