©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 21, 162-173. Hannover 2009.

Positive und negative Folgen biologischer Invasionen auf ozeanischen Inseln am Beispiel des Chinarindenbaumes (*Cinchona pubescens*)

– Ingo Kowarik, Heinke Jäger, Leonie Fischer, Moritz von der Lippe, Berlin –

Abstract

The red quinine tree (*Cinchona pubescens*) is listed as one of the most problematic invasive species worldwide. Starting from plantations, it has invaded ecosystems of several oceanic islands. Field studies in the highland vegetation of Galápagos and in managed Hawaiian forests revealed extensive, both negative and positive impacts on the resident vegetation. In Galápagos, the resident highland vegetation was severely suppressed by *Cinchona,* and these effects were more pronounced in the previously tree- and shrubless Fern-Sedge zone than in the Miconia zone which was dominated by an endemic shrub. These differences were explained as resulting from different adaptations of resident species to shading. The addition of a new, lower tree layer by *Cinchona* to structurally simplified Hawaiian forests also increased shading, but in this case *Cinchona* increased total species number and the proportion of endemic species. The latter even increased with increasing *Cinchona* cover. Such extensive facilitative effects on endemic species across different forest types have not been observed in other invasion studies thus far. The positive impacts in Hawaii can be explained by the 'substitutive facilitation model' according to which invaders can add structural components similar to those that were lost due to conversion of the ecosystem, and thus can functionally replace former ecosystem structures that facilitated native species. In summary, our study highlights the context-dependency of invasion impacts and the resulting need for case-by-case approaches to assess invasion impacts and design management measures.

1. Einleitung

Biologische Invasionen gelten weltweit als eine wesentliche Ursache für die Gefährdung der biologischen Vielfalt (MACK et al. 2000, DAVIS 2003). Ozeanische Inseln sind besonders von Invasionen betroffen, was mit relativer Artenarmut und fehlender funktionaler Anpassung einheimischer Arten an neu eingeführte Arten erklärt wird. So ist ein weit reichender Artenrückgang durch Beutegreifer und Weidetiere belegt, die im ursprünglichen Artenbestand isolierter Inseln keine ökologische Entsprechung haben (ELTON 1958, LOOPE & MUELLER-DOMBOIS 1989). Nach WILCOVE et al. (1998) sind nichteinheimische Arten am Rückgang fast aller gefährdeten Pflanzenarten Hawaiis (99 %), aber nur an 30 % der Festlandarten der Vereinigten Staaten beteiligt.

Auch die Ausbreitung eingeführter Gehölzarten kann zu erheblichen Veränderungen von Populationen und Ökosystemen führen, beispielsweise durch *Myrica faya* auf Hawaii. Anders als die vorhandenen Arten ist *Myrica* zur symbiotischen Stickstoffbindung in der Lage und führt rasch zu einer Bewaldung ansonsten lange offen liegender vulkanischer Böden (VITOUSEK & WALKER 1989).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Viele Mechanismen, die zum Erfolg von Invasionsarten führen, werden zunehmend besser verstanden (SAX et al. 2005, DAEHLER 2006). Eine wesentliche Erkenntnis des ausgehenden 20. Jahrhunderts ist, dass die Auswirkungen biologischer Invasionen auf die Artenvielfalt in Abhängigkeit vom räumlichen Bezugsmaßstab der Untersuchungen variieren. Während auf kleinen Flächen das Vorkommen nichteinheimischer Arten häufig negativ mit der Artenzahl einheimischer Arten korreliert, besteht auf größerer räumlicher Ebene in der Regel ein positiver Zusammenhang zwischen der Anzahl einheimischer und nichteinheimischer Arten, was als Wirkung höherer räumlicher Heterogenität erklärt wird, die ein Nebeneinander verschiedener Arten erlaubt (STOHLGREN et al. 1999, 2006, SHEA & CHESSON 2002). Weiter ist damit zu rechnen, dass Invasionsfolgen in der Zeit variieren, etwa infolge der Populationsdynamik der eingeführten Art oder wegen einer Veränderung im invadierten System. So sinkt die Artenzahl nach der Etablierung von Robinien in urbanen Magerrasen zunächst stark ab, nimmt mit der Zeit aufgrund der Einwanderung anderer Arten jedoch stark zu (KOWARIK 1995). Insofern ist ein Monitoring von Invasionsfolgen über längere Zeiträume sinnvoll, wird jedoch selten durchgeführt (BLOSSEY 1999, STRAYER et al. 2006).

Die Klassifizierung eingeführter Arten als „invasive" Problemarten erfolgt zumeist aufgrund von Befunden, die aus einem bestimmten Gebiet oder Ökosystemtyp stammen und dann verallgemeinert werden. Hierauf fußen dann häufig Managementmaßnahmen. Tatsächlich hat sich das Kriterium „invades elsewhere" (WILLIAMSON 1999) als hilfreich für die Prognose unerwünschter Auswirkungen neu auftretender Arten gezeigt. Allerdings sind auch Fehleinschätzungen aufgrund der räumlich-zeitlichen Variabilität von Invasionsvorgängen vorprogrammiert. So können sich Invasionsmuster regional sehr stark unterscheiden (LONSDALE 1999, CHYTRÝ et al. 2005, PALMER 2006). Auch wenn vergleichende Analysen von Auswirkungen derselben Art in verschiedenen Lebensräumen selten sind (z. B. ALVAREZ & CUSHMAN 2002, VILÁ et al. 2006, MASON & FRENCH 2008), deuten die gefundenen Unterschiede darauf hin, dass Auswirkungen biologischer Invasionen nicht nur auf räumlich-zeitlichen Skalen variieren, sondern auch in starkem Maße vom ökologischen Kontext, also von den örtlichen biotischen und abiotischen Bedingungen abhängen. Träfe diese Hypothese zu, würde ein vertieftes Verständnis solcher Variabilität die Prognose von Invasionsprozessen und auch den zielgerichteten Einsatz von Präventions- und Managementmaßnahmen erheblich befördern.

Am Beispiel des Chinarindenbaumes (*Cinchona pubescens*), der sich auf mehreren ozeanischen Inseln mit tropischem Klima ausbreitet, soll hier auf der Basis unserer Untersuchungen auf Galápagos (JÄGER et al. 2007, 2009) und auf Hawaii (FISCHER et al. 2009) diskutiert werden,

- in welchem Ausmaß die Etablierung von *Cinchona* endemische, andere einheimische sowie nichteinheimische Arten beeinflusst,
- ob diese Einflüsse in verschiedenen Ökosystemtypen variieren und
- wie mögliche Unterschiede erklärt werden können.

2. Untersuchungsart

Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet des Chinarindenbaumes (*Cinchona pubescens* Vahl (syn. *C. succirubra* Pav. ex Klotzsch, Rubiaceae) erstreckt sich in Mittel- und Südamerika von Costa Rica bis nach Venezuela und Bolivien, wo er bis in Hochlagen der Anden vorkommt (ANDERSSON 1998). *Cinchona* gehört zu den Pflanzen mit den weltweit größten sozio-ökonomischen Folgen, da ihre Inhaltsstoffe wesentlich zur Eingrenzung von Malaria beigetragen haben (HOBHOUSE 2001). Um aus der Rinde Chinin zu gewinnen, wurden meh-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

rere *Cinchona-Arten* weltweit in tropischen Gebieten angebaut, darunter auch *C. pubescens,* obwohl diese Art für die Chinin-Gewinnung weniger gut geeignet ist. Nach Beginn der synthetischen Chinin-Herstellung wurden die Plantagen meist wieder aufgegeben (ANDERSON 1998). In ihrem Ursprungsgebiet ist *Cinchona* durch Entnahme von Pflanzen stark zurückgegangen wie schon Alexander von Humboldt berichtete (HOBHOUSE 2001). Auf der anderen Seite haben Anpflanzungen in großem Stil weit reichende Invasionsprozesse ausgelöst. Auf mehreren tropischen Inseln breitet sich *C. pubescens* aus (WEBER 2003), vor allem auf Galápagos, aber auch auf Tahiti und Hawaii (CRONK & FULLER 1995, MEYER 2004). Sie ist in ihrem Ursprungsgebiet gefährdet, zählt aber zugleich zu den weltweit problematischsten nichteinheimischen Arten (ISSG 2006).

Auf unseren Untersuchungsflächen auf Hawaii kam mit *C. calisaya* Wedd. eine zweite, ähnliche *Cinchona*-Art vor, wurde aber in den weiteren Analysen aufgrund eines gleichartigen ökologischen Verhaltens nicht von *C. pubescens* unterschieden (FISCHER et al. 2009). Beide *Cinchona*-Arten werden etwa 10 bis 15 m hoch und vermehren sich durch kleine, sehr gut an Windausbreitung angepasste Samen sowie vegetativ durch Wurzelausläufer und Legetriebe, die sich wieder bewurzeln können (ANDERSON 1998, WAGNER et al. 1999).

C. pubescens wurde in den 1940er Jahren auf das Galápagos-Archipel eingeführt und in unteren, landwirtschaftlich genutzten Lagen angebaut (HAMANN 1974, LUNDH 2006). Seit Anfang der 1970er Jahre wurde eine zunehmend starke Ausbreitung in höher gelegenen Vegetationszonen bemerkt (VAN DER WERFF 1978, HAMANN 1974, MACDONALD et al. 1988). Vegetationsaufnahmen aus der Pionierarbeit von VAN DER WERFF (1978) belegen bereits die Etablierung der Art in naturnaher Vegetation. Großflächige Brände können die Einwanderung und Etablierung der Art gefördert haben. Im Hochland der Insel Santa Cruz bedeckt *Cinchona* heute über 11.000 ha, darunter große Flächen (ca. 5.000 ha) im Galápagos Nationalpark (BUDDENHAGEN et al. 2004). Sie kommt in verschiedenen Vegetationszonen vor, darunter in der Miconia-Zone, die vom endemischen Strauch *Miconia robinsoniana* dominiert wird, und in der darüber anschließenden Farn-Seggen-Zone, die sich etwa von 570 m bis zum höchsten Punkt der Insel auf 865 m üNN erstreckt. Nach alten Berichten aus der Zeit vor den großen Bränden waren die Gebiete über 616 m üNN gehölzfrei und stattdessen von Farnen und Seggen dominiert (HOWELL 1942, JÄGER et al. 2009). Auf Maui, das zum Hawaii-Archipel gehört, wurden die beiden *Cinchona*-Arten forstlich eingebracht und sind noch relativ selten. Allerdings haben sie bereits in einigen Waldtypen eine teilweise dichte untere Baumschicht aufgebaut (FISCHER et al. 2009).

3. Untersuchungsgebiete und -ansätze

3.1 Galápagos

Obwohl das Galápagos-Archipel verglichen mit anderen ozeanischen Inseln relativ spät besiedelt worden ist, wird seine außergewöhnliche Tier- und Pflanzenwelt inzwischen stark durch eingeführte Tier- und Pflanzenarten geprägt (HAMANN 1984, LAWESSON 1990, ITOW 2003). Mit 60 % machen nichteinheimische Arten mehr als die Hälfte der Flora von 800 Arten aus (TYE et al. 2008). Auswirkungen von *Cinchona* auf die vorhandenen Arten wurden im Hochland der Insel Santa Cruz analysiert, das zum Galápagos Nationalpark gehört. Auf 620 m üNN fallen hier im Mittel etwa 1.700 mm Niederschlag. Die mittleren Temperaturminima und -maxima lagen zwischen 17 und 33°C. Zwei Untersuchungsansätze kamen zur Anwendung (Details bei JÄGER et al. 2007, 2009):

An jeweils 42 einzeln stehenden *Cinchona*-Bäumen in der Miconia- und der Farn-Seggen-Zone wurde vergleichend untersucht, inwieweit eine Überdeckung der ursprünglich niedrige-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ren Vegetation mit *Cinchona* zu Veränderungen in der Artenzusammensetzung führt. Hierzu wurden von jedem Baum ausgehend Transekte gelegt und der Artenbestand unterhalb der nahezu 100 % deckenden Krone, im Übergangsbereich zur offenen Vegetation und in der offenen Vegetation ohne *Cinchona* miteinander verglichen. Ziel dieser Untersuchung war festzustellen, wie verschiedene Artengruppen auf eine Überdeckung mit *Cinchona* reagieren und ob sich die Auswirkungen in beiden Vegetationszonen unterscheiden (vgl. JÄGER et al. 2007).

In einem zweiten Untersuchungsansatz wurden in der Farn-Seggen-Zone 14 jeweils 20 m x 20 m große Dauerflächen mit und ohne *Cinchona* angelegt und 1998, 2003 und 2005 aufgenommen. Mit diesen Untersuchungen sollte festgestellt werden, inwieweit sich die Bestände von *Cinchona* weiter verdichten (Deckung, Stammzahl, Basalfläche) und wie verschiedene Artengruppen hierauf reagieren (Artenzahl, Deckung; vgl. JÄGER et al. 2009).

3.2 Hawaii

Auch Hawaii ist in starkem Maße von biologischen Invasionen betroffen (LOOPE & MUELLER-DOMBOIS 1989). Anders aber als auf Galápagos gehört *Cinchona* hier (noch) nicht zu den wesentlichen Problemarten. Die Untersuchungsflächen auf der Insel Maui liegen im Makawao Forest Reserve (845 ha), das sich auf der Nordwestseite des Vulkans Haleakala zwischen 792 m und 1158 m üNN erstreckt. Jährlich fallen hier 1524 mm bis 4064 mm Niederschlag, und die jährliche Mitteltemperatur liegt bei 17.7°C.

Zunächst wurden die Verbreitung von *Cinchona* im gesamten Gebiet und ihr Vorkommen in der Waldvegetation kartiert. Die drei Waldtypen, in denen *Cinchona* mit der größten Deckung vorkam, waren einerseits Forstkulturen anderer nichteinheimischer Arten (*Pinus elliottii, Eucalyptus robusta* et *globulus*), anderseits naturnahe *Acacia koa*-Bestände, die aber auch forstlich genutzt wurden. In diesen Waldtypen wurden jeweils 14 10 m x 10 m große Untersuchungsflächen mit oder ohne *Cinchona* etabliert. Mit dieser Untersuchung sollte wie auf Galápagos geklärt werden, welche Auswirkung *Cinchona* auf verschiedene Artengruppen hat und ob sich diese in den verschiedenen Vegetationstypen unterscheiden (Details bei FISCHER et al. 2009).

4. Ergebnisse

4.1 Galápagos

Die Einzelbaumstudie veranschaulicht deutliche negative Auswirkungen einzelner *Cinchona*-Bäume auf die vorhandene Vegetation (JÄGER et al. 2007): Mit zunehmender Nähe zu *Cinchona*-Bäumen nahmen die Artenzahlen und die Gesamtdeckung verschiedener Artengruppen signifikant ab. Interessanterweise waren diese Effekte in der Farn-Seggen-Zone deutlich stärker als in der Miconia-Zone ausgeprägt. Während in der Farn-Seggen-Zone die Artenzahl vom äußeren bis zum inneren Transektabschnitt, der von *Cinchona* überkront war, um 32 % abnahm, war der Vergleichswert in der Miconia-Zone 6 % niedriger. Noch deutlicher fiel die unterschiedliche Abnahme der Deckung bei verschiedenen Artengruppen aus. Die Deckungsgrade endemischer und einheimischer Gras- und Krautarten waren in der Farn-Seggen-Zone unter *Cinchona* um 57 bis 88 % niedriger als im Offenland, wogegen diese Gruppen in der Miconia-Zone gar keine signifikante Abnahme zeigten. Allerdings nahm hier die Deckung des zuvor dominanten endemischen Strauches *Miconia robinsoniana* um fast die Hälfte (41 %) ab.

Die Dauerflächenuntersuchung (JÄGER et al. 2009) erbrachte eine deutliche Zunahme der Populationsdichte von *Cinchona* innerhalb des siebenjährigen Beobachtungszeitraumes. Im Mittel verdoppelte sich ihre Deckung. Die Basalfläche nahm sogar um das 4,6-fache zu, die

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Stammzahl um das 4-fache. In einzelnen Plots variierte die Deckung von *Cinchona* 2003 zwischen 3 und 42 %.

Dem gegenüber stand ein deutlicher Rückgang der Deckung bei verschiedenen einheimischen Artengruppen um mindestens 50 % im Vergleich der Jahre 1998 und 2003, aber zumeist nicht von 2003 bis 2005 (Abb. 1). Dieser Rückgang war bei endemischen Kräutern mit 89 % signifikant stärker als bei anderen einheimischen Krautarten (82 %) und bei eingeführten Arten, deren Deckung sich zwischen 1998 und 2003 ebenfalls verminderte (73 %). Mit zunehmender Deckung von *Cinchona* erhöhte sich der Anteil offenen Bodens, der dann teilweise von der eingeführten *Stachys agraria* besiedelt wurde. Die Zunahme der Deckung von *Cinchona* war negativ mit dem Rückgang der Gesamtdeckung sowie der Deckung der einheimischen Krautarten sowie dem dominanten Adlerfarn *Pteridium arachnoideum* korreliert (Abb. 2).

Trotz dieser erheblichen Veränderungen der Vegetationsstruktur gab es anders als erwartet keine signifikanten Veränderungen der mittleren Artenzahl pro Dauerfläche oder der Gesamtartenzahl im Vergleich der einzelnen Jahre.

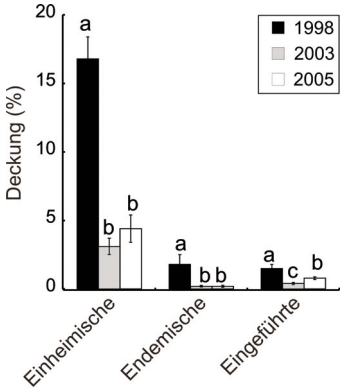

Abb. 1: Rückgang der Deckung einheimischer, endemischer und eingeführter Krautarten in Dauerflächen von *Cinchona pubescens* in der Farn-Seggen-Zone im Hochland von Santa Cruz, Galápagos. Zwischen Säulen mit unterschiedlichen Buchstaben bestehen signifikante Unterschiede ($P \leq 0{,}05$; nach JÄGER et al. 2009)

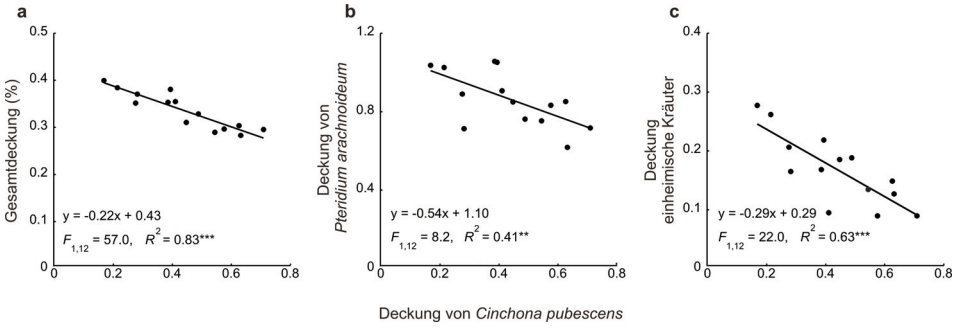

Abb. 2: Negativer Zusammenhang zwischen Deckungswerten von *Cinchona pubescens* und der Gesamtdeckung anderer Arten, einheimischer Krautarten und der dominanten Farnart *Pteridium arachnoideum* im Jahr 2003 in Dauerflächen in der Farn-Seggen-Zone im Hochland von Santa Cruz, Galápagos (nach JÄGER et al. 2009). Die maximale Deckung von *Cinchona* betrug 42 % (arcsin-transformierte Deckungswerte).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

4.2 Hawaii

Auch in der Untersuchung auf Maui konnten signifikante Veränderungen der Vegetation auf die Präsenz von *Cinchona* zurückgeführt werden (FISCHER et al. 2009). In den drei untersuchten Waldtypen hat *Cinchona* jeweils eine dichte Strauchschicht aufgebaut. Der Vergleich von Flächen mit und ohne *Cinchona* erbrachte ähnliche Gesamtdeckungswerte. Insofern führt der Aufbau einer *Cinchona*-Population in bewirtschafteten Wäldern auch zu Deckungseinbußen anderer Arten.

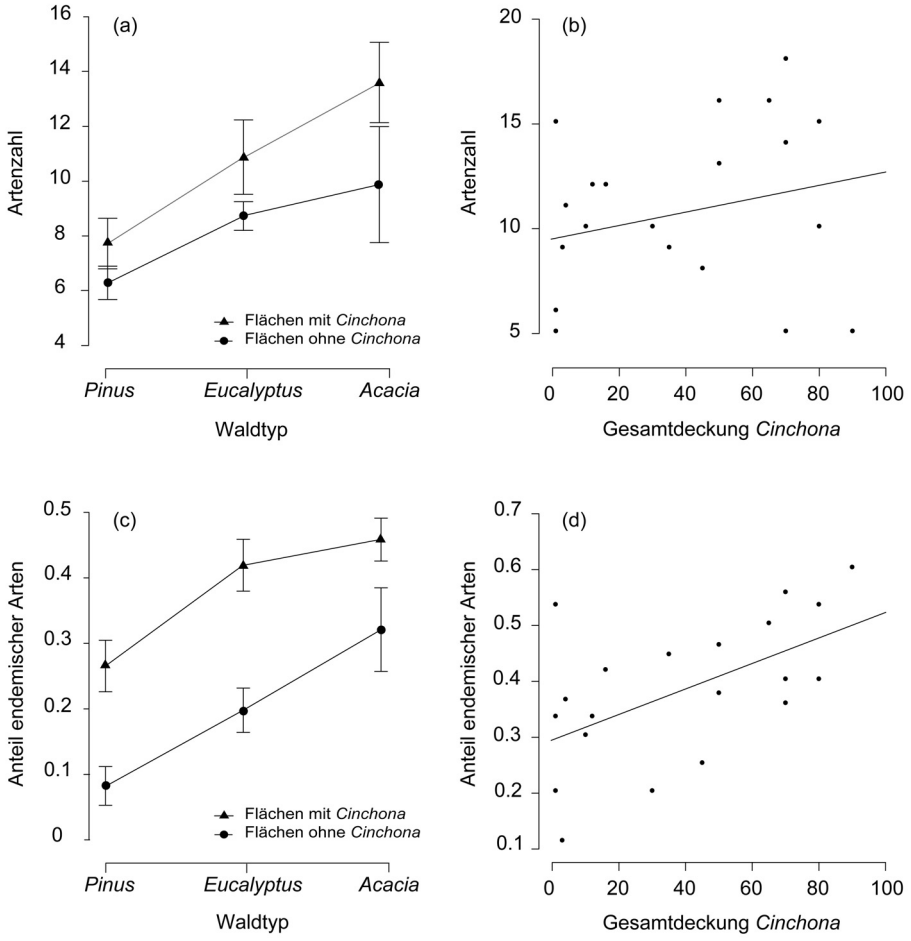

Abb. 3: Artenzahl und Anteil endemischer Arten in der Kraut- und Strauchschicht in verschiedenen Waldtypen auf Maui, Hawaii (*Pinus elliotii*- und *Eucalyptus*-Forste, *Acacia koa*-Wald) (a, c) und Abhängigkeit zwischen der Deckung (in y.) von *Cinchona* und der Gesamtartenzahl bzw. dem Anteil endemischer Arten in den untersuchten Waldtypen (b, d). Flächen mit *Cinchona* haben in jedem Waldtyp eine signifikant höhere Artenzahl als Flächen ohne *Cinchona* (ANOVA, p=0.03). Auch der Anteil endemischer Arten ist signifikant höher (ANOVA, $p=5{,}19 \times 10^{-6}$). Die Deckung von *Cinchona* ist signifikant mit dem Endemitenanteil (lineare Regression, y=0,3+0,002x, R^2=0,29, $p=7{,}21 \times 10^{-3}$), aber nicht mit der Gesamtartenzahl korreliert (y=9,53+0,03x, R^2=0,01, p=0,27; nach FISCHER et al. 2009).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Mit zunehmender Deckung von *Cinchona* haben sich auch Artenzahl und Artenzusammensetzung stark verändert. Völlig unerwartet erwiesen sich dabei Flächen mit *Cinchona* sowohl in den *Eucalyptus*- und *Pinus*-Forsten als auch im naturnahen *Acacia koa*-Wald als artenreicher als Vergleichsflächen ohne den Chinarindenbaum (Abb. 3a). In den insgesamt artenärmeren Flächen ohne *Cinchona* traten zudem signifikant mehr nichteinheimische Arten auf, darunter besonders *Psidium cattleianum*, *Setaria palmifolia* und *Rubus argutus.*

Bei den endemischen Arten war die positive Wirkung von *Cinchona* noch ausgeprägter: In Untersuchungsflächen mit *Cinchona* stieg der mittlere Anteil endemischer Arten in der Kraut- und Strauchschicht der Kiefernforsten von 7 auf 23 %, und von 18 auf 39 % in den *Eucalyptus*-Beständen. Obwohl die Artenzahl und der Anteil endemischer Arten in den naturnahen *Acacia*-Wäldern deutlich höher als in den Forsten waren, nahm auch hier in Beständen mit *Cinchona* der Endemitenanteil von 36 auf 46 % signifikant zu (Abb. 3c).

Zwischen der Deckung von *Cinchona* und der Gesamtartenzahl bestand kein signifikanter Zusammenhang, also auch kein negativer. Noch bemerkenswerter war, dass mit zunehmender Deckung von *Cinchona* auch der Anteil endemischer Arten stieg (Abb. 3d). In den Waldbeständen mit *Cinchona* traten vor allem endemische Baumfarne verstärkt auf (*Cibotium glaucum, C. menziesii, Sadleria cyatheoides*), aber auch der endemische Strauch *Coprosma foliosa.*

Um auszuschließen, dass sich *Cinchona* in Beständen etabliert, die zuvor bereits reich an Endemiten waren, wurden Habitatmodellierungen durchgeführt. Sie erbrachten, dass die Deckung von *Cinchona* tatsächlich eine wesentliche Erklärungsgröße für Anzahl und Deckung endemischer Arten ist (FISCHER et al. 2009).

5. Diskussion

Unsere Untersuchungen zur Auswirkung von *Cinchona* auf die Begleitvegetation haben deutlich unterschiedliche Befunde für verschiedene Vegetationstypen erbracht. *Cinchona* baut dichte, etwa 8 bis 10 m hohe Vegetationsschichten auf, die auf Galápagos die vorhandene Vegetation des Hochlandes teilweise überschirmen und auf Hawaii zur Einfügung einer zusätzlichen unteren Baumschicht in forstlich genutzte Wälder führt. In beiden Fällen werden hierdurch ökosystemare Bedingungen stark verändert, vor allem durch den zusätzlichen Schattenwurf, aber auch durch ein verändertes Bestandsinnenklima. In Galápagos wurde unter *Cinchona* eine Reduzierung der photosynthetisch aktiven Strahlung um 92 % im Vergleich zur benachbarten Offenvegetation festgestellt. Zudem kondensiert an ihren großen Blättern mehr Feuchtigkeit, so dass der Bestandsniederschlag etwas erhöht wird (JÄGER et al. 2009).

Auf allen Untersuchungsflächen führte *Cinchona* zu erheblichen Veränderungen der Vegetationszusammensetzung, die jedoch im Einzelnen sehr unterschiedlich ausfielen. Auf Galápagos war die Etablierung von *Cinchona* mit einem starken Rückgang der Deckung verschiedener Artengruppen verbunden, vor allem bei endemischen Arten. Dieser Rückgang war in der zuvor baumfreien Farn-Seggen-Zone deutlich stärker ausgeprägt als in der Miconia-Zone. *Cinchona* ist damit ein gutes Beispiel für erhebliche Konsequenzen infolge der Etablierung einer neuen, höherwüchsigen Lebensform in einem Vegetationstyp. Da zumindest Teile der Farn-Seggen-Zone auch vor den großen Bränden baumfrei waren (HOWELL 1942, JÄGER et al. 2009), ist davon auszugehen, dass die hier vorkommenden Arten evolutiv nicht auf Beschattung eingestellt waren. Auch die Miconia-Zone war vor der Etablierung von *Cinchona* baumfrei. Jedoch waren die hier vorkommenden Arten zumindest an den Schattenwurf des prägenden endemischen Strauches *Miconia robinsoniana* angepasst. Wir vermuten daher,

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

dass, wie in vielen anderen Fällen, Konkurrenz durch Schattendruck zu den beschriebenen Vegetationsveränderungen geführt hat, diese aufgrund besserer Anpassung an Schattenwurf in der zuvor von einem Strauch dominierten Miconia-Zone allerdings weniger stark als in der zuvor baumfreien Farn-Seggen-Zone ausfielen (JÄGER et al. 2007).

Die Dauerflächenuntersuchungen in der Farn-Seggen-Zone haben eine Zunahme von *Cinchona* und einen deutlichen Rückgang der Deckung anderer, vor allem auch endemischer Arten ergeben. Zudem deutet sich an, dass offener Boden, der unter *Cinchona* verstärkt auftritt, von *Stachys agraria* als einer weiteren nichteinheimischen Art genutzt wird. Aufgrund der strukturellen Veränderungen der von ihr besiedelten Lebensräume ist *Cinchona* als „habitat transformer" (RICHARDSON al. 2000) oder „ecosystem engineer" (JONES et al. 1994) anzusprechen. Dies sind Arten, die durch Veränderungen des von ihnen besiedelten Lebensraumes direkt oder indirekt die Ressourcenverfügbarkeit für andere Arten stark verändern.

Wegen der häufig beschriebenen, besonderen Empfindlichkeit endemischer Arten ozeanischer Inseln gegenüber nichteinheimischen Arten und der erheblichen Veränderungen der Vegetationsstruktur durch *Cinchona* hatten wir erwartet, das Aussterben einzelner Arten auf den Untersuchungsflächen nachweisen zu können. Tatsächlich gab es keine signifikante Reduktion des Artenbestandes. Dies kann damit erklärt werden, dass die Etablierung von *Cinchona* zwar zum erheblichen Rückgang der Deckung vieler Arten geführt hat, ihre eigene Deckung mit maximal 42 % jedoch noch das Überleben der anderen Arten zulässt (JÄGER et al. 2009). Da nach der Einzelbaumstudie die Artenzahl unter den mit *Cinchona* überschirmten Transektteilen abnimmt (JÄGER et al. 2007), ist jedoch damit zu rechnen, dass zukünftig bei einer weiteren Zunahme der *Cinchona*-Deckung durchaus auch Artenverluste auftreten.

In den Waldbeständen auf Maui hat die Einfügung einer unteren Baumschicht in die forstlich bewirtschafteten Waldbestände wie auf Galápagos zu starken Strukturveränderungen geführt. Allerdings waren die Folgen für die Artenvielfalt im Allgemeinen und für endemische Arten im Besonderen unerwartet positiv. Mit zunehmender *Cinchona*-Deckung stieg sogar der Anteil endemischer Arten (Abb. 3). Darunter sind auch Baumfarne, die Schlüsselarten bei der Entwicklung naturnaher Wälder auf Hawaii sind (MUELLER-DOMBOIS).

Die Förderung (facilitation) anderer Arten durch nichteinheimische Arten ist ein durchaus bekanntes, bislang aber eher unterschätztes Phänomen (RODRIGUEZ 2006), das auch in anderen tropischen forstlichen Kulturen festgestellt worden ist. So fördern nichteinheimische Kiefern in Thailand die Artenvielfalt in Mischbeständen (OBERHAUSER 1997), und auf Hawaii fungiert die eingeführte Eschen-Art *Fraxinus uhdei* als Ammenpflanze für die Naturverjüngung einheimischer Gehölzarten (HARRINGTON & EWEL 1997). Allerdings ist unseres Wissens bislang noch nie eine derart weit reichende Förderung endemischer Arten durch eine Invasionsart festgestellt worden wie bei unserem *Cinchona*-Beispiel. Zur Erklärung dieses Phänomens kann das „substitutive facilitation model" (RODRIGUEZ 2006) herangezogen werden. Demnach bewirkt eine eingeführte Art strukturelle Veränderungen des Lebensraumes, die eine Annäherung an ursprüngliche, etwa durch authropogene Nutzung verloren gegangene Bedingungen bedeuten und damit der erneuten Etablierung einheimischer Arten den Weg bereiten. Dies ist in den strukturell stark vereinfachten Forstbeständen auf Hawaii durchaus vorstellbar, da hier die Einfügung einer neuen Vegetationsschicht durch *Cinchona* Annäherung an die im Vergleich zu Kiefern- oder Eucalyptus-Forsten viel komplexere vertikale Schichtung der ursprünglichen Wälder bewirkt – mit den einhergehenden Veränderungen des Mikroklimas.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

6. Schlussfolgerungen

Am Beispiel *Cinchona* wird deutlich, dass dieselbe Art mit derselben strukturellen Veränderung, nämlich dem Aufbau einer zusätzlichen Vegetationsschicht, unter verschiedenen ökosystemaren Konstellationen unterschiedliche – und sogar gegenläufige Auswirkungen auf andere Arten auslösen kann. Im einen Fall löste die Einfügung einer neuen Vegetationsschicht über der bisherigen Vegetation die erwarteten, wahrscheinlich durch Schattendruck bedingten negativen Wirkungen aus (Galápagos). Im zweiten Fall führte die Einfügung einer neuen unteren Baumschicht in ein durch forstliche Nutzung strukturell verarmtes Waldsystem auch zu zusätzlichem Schatten, war aber hier mit erheblichen positiven Folgen verbunden, insbesondere für endemische Arten. Fast pikant an der Sache ist, dass diese positive Wirkung auf eine Art zurückzuführen ist, die zu den problematischsten Invasionsorganismen weltweit gezählt wird.

Eine mögliche Lehre aus unseren Vergleichsuntersuchungen ist, dass die Auswirkungen einer invasiven Art nicht vorschnell verallgemeinert werden sollten, da deutliche Unterschiede in verschiedenen Gebieten oder Lebensräumen auftreten können. Ebenso liegen Konsequenzen für Gegensteuerungsmaßnahmen auf der Hand. Angesichts der Rückdrängung der endemischen Vegetation auf Galápagos wird *Cinchona* hier bereits bekämpft. Dies ist relativ Erfolg versprechend, weil ein breites Spektrum einheimischer Arten noch in den Beständen vorhanden ist und die einheimischen Arten auch positiv auf die *Cinchona*-Bekämpfung reagieren. Aufgrund der Regenerationsfähigkeit von *Cinchona* muss über längere Zeiträume jedoch intensiv nachgearbeitet werden, so dass fraglich ist, ob ein Zurückdrängen der Art auf vielen tausend Hektar realistisch ist.

Auf Hawaii führen unsere Ergebnisse zu einem Naturschutz-Dilemma. Eine Bekämpfung nichteinheimischer Arten ist in frühen Invasionsstadien besonders aussichtsreich (REJMÁNEK & PITCAIRN 2002). In unserem Fall wäre sie heute kontraproduktiv, da mit zunehmender *Cinchona*-Deckung sogar der Endemiten-Anteil in den bewirtschafteten Wäldern steigt. Offen bleibt allerdings, wie lange dieses Zusammenspiel andauert und ob sich *Cinchona* auch in benachbarte Lebensräume mit bislang ungewissen Folgen ausbreiten kann. Insofern ist hier ein genaues Monitoring zu empfehlen. Das Beispiel von Hawaii veranschaulicht allerdings auch, dass eine naturnahe Entwicklung forstlicher Kulturen durch strukturelle Veränderungen möglich ist, und hierzu auch nichteinheimische Arten einen Beitrag leisten können. Ihre Einbindung in solche Prozesse erfordert allerdings eine genaue Begleitung (EWEL & PUTZ 2004). Allerdings könnten die sich als wirksam erwiesenen Strukturveränderungen in den meisten Fällen wohl auch mit einer geleiteten Etablierung einheimischer Gehölze zu erreichen sein.

Zusammenfassung

Der Chinarindenbaum (*Cinchona pubescens*) gilt als weltweit besonders problematische Invasionspflanze, die sich von Anpflanzungen auf mehreren tropischen Inseln ausgebreitet hat. Vergleichsuntersuchungen im zuvor baumfreien Hochland von Galápagos und in Forstbeständen auf Hawaii ergeben, dass *Cinchona* in beiden Fällen die vorhandene Vegetation stark verändert, wobei negative wie positive Auswirkungen auftreten. Die endemische Hochlandvegetation von Galápagos wird stark zurückgedrängt, wobei dieser Effekt in der zuvor gehölzfreien Farn-Seggen-Zone wesentlich stärker ausfällt als in der zuvor von einem endemischen Strauch dominierten Miconia-Zone. Diese Unterschiede werden mit unterschiedlicher Anpassung der Ausgangsvegetation an den Schattendruck von Gehölzen interpretiert. Auf Hawaii fördert dagegen die Einfügung einer unteren Baumschicht in strukturell verarm-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

te, forstlich genutzte Gehölzbestände die Etablierung endemischer Arten, deren Anteil sogar mit zunehmender Deckung von *Cinchona* steigt. Diese, in solchem Ausmaß bisher noch nicht bekannt gewordenen positiven Wirkungen einer Invasionsart werden mit dem „substitutive facilitation model" erklärt, nach dem Strukturveränderungen durch die neue Art zu einer Angleichung an frühere, naturnahe Bedingungen führen können, die wiederum die Etablierung einheimischer Arten begünstigen. Insgesamt zeigt die Vergleichsstudie, dass die Auswirkungen biologischer Invasionen stark vom ökologischen Kontext abhängig sind und daher Einzelfallbetrachtungen bei Bewertungen und darauf fußenden Maßnahmen angemessen sind.

Danksagung

Wir danken der Charles Darwin Foundation (CDF) für die logistische Unterstützung der Arbeiten auf Galápagos und dem Galápagos National Park Service (GNPS) für die Erlaubnis zur Durchführung der Untersuchungen. Die diesem Text zugrunde liegenden Arbeiten wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), den Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD), die Charles Darwin Foundation und die Basler Stiftung für Biologische Forschung unterstützt. Weiter danken wir für anregende Diskussionsbeiträge auf dem IX. Rintelner Symposium.

Literatur

ALVAREZ, M.E. & CUSHMANN, J.H. (2002): Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. – Ecological Applications **12**: 1434-1444.

ANDERSON, L. (1998): A revision of the genus *Cinchona* (Rubiaceae - Cinchoneae). – Memoirs of the New York Botanical Garden, Volume 80. The New York Botanical Garden, New York.

BLOSSEY, B. (1999): Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. – Biological Invasions **1**: 301–311.

BROCKIE, R.E, LOOPE, L.L, USHER, M.B. & HAMANN, O. (1988): Biological invasions of island nature reserves. – Biological Conservation **44**: 9–36.

BUDDENHAGEN, C.E., RENTERJA, J.L., GARDENER, M., WILKINSON, S.R., SORIA, M., YÁNEZ, P., TYE, A. & VALLE, R. (2004): The control of a highly invasive tree *Cinchona pubescens* in Galapagos. – Weed Technology **18**: 1194-1202.

CHYTRÝ, M., PYŠEK, P., TICHY, L., KNOLLOVÁ, I., DANIHELKA, J. (2005): Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. – Preslia **77**: 333–339.

CRONK, Q.C.B. & FULLER, J.L. (1995): Plant Invaders. The threat to natural ecosystems. – Chapman and Hall, London.

DAEHLER, C.C. (2006): Invasibility of tropical islands by introduced plants: partitioning the influence of isolation and propagule pressure. – Preslia **78**: 389–404.

DAVIS, M.A. (2003): Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? – BioScience **53**: 481–489.

ELTON, C. S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. – Methuen, London.

EWEL, J.J. & PUTZ, F.E. (2004): A place for alien species in ecosystem restoration. – Frontiers in Ecology and the Environment **2**: 354-360.

FISCHER, L.K., VON DER LIPPE, M. & KOWARIK, I. (2009): Tree invasion in managed tropical forests facilitates endemic species. – Journal of Biogeography (in press).

HAMANN, O. (1974): Contribution to the flora and vegetation of the Galápagos Islands. III. Five new floristic records. – Botaniska Notiser **127**: 309–316.

HAMANN, O. (1984): Changes and threats to the vegetation. – In: R. Perry (ed.): Key Environments. Galápagos, pp. 115–131. Pergamon Press, Oxford.

HARRINGTON, R.A. & EWEL, J.J. (1997): Invasibility of tree plantations by invasive and non-indigenous plant species in Hawaii. – Forestry Ecology and Management **99**: 153-162.

HOBHOUSE, H. (2001): Pflanzen verändern die Welt. – Klett-Lotta/Stuttgart.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

HOWELL, J. T. (1942): Up under the equator. – Sierra Club Bull. **27**:79-82.
ISSG Invasive Species Specialist Group (2006) Online Database Cinchona pubescens. Internet: http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=63&fr=1&sts=sss [November 2008].
ITOW, S. (2003): Zonation pattern, succession process and invasion by aliens in speciespoor vegetation of the Galápagos Islands. – Global Environmental Research **7**: 39–58.
JÄGER, H., KOWARIK, I. & TYE, A. (2009): Destruction without extinction: long-term impacts of an invasive tree species on Galápagos highland vegetation. – Journal of Ecology (in press).
JÄGER, H., TYE, A. & KOWARIK, I. (2007) Tree invasion in naturally treeless environments: Impacts of quinine (*Cinchona pubescens*) trees on native vegetation in Galápagos. – Biological Conservation **140**: 297-307.
JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. – Oikos **69**: 373–386.
KOWARIK, I. (1995): Wälder und Forsten auf ursprünglichen und anthropogenen Standorten. Mit einem Beitrag zur Einordnung ruderaler Robinienwälder. – Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. **7**: 47-67.
LAWESSON, J.E. (1990): Alien plants in the Galápagos Islands, a summary. – In: J.E. Lawesson, O. Hamann, G. Rogers, G. Reck & H. Ochoa (eds.): Botanical research in the Galápagos Islands, pp. 15–20. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, **32**, Missouri Botanical Garden Press St. Louis, Mo.
LONSDALE, W.M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. – Ecology **80**: 1522–1536.
LOOPE, L.L., MUELLER-DOMBOIS, D. (1989): Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. – In: Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Grove, R.H., Kruger, K.J., Rejmánek, M., Williamson, W. (Eds.): Biological invasions, a global perspective. Wiley, Chichester, pp. 257–280.
LUNDH, J.P. (2006): The farm area and cultivated plants on Santa Cruz, 1932–1965, with remarks on other parts of Galapagos. – Galapagos Research **64**: 12–25.
MACDONALD, I.A.W., ORTIZ, L., LAWESSON, J.E. & NOWAK, J.B. (1988): The invasion of highlands in Galápagos by the red quinine-tree *Cinchona succirubra*. – Environmental Conservation **15**: 215–220.
MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. – Ecological Applications **10**: 689–710.
MASON, T.J. & FRENCH, K. (2008): Impacts of a woody invader vary in different vegetation communities. – Diversity and Distributions **14**: 829-838.
MEYER, J.-Y. (2004): Threat of invasive alien plants to native flora and forest vegetation of Eastern Polynesia. – Pacific Science **58**: 357–375.
MUELLER-DOMBOIS, D. (2005): A silvicultural approach to restoration of native Hawaiian rainforests. – Lyonia **8**: 61-65.
OBERHAUSER, U. (1997): Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands: a chronosequence study. – Forest Ecology and Management **99**: 171-183.
PALMER, M.W. (2006): Scale dependence of native and alien species richness in North American floras. – Preslia **78**: 427–436.
REJMÁNEK, M. & PITCAIRN, M.J. (2002): When is eradication of exotic pest plants a realistic goal? – In: C.R. Veitch and M.N. Clout (eds.): Turning the tide: the eradication of invasive species. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. – Diversity and Distribution **6**: 93–107.
RODRIGUEZ, L.F. (2006): Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. – Biological Invasions **8**: 927-939.
SAX, D.F., STACHOWICZ, J.J., GAINES, S.D. (eds.) (2005): Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography. – Sinauer, Sunderland, MA.
SHEA, K. & CHESSON, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. – Trends in Ecology and Evolution **17**: 170–176.
STOHLGREN, T.J., BINKLEY, D., CHONG, G.W., KALKHAN, M.A., SCHELL, L.D., BULL, K.A., OTSUKI, Y., NEWMAN, G., BASHKIN, M. & SON, Y. (1999): Exotic species invade hot spots of native

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

plant diversity. – Ecological Monographs **69**: 25–46.
STOHLGREN, T.J., JARNEVICH, C., CHONG, G.W. & EVANGELISTA, P.H. (2006): Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. – Preslia **78**: 405–426.
STRAYER, D.L, EVINER, V.T., JESCHKE, J.M. & PACE, M.L. (2006): Understanding the long-term effects of species invasions. – Trends in Ecology and Evolution **21**: 645–651.
TYE, A., ATKINSON, R. & CARRIÓN, V. (2008): Increase in the number of introduced plant species in Galapagos. – Galapagos Report 2006-2007 **153–154**: 133–135.
VAN DER WERFF (1978): The vegetation of Galapogos Islands. – PhD Thesis, University of Utrecht, Druckkerij Lakenmann & Ochtmann, Zierikzee.
VILÀ, M., TESSIER, M., SUEHS, C.M., BRUNDU, G., CARTA, L., GALANIDIS, A., LAMBDON, P., MANCA, M., MÉDAIL, F., MORAGUES, E., TRAVESET, A., TROUMBIS, A.Y. & HULME, P.E. (2006): Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. – Journal of Biogeography **33**: 853-861.
VITOUSEK, P.M. & WALKER, L.R. (1989): Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. – Ecological Monographs **59**: 247–265.
WAGNER, W.L., HERBST, D.R. & SOHMER, S.H. (1999): Manual of the Flowering Plants of Hawai'i, Volume 1 and 2. – University of Hawai'i Press / Bishop Museum Press, Honolulu.
WEBER, E. (2003): Invasive Plant Species of the World. – CABI Publishing, Wallingford.
WILCOVE, D.S., ROTHSTEIN, D., DUBOW, J., PHILLIPS, A. & LOSOS, E. (1998): Quantifying threats to imperiled species in the United States. – BioScience **48**: 607–617.
WILLIAMSON, M. (1999): Invasions. – Ecography **22**: 5-12.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Ingo Kowarik, Dr. Heinke Jäger, Leonie K. Fischer, Dr. Moritz von der Lippe, Institut für Ökologie der TU Berlin, Rothenburgstr. 12, D 12165 Berlin

E-Mail: kowarik@tu-berlin.de; Web: www.tu-berlin.de/~oekosys

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Kowarik Ingo, Fischer Leonie K., Lippe Moritz von der

Artikel/Article: Positive und negative Folgen biologischer Invasionen auf ozeanischen Inseln am Beispiel des Chinarindenbaumes (Cinchona pubescens) 162-173