

Inseln als globale Versuchsanordnung und natürliche Laboratorien der Vegetationsökologie

– Carl Beierkuhnlein, Bayreuth –

Abstract

Since the early years of natural history, islands and their specific flora and fauna has fascinated researchers and stimulated ideas and theories. Islands are located all over the globe and host a huge diversity of environments and biota. However, we differentiate at least two major types of islands: continental islands on the shelf (old, geologically diverse, but in many cases linked to continents during periods of lower sea level) and oceanic islands (young, of volcanic origin, but in most cases distinctly separated from continents). On islands, plants have developed - or lost - characteristic traits, making them special, endemic, and in many cases very vulnerable. Global patterns emerge, such as the increase of endemism with altitude as general rule for mountainous islands. Besides the global scale, local scale studies are promising. Single islands can serve as a natural laboratory with clearly defined conditions and reduced complexity in comparison with continental ecosystems. In face of climatic changes, novel threats are likely to arise for island plants and vegetation in general. The seminal theory of island biogeography has proven that island systems can give us new insights. Again islands can be seen as a role model, where we can learn how biodiversity is linked with ecosystem functioning. The maintenance of biodiversity, however, is even more crucial on islands than on continents, for the sake of island people that are dependent on provided ecosystem services such as drinking water or slope stability.

1. Geschichte der Erforschung von Inseln – eine Einführung

Das von Inseln ausgehende Faszinosum reicht von der Geschichte und Mythologie bis in die theoretische Ökologie. Die europäische Entdeckung der Welt erfolgte maßgeblich über die Ozeane und die dort im Wesentlichen zufällig erreichten Inseln. Wasser, Nahrung, Vitamine, Holz und andere ökologische Dienstleistungen waren von existenzieller Bedeutung. Oft wurden diese Inseln allerdings zu Schicksalsorten, so beispielsweise für James Cook oder Alexander Selkirk. Auch in der naturhistorischen Suche nach neuem Terrain und unbekannten Arten spielten Inseln eine große Rolle. Der Aufenthalt von Naturforschern auf Inseln initiierte neue Ideen oder gar epochalen Erkenntnisgewinn wie im Falle von Alexander von Humboldt der Aufenthalt auf Teneriffa (1799), von Charles Darwin auf Galapagos (1835), von Alfred Russel Wallace auf Ternate (1858) oder Ernst Mayr auf Neuguinea (1928). Oft waren es die augenfälligen Eigenschaften von Tieren, welche neue Gedanken evozierten, aber selbst die wenigen Tage, die Humboldt auf Teneriffa verbrachte, und in denen er sich einen ausgezeichneten Überblick zur Verbreitung der Pflanzenarten auf der Insel verschaffte, beeinflussten ganze Forschergenerationen.

Darwin hatte Humboldts Bücher gelesen und war fasziniert von der Möglichkeit, den Drachenbaum auf Teneriffa zu sehen, doch die *Beagle* musste sich, aufgrund einer Cholera Epidemie in London, als sie im Hafen von Santa Cruz de Tenerife anlegte, in Quarantäne bege-

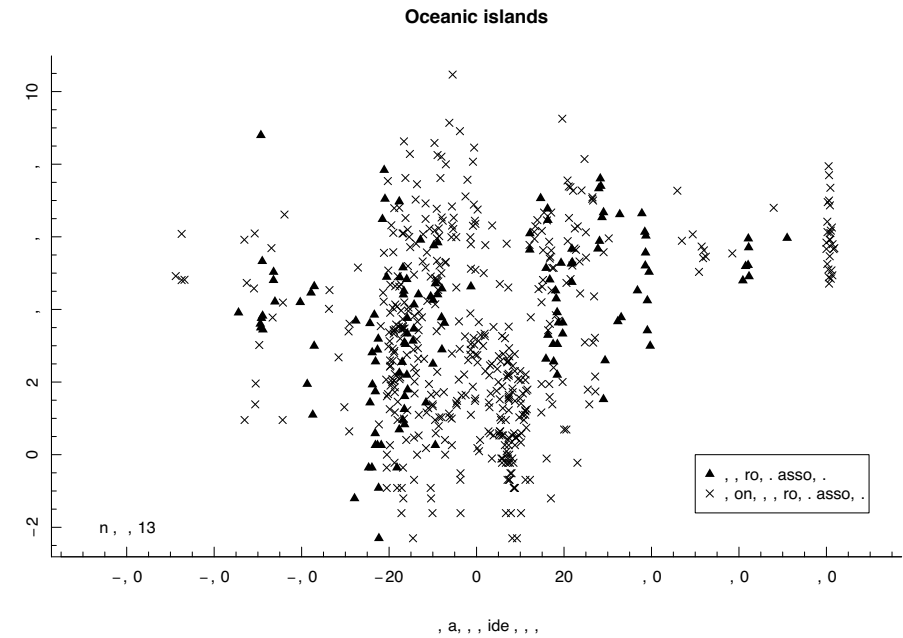


Abb. 1a: Globale Verteilung von ozeanischen Inseln (vulkanischen Ursprungs) entlang von Breiten-graden in Verbindung mit Größenverteilung und staatlicher Verteilung. Es zeigt sich der Schwer-punkt in den Tropen und die große Verantwortung Europas.

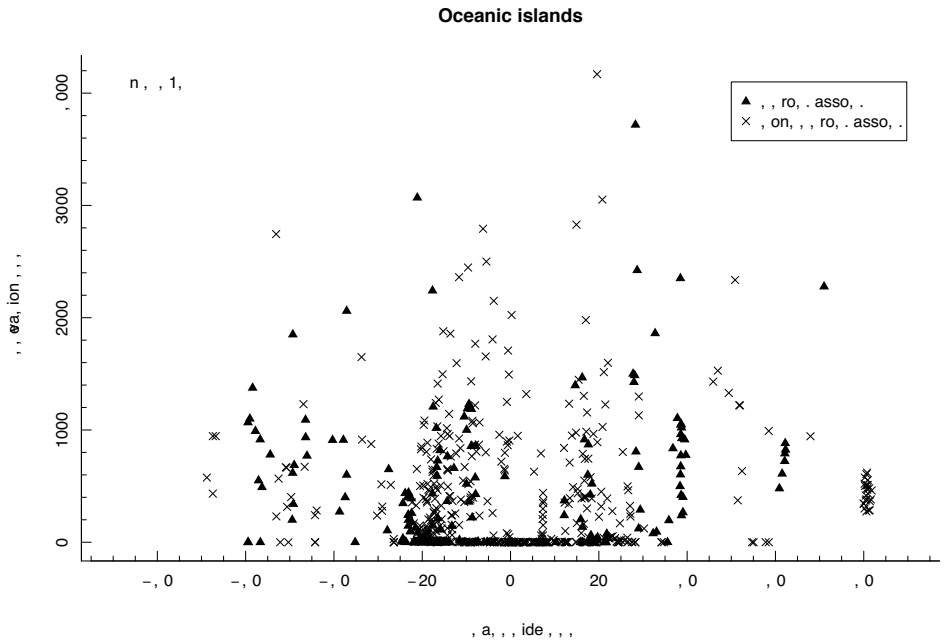


Abb. 1b: Latitudinale Verteilung der erzielten Meereshöhe ozeanischer Inseln. Auch hier zeigt sich ein Schwerpunkt der Höhe und damit indirekt der Lebensraumvielfalt in den Tropen. Dreiecke: Zugehörigkeit zu europäischen Ländern; Kreuze: Zugehörigkeit zu anderen Staaten.

ben. Darwin wurde es nicht erlaubt, das Schiff zu verlassen. Man mag sich vorstellen, wie er den Teide tagelang vor Augen hatte, ohne sich an seine Flanken begeben zu können. Als eigentlich in der Botanik beheimateter Naturforscher, wären ihm sicherlich die *Aeonien* ins Auge gefallen und vielleicht spräche niemand von Galapagos im Zusammenhang mit adaptiver Radiation und Artbildung, wenn es ihm vergönnt gewesen wäre, sich mit der Flora der Insel zu befassen. Herauszustellen ist aber vor allem das Buch „Island Life“ von Alfred Russel WALLACE (1880) als Meilenstein der Inselbiogeographie, welches bis heute durch seine umfassende Konzeption und moderne Sicht überrascht.

Es ist zu konstatieren, dass ein großer Anteil der globalen Inseln von Europäern erstmalig besiedelt wurde oder sogar immer noch zu Staatsgebieten europäischer Länder gehört. Nur wenige Inseln waren niemals von den europäischen (oder nordamerikanischen) Kolonialmächten besetzt worden. Hieraus ergibt sich eine besondere Verantwortung für Europa, den Erhalt der außergewöhnlichen und besonderen Biodiversität von Inseln zu gewährleisten (Abb. 1). Etwa ein Drittel aller Biodiversitätshotspots der Erde umfasst oder beherbergt Archipele. Allerdings sind viele kleine Inseln und Inselgruppen Gebiet souveräner Staaten. Etwa ein Viertel aller von den Vereinten Nationen anerkannten Länder entfällt auf Inselstaaten. Diese können nur auf geringe finanzielle Ressourcen oder wissenschaftliche Kapazitäten zurückgreifen. Die Zusammenarbeit mit Forschern aus den Industrieländern ist folglich angezeigt, denn der Erhalt von Biodiversität und Funktionalität von Inselökosystemen ist für diese Nationen existenziell.

Aufgrund ihrer räumlichen Isolation besitzen Inseln eine große Zahl endemischer Arten (KIER et al. 2009), welche einen substanziellen, und teils sogar den ausschließlichen Beitrag zur Gewährleistung von Ökosystemdienstleistungen beisteuern. Aufgrund kleiner Verbreitungsgebiete und geringer Populationsgrößen sind diese Arten jedoch in besonderem Maß durch Lebensraumbeeinträchtigungen und veränderte Umweltbedingungen gefährdet (Abb. 2). Da der gesamte Artenpool von Inseln deutlich kleiner ist als auf entsprechenden kontinentalen Flächen, sind auch einzelne Ökosysteme artenärmer und deshalb sensibler für Arten- und Funktionsverlust. Oft ist die ökosystemare Artenvielfalt bereits reduziert und deren Funktionen schon verändert, so dass insel-spezifische Dienstleistungen wie die Bereitstellung von Trinkwasser, Erosionskontrolle, Windschutz, nutzbaren Wildpflanzen nicht mehr gewährleis-



Abb. 2a: *Cheirolophus junonianus* (Svent.) Holub als Beispiel einer extrem kleinen Pflanzenpopulation. Diese inselendemische Strauchart auf La Palma mit einer Gesamtpopulation von deutlich unter 100 Individuen wächst nur auf einem einzigen phonolitischen Fels, der eine Fläche von weniger als 3000 m² einnimmt.

Abb. 2b: *Lotus eremiticus* A. Santos, eine stark verbiss-empfindliche inselendemische Art auf La Palma mit ebenfalls nur noch einer winzigen Population in einer sehr steilen, fast unzugänglichen Lage in Küstennähe.

tet sind. Historische Verluste von Biodiversität und Ökosystemfunktionen auf Inseln, mit katastrophalen Folgen wie auf Rapa Nui (Osterinsel) (MIETH & BORK 2010), illustrieren auf anschauliche und erschreckende Art, welche Konsequenzen sich aus der anthropogenen Degradierung insulärer Biodiversität und Funktionalität ergeben können.

2. Vielfalt von Inseln

Inseln werden als eine von Wasser umgebene Landmasse verstanden, doch wird eine derart einfache Sicht unseren Objekten nicht gerecht. Zum einen ist bezüglich der heute anzutreffenden Pflanzenarten und ihrer phylogenetischen Entwicklung sowie ihrer Artenvielfalt und Ausbreitung nicht nur die aktuelle Situation zu beachten, sondern darüber hinaus auch die historischen Verhältnisse bis ins Pleistozän und Tertiär (WEIGELT et al. 2016). Zum anderen sind bestimmte Skalen relevant. Eine direkt vor der Küste nur durch einen temporären oder extrem schmalen Wasserstreifen abgetrennte Insel ist zwar hiernach eine solche, aber nicht unter ökologischen Kriterien. Selbst kleinste Felsbildungen gelten als Inseln, beherbergen aber mitunter überhaupt keine Pflanzen, sind erst vor kurzem entstanden oder vergehen in Kürze. Dieser Beitrag bezieht sich folglich auf Inseln, die als isolierte terrestrische *Lebensräume* in einer marinen Matrix bestehen.

Solche Inseln sind über die gesamte Erdoberfläche verstreut, aber keineswegs in gleichmäßiger Verteilung. Wir sehen eine Häufung von Inseln in den Tropen. Deren Beitrag zur Artbildung ist sicherlich enorm, doch ist es aufgrund der unregelmäßigen Verteilung von Inseln schwer, klimatische und geographische Aspekte zu differenzieren. Wir unterscheiden grundsätzlich zwei Typen von Inseln:

1. Ozeanische Inseln, welche sich auf der ozeanischen Erdkruste entwickelt haben und folglich vulkanischen Ursprungs sind. Einige dieser Inseln sind inzwischen bis auf das Meeresniveau erodiert und in tropischen Regionen von Korallenriffen ummantelt oder sogar zu Atollen geworden, die nur noch aus Rifffalken und ihren Erosionsprodukten aufgebaut sind.
2. Kontinentale Inseln, welche sich zwar ebenfalls im Ozean befinden, aber aus kontinentaler Kruste beziehungsweise aus abgetrennten oder vorgelagerten Teilen kontinentaler Kruste bestehen. In der Regel sitzen sie auf dem Schelf und sind mithin von relativ flachem Meer umgeben, welches zum Teil während der pleistozänen Meereswasserspiegelabsenkung trockenfiel. Solche Inseln, wie beispielsweise Borneo oder viele Inseln des philippinischen Archipels, sind folglich erst seit den wenigen tausend Jahren des Holozän durch Wasserflächen von anderen Landmassen isoliert.

In einigen Fällen findet man Mischformen, wie beispielsweise im Bereich der Kurilen oder allgemein dort, wo Subduktionszonen mit entsprechendem Vulkanismus auf Schelfinseln treffen.

Auch wenn sich Inseln, insbesondere ozeanische Inseln, keineswegs durch eine außergewöhnlich hohe Artenzahl auszeichnen – im Gegenteil sind sie sogar eher artenarm im Vergleich zu klimatisch vergleichbaren Lebensräumen auf den Kontinenten – können sie doch als evolutionäre Hotspots bezeichnet werden. Dies gilt in besonderem Maße für ozeanische Inseln, welche nach ihrer vulkanischen Entstehung ein ausgeprägtes Relief entwickelt haben. Erosionsprozesse führen dann langfristig zur Abtragung der Erhebungen und entsprechend zum erneuten Verlust von Arten. Individuelle ozeanische Inseln sind folglich als zeitlich begrenzte Lebensräume zu verstehen, die allerdings in evolutionäre Zeiträume (> 10 Mio Jahre) hinein bestehen bleiben.

3. Inselsyndrome bei Pflanzen und in der Vegetation

Es ist keineswegs zwangsläufig, dass kontinentale Vertreter von Sippen die ursprünglichen Mitglieder von Phyla und die auf Inseln vorkommenden Arten abgeleitet sind, wie man denken könnte. Bei der Gattung *Aeonium* (Crassulaceae) findet man beispielsweise die ursprünglichsten Arten auf den Kanaren, und die Arten auf dem afrikanischen Kontinent werden stammesgeschichtlich als sehr jung eingeschätzt (MORT et al. 2002). Dies unterstreicht, dass man keineswegs nur das aktuelle Muster von Landmassenverteilungen betrachten sollte, sondern die erdgeschichtliche Entwicklung ozeanischer Inseln unter Berücksichtigung pleistozäner Meeresspiegelschwankungen, dem vulkanischen Entstehen und dem erosionsbedingten Vergehen oberhalb des Wasserspiegels (z.B. Guyots von „Palaeo-Macaronesia“, FERNANDEZ-PALACIOS et al. 2011, RIVERA et al. 2016) sowie der Kontinentaldrift im Verlauf des Tertiär ebenfalls zur Interpretation von Biodiversitätsmustern und der aktuellen Verbreitung von Taxa heranziehen sollte.

Auch biotische Charakteristika der auf Inseln anzutreffenden Arten beeinflussen die Erklärung von Ökosystemfunktionen und die Beurteilung der Gefährdung durch Biodiversitätsverlust. Ein allgemeines Phänomen ist die Tendenz zur Verholzung bei Taxa, die auf Kontinenten vorwiegend durch krautige Arten vertreten sind. Dies spiegelt die ganzjährige Ausgeglichenheit der Klimabedingungen und die geringen saisonalen Schwankungen wider. Solange sich die klimatischen Randbedingungen nicht ändern, gewährleistet diese Wuchsform sogar die Stabilität von Lebensgemeinschaften, beispielsweise gegenüber Sturmeinwirkungen und gelegentlichem Starkregen. Ein anderes Beispiel für die Anpassung an langfristige Klimastabilität ist das Vorherrschen klonaler Regeneration von Bäumen im Lorbeerwald. Ist ein Platz in diesem schattigen Ökosystem einmal besetzt, sollte er nicht einfach wieder preisgegeben werden, denn die Chance für Keimlinge, die Baumschicht zu erreichen, ist gering. Allerdings sind natürliche Störungen, welche die pflanzliche Regeneration und Vegetationsdynamik bestimmen, ebenfalls wichtiger Teil des Prozessgefüges von Inselökosystemen (ELIAS et al. 2011).

Ein besonderes Problem von endemischen Pflanzen auf Inseln ist, dass sie entweder Anpassungen an die auf Kontinenten allgegenwärtige Herbivorie, welche bei nahe verwandten Arten dort durchaus ausgebildet sind, verloren haben, oder im Falle der phylogenetischen Entwicklung auf Inseln keinerlei Selektionsdruck erfahren haben, in Anpassungen wie Bewehrung oder Bitter- und Giftstoffe zu investieren. Dies wird zum Problem, sobald herbivore Arten, wie Ziegen oder Kaninchen vom Menschen auf eine Insel gebracht werden und sich dort dauerhaft (auch aufgrund des Fehlens höherer Trophiestufen, wie Prädatoren) etablieren. Der Tisch ist dann reichhaltig gedeckt und es können sich große Populationen entwickeln, die bis zur Ressourcenlimitation keine Regulation erfahren. Ressourcenlimitation für herbivore Säugetiere ergibt sich wiederum erst dann, wenn die endemischen Arten am Rande der Ausrottung stehen. Sehr wahrscheinlich sind auf diese Weise schon unzählige Pflanzenarten ausgestorben, so wie es das Schicksal der Vogelarten auf Inseln war, die aufgrund des Fehlens von Prädatoren keinen Fluchtreflex entwickelt hatten. Im Falle der ausgestorbenen Insel-Vogelarten gibt es über archäologische Ausgrabungen von Abfallgruben der ersten menschlichen Siedler eine Möglichkeit der Quantifizierung. STEADMAN (1995) schätzt die Zahl der in solchen Ablagerungen dokumentierten, in historischer Zeit auf Inseln ausgestorbenen Vogelarten auf 2000. Bei derzeit bekannten circa 10.500 Vogelarten kann man ableiten, dass bis zu 16% der holozän existierenden Vogelarten auf diese Weise ausgerottet wurden. Selbst wenn die Verluste endemischer Pflanzenarten eine solche Dimension sicherlich nicht erreichen, so sind sie dennoch sehr wahrscheinlich erheblich, aber aufgrund fehlender Überreste nicht zu quantifizieren.

Auf der Ebene von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen sind es vor allem Artenarmut und Endemismus, welche als charakteristisch für Inseln angesehen werden können. Innerhalb von Inseln finden sich aber ebenfalls sehr typische Muster in der Verteilung von Artenvielfalt und Endemismus. Tieflagen mit ihren stark eingeschnittenen Tälern besitzen viele Arten, im Allgemeinen aber auch viele Endemiten. Die Hochlagen sind artenärmer, doch geht dort der Anteil der endemischen Arten an den Pflanzengesellschaften gegen 100 % und damit ist ihr Beitrag zum Funktionieren der Ökosysteme und zur Gewährleistung von Ökosystemdienstleistungen absolut vorherrschend (IRL 2016, IRL et al. 2015, IRL et al. 2016).

4. Globale Muster und Regelhaftigkeiten

Trotz ihrer geringen Fläche und ihrer Isoliertheit, welche mit einer insgesamt unterproportionalen Artenvielfalt einhergeht, leisten Inseln einen außergewöhnlichen Beitrag zur globalen Artenvielfalt. Aktuell gingen WEIGELT et al. (2016) in einer globalen Studie der Frage nach, ob die Artenzahl von Inseln stärker durch den aktuellen Meeresspiegel bestimmt ist, die Zahl der Endemiten aber durch den eiszeitlichen Meeresspiegel, der deutlich unter dem heutigen lag (wiederholt > 120 m tiefer als heute). Es sollte beachtet werden, dass auch die Andauer von Glazialzeiten deutlich über der der Interglaziale liegt, unsere aktuellen holozänen Klimabedingungen also nicht nur erst seit wenigen tausend Jahren relevant sind, sondern darüber hinaus im Pleistozän eher die Ausnahme als die Regel darstellen. Für die Beurteilung evolutiver Prozesse sind folglich die eiszeitlichen Landflächen bedeutsam und dies konnte auch tatsächlich so bestätigt werden. Die aktuelle Artenvielfalt und die heimischen nicht-endemischen Arten werden durch die aktuellen Verhältnisse im Holozän gut erklärt. Aktuelle inselendemische Arten und ihr proportionaler Anteil am Aufbau der Vegetation werden jedoch besser durch die Verhältnisse während der letzten Eiszeit erklärt.

Da neben der Fläche eines Lebensraums auch der Isolationsgrad einen Einfluss auf Artenzahl und Endemismus hat, kann darüber hinaus angenommen werden, dass die Artenzahl einer Insel mit der historischen Konnektivität, die von der aktuellen stark abweichen kann, zunimmt und die Zahl der Endemiten dazu gegenläufig abnimmt. Gerade in Makaronesien lagen während der Eiszeiten zahlreiche heutige Guyots oberhalb der Meeresoberfläche, und dienten über einige Jahrzehntausende als temporärer Lebensraum und Trittstein für die Ausbreitung von Pflanzenarten.

LENZNER et al. (2017) greifen für eine globale Analyse von Biodiversitätsmustern besonders weit verbreitete und artenreiche Pflanzenfamilien heraus. Hierbei zeigt sich, dass die Poaceen, als am weitesten verbreitete Familie, die auf nahezu allen Inseln anzutreffen ist, einen eher vernachlässigbaren Rang einnehmen, wenn es um die Zahl endemischer Arten geht. Diesbezüglich sind vor allem die Asteraceen bedeutsam. Die Korbblütler gelten insgesamt als eine besonders artenreiche Familie, was auch auf die Orchideen zutrifft, welche allerdings nur vergleichsweise wenige endemische Inselarten aufweisen, was für diese relativ junge Pflanzenfamilie zunächst verwundert. Eventuell ist die auf eine entwickelte Bodenflora (Pilze als symbiontische Interaktionspartner zur Nährstoffaufnahme) hin ausgerichtete Ernährung der Orchideen hierfür eine Ursache. Bezüglich des proportionalen Anteils an endemischen Arten in einzelnen Inseln werden die Asteraceen noch von den Lamiaceen überflügelt.

Eine besondere Bedrohung der Biodiversität auf Inseln ist mit dem Klimawandel verbunden. Die eng begrenzte Fläche von Inseln erlaubt den Organismen keine größeren Wanderungsbewegungen, beispielsweise in höhere Breiten, um den Temperaturanstieg zu kompensieren. Reliefierte gebirgige Inseln bieten auf kleinem Raum eine Vielfalt klimatischer

Nischen und lassen deshalb eher erwarten, dass Artpopulationen auch künftig geeignete Lebensräume finden (HARTER et al. 2015). Der Anstieg des Endemismus mit der Höhe und die erwartete Aufwärtsverlagerung konkurrenzstarker Arten aus den Tieflagen im Verlauf der globalen Erwärmung wird insbesondere zu einer zunehmenden Gefährdung der alpinen Inselarten führen. Dies ist auf Kontinenten durchaus ähnlich, wenn auch quantitativ nicht so bedeutsam. Allerdings ist aufgrund der fehlenden terrestrischen Matrix und Nachlieferung von Arten auf Inseln ein besonderes Spezifikum in den Tieflagen zu beachten. Fände eine klimabedingte Aufwärtsverlagerung aller Arten statt, so könnte im Gegensatz zu kontinentalen Gebirgen auf Inseln keine Nachlieferung von Arten aus dem „Umland“ erfolgen. Eventuell freiwerdenden Nischen in Küstennähe könnten zeitnah nicht besetzt werden, was zu einem Biodiversitäts- und Funktionsverlust in den Tieflagen, also in der Aktivitätszone der Menschen, führen würde. Diese Problematik wurde bisher kaum thematisiert.

HARTER et al. (2015a) legten für 787 Inseln weltweit eine Analyse der zu erwartenden klimatischen Veränderungen vor. Bezüglich thermischer Entwicklungen stellen sie heraus, dass die Inseln der Nordhalbkugel deutlich stärker betroffen sein werden, als jene der Südhalbkugel. Dies liegt an der ungleichen Landmassenverteilung und der hierdurch bedingten regionalen Aufheizung der Atmosphäre. Entsprechend wird auch für nahe an Kontinenten gelegene Inseln eine stärkere Erwärmung erwartet, als für isolierte ozeanische Inseln.

Die globale Erwärmung intensiviert aufgrund der Temperaturzunahme der Ozeanoberfläche auch den globalen Wasserzyklus. Dies bewirkt im Mittel einen Anstieg der Jahresniederschläge. Allerdings wird eine räumliche Umverteilung von Niederschlägen erwartet. Innertropische Inseln werden sehr wahrscheinlich deutlich feuchter (teils 40% mehr Niederschlag).

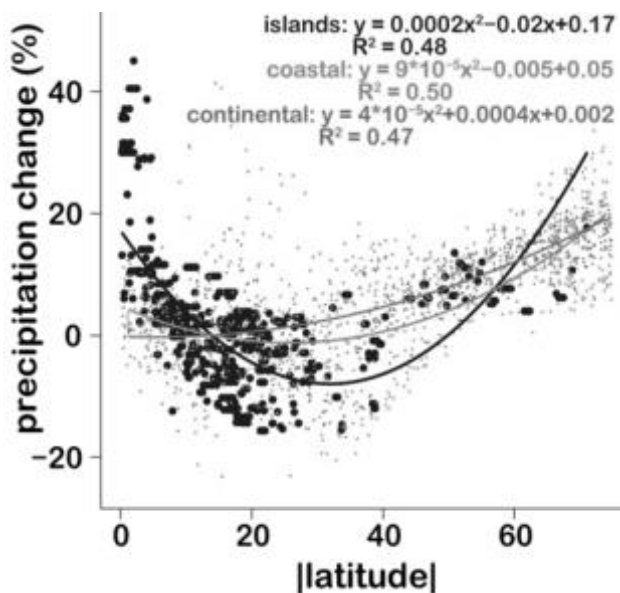


Abb. 3: Im 21. Jahrhundert erwartete Niederschlagsveränderungen auf Inseln in Abhängigkeit vom absoluten Breitengrad. Es zeigt sich ein deutlicher Trend mit starker Zunahme in den Tropen, Abnahme in den Subtropen und leichter Zunahme in den hohen Breiten.

Inseln in subtropischen Breiten werden hingegen weniger Niederschlag erhalten, und in Verbindung mit den künftig erhöhten Temperaturen ist deshalb zu erwarten, dass deren Pflanzendecke unter wachsendem Dürrestress leiden wird (Abb. 3). Auch saisonale Muster werden sich verschieben. Und schließlich führt die globale Erwärmung zu verstärkten Niederschlagsanomalien (Extremereignissen). Es ist zu erwarten, dass gerade die Veränderung des Wasserhaushaltes und die wachsende Klimavariabilität eine Herausforderung bezüglich der Anpassung der Vegetation stellen wird.

5. Inseln als Objekt der ökologischen Theorieentwicklung

Ökologische Theorien zu entwickeln ist aufgrund der Komplexität der Objekte und Prozesse eine besondere Herausforderung. Forschung ohne theoretische Basis würde sozusagen in einem luftleeren Raum erfolgen. Auch hier haben sich Inseln als besonders geeignete Rollenmodelle erwiesen. Besonders herauszustellen ist die Inseltheorie bzw. expliziter formuliert die Theorie der Inselbiogeographie. In vereinfachender Simplifikation auf zwei Dimensionen haben MACARTHUR & WILSON (1967) ein bis heute als modern zu betrachtendes theoretisches Gebäude entworfen, in welchem sich aus Raten von Prozessen (also funktionelles Geschehen pro Zeiteinheit) für Immigration (eigentlich: Etablierung einer Art auf einer Insel) und Aussterben (eigentlich: lokales Erlöschen von Art-Populationen auf Inseln) eine hypothetische Gleichgewichtsartenzahl ableiten lässt. Modifiziert werden diese Prozesse durch räumliche Rahmenbedingungen wie Inselgröße und Entfernung zum nächsten „Kontinent“. Auch wenn diese Theorie eine Vielzahl von wichtigen Einflussgrößen ignorierte oder zu stark vereinfachte, oder gerade deshalb, war sie enorm einflussreich, denn sie war keineswegs ausschließlich für reale Inseln konzipiert. Die erste Abbildung in diesem Buch zeigt vielmehr eine zunehmend fragmentierte Landschaft in Wisconsin und die sich hierin befindlichen „Waldinseln“, welche wir besser als Isolate bezeichnen (BEIERKUHNLEIN 2007).

Bis heute stimuliert die Inseltheorie von MACARTHUR & WILSON die konzeptionelle Weiterentwicklung der Biogeographie, und bis heute kehrt man dabei immer wieder zum Beispiel der Inseln zurück (WHITTAKER et al. 2008, LOSOS & RICKLEFS 2010, STEINBAUER et al. 2013, OTTO et al. 2016), wobei inzwischen der zeitlichen und dreidimensionalen Entwicklung von Inseln (Lebensräumen) Beachtung geschenkt wird. BURNS hat kürzlich (2015) die Theorie der Inselbiogeographie auf exotische Arten übertragen. Auch wenn sich die Inseltheorie mit der „Invasion“ von Arten befasst, so sind dabei nicht explizit invasive Arten gemeint, sondern lediglich die Etablierung neuer Arten auf einer gedachten Insel, die letztlich die Einstellung einer gewissen Artenzahl begründet. In seiner Weiterentwicklung der Theorie erklärt BURNS Unterschiede im Turnover und in der Artenzahl zwischen heimischen und exotischen Arten. Empirische Befunde zeigen, dass beide Gruppen mit der Fläche einer Insel zunehmen, auch wenn die heimischen Arten immer vorherrschen. Der Artenumsatz steigt für beide mit der jeweiligen Artenzahl – aber viel stärker bei den invasiven Arten. Da exotische, also vorher nicht heimische Arten, in der Regel (noch) geringe Populationsgrößen aufweisen, spielt für sie die Inselgröße keine Rolle bezüglich des Aussterberisikos.

5.1 Isla Bonita Natural Observatory (La Palma)

Unter anderem aufgrund ihrer Besonderheit und Überschaubarkeit, der vergleichsweise kurzen Zeit menschlicher Beeinflussungen, ihrer überschaubaren Größe, evolutionären Prozesse, geringen Artenzahl, direkten Klimaabhängigkeit sind ozeanische Inseln ausgezeichnete Voraussetzungen für die Entschlüsselung grundlegender ökologischer Prozesse wie der Wechselwirkung zwischen Biodiversität und Ökosystemfunktionen (BEIERKUHNLEIN et al. 2011).

Mit 1,7 Mio Jahren verkörpert La Palma eine der jüngsten der Kanarischen Inseln. Auf-

grund der Verlagerung der vulkanischen Aktivität in den Südwesten ist sie gleichzeitig die westlichste Insel und damit den atlantischen Stürmen am stärksten ausgesetzt. Mit einer Höhe von 2426 m a.s.l. wird die Baumgrenze überschritten. Die Exposition gegenüber dem NE-Passat bewirkt eine hygrische Zweiteilung der Insel in einen dauerhaft feuchten nordöstlichen Teil und einem sonnig-trockenen südwestlichen. Junger Vulkanismus (letzte Eruption im Jahr 1971) erzeugte eine Vielfalt von Lavaströmen und Lapillefeldern zum Studium von Sukzessionsabläufen. Und letztlich bewirkt die extreme Zerrung die Herausbildung physisch isolierter Lebensräume innerhalb der Insel (IRL & BEIERKUHNLEIN 2011). Seit einigen Jahren dient La Palma deshalb jährlich im Frühjahr als Gebiet für eine internationale Science School für Masterstudenten und Doktoranden. Aus diesen Arbeiten sind inzwischen zahlreiche kleinere Forschungstätigkeiten und Veröffentlichungen hervorgegangen, beispielsweise zum Einfluss von Relief und Höhenlage auf den Beitrag endemischer Arten (STEINBAUER et al. 2012, STEINBAUER et al. 2013, IRL et al. 2015, IRL 2016, IRL et al. 2016, STEINBAUER et al. 2016b, STEINBAUER et al. 2017), zur Veränderung der Vegetation und Bedrohung endemischer Arten durch eingeführte herbivore Tierarten (IRL et al. 2012) oder zur genetischen Differenzierung endemischer Pflanzenpopulationen (HARTER et al. 2015b).

Neben naturräumlichen Gegebenheiten wurden auf den Kanaren auch anthropogene Beiträge als Steuergrößen der Artenvielfalt identifiziert (STEINBAUER & BEIERKUHNLEIN 2010, STEINBAUER et al. 2016). Von den mehr als 2,1 Mio. Bewohnern der Kanarischen Inseln leben nur etwa 80.000 auf La Palma, welches neben einer geringen Bevölkerungsdichte entsprechend wenig besiedelte Fläche und Infrastruktur aufweist. Die vorwiegende Steilküste unterbindet den Massentourismus, so dass in erster Linie sanfter Wandertourismus ausgebildet ist. Die gesamte Insel ist als Biosphärenreservat der UNESCO geschützt. Darüber hinaus sind hierin ein Nationalpark (Caldera de Taburiente), zahlreiche FFH Gebiete sowie besondere Naturschutzgebiete ausgewiesen. Die Insel ist, wie auch La Réunion und Kreta, eines der Kerngebiete des Horizon2020 Projektes ECOPOTENTIAL, welches ein langfristiges Monitoring von Schutzgebieten mit Hilfe der Fernerkundung zum Ziel hat.

6. Die besondere Abhängigkeit von insulären Ökosystemdienstleistungen

Ökosystemdienstleistungen (provisioning, regulating, cultural and habitat services) sind direkt mit den verschiedenen gesellschaftlichen und wirtschaftlichen Sektoren verbunden. Besonders herauszustellen sind Landwirtschaft, Tourismus, Wasserwirtschaft, Küstenschutz und Katastrophenschutz sowie Naturschutz, doch kann diese Thematik hier nur angerissen werden.

Multifunktionalität von Ökosystemen und auch menschlichen Managements von Ökosystemen wird zunehmend bedeutsam, doch müssen zusätzliche Leistungen der Landwirtschaft wie Erosionskontrolle, Kohlenstoffsequestrierung, Wassereffizienz und Erhalt attraktiver endemischer Arten auch entgolten werden, um nachhaltig funktionierende Wirtschaftsformen zu entwickeln. Der Anbau von Feldfrüchten für den internationalen Markt ist durchaus eine sinnvolle Strategie, doch sollten irrwitzige Subventionsorgien vermieden werden, wie sie beispielsweise im Bananananbau oder bei Zuckerrohrplantagen zu sehen sind. Nachhaltige Alternativen (z.B. Avocadoanbau) sind möglich und langfristig sicherlich sinnvoller.

Naturschutz hat sich auf einigen Inseln zu einem bedeutsamen sozio-ökonomischen Faktor entwickelt, weil der Erhalt von Biodiversität und Ökosystemdienstleistungen zu einem politischen Ziel erklärt wurde. Auf europäischer Ebene ist das Natura2000 Netzwerk und die damit verbundene „Grüne Infrastruktur“ als wichtiges Instrument zum Schutz endemischer Verantwortungsarten anzusehen. Sanfter Ökotourismus ist eine Option zur Verbindung öko-

nomischer Entwicklung mit dem Erhalt von wertbestimmenden Schutzgütern. Andere Optionen bieten sich durch nachhaltigen Anbau spezieller landwirtschaftlicher Produkte. Ohne wirtschaftliche und gleichzeitig umweltschonende Entwicklung vor Ort wird es in den meisten Fällen nicht gelingen, die negativen Einflüsse auf die Biodiversität von Inseln einzugrenzen.

Auf einer im Meer gelegenen Insel ist die Verfügbarkeit von Süßwasser von existenzieller Bedeutung. Ökosystemare Veränderungen, welche sich auf den Wasserhaushalt und seine Regulation negativ auswirken, sind folglich zu vermeiden. Leider ist aufgrund des indirekten Zusammenhangs der Effekt von Biodiversitätsverlust erst verzögert spürbar, dann aber oft irreversibel, wenn es zu Erosion und Bodenverlust gekommen ist.

7. Konsequenzen und Ausblick

Europäische Staaten sollten die besondere Verantwortung für den Erhalt von Insel-Lebensräumen und ihren besonders sensiblen Insel-Arten stärker erkennen und entsprechende Konsequenzen ziehen und Schutzmaßnahmen definieren. Die besondere Sensibilität von Inseln im Hinblick auf den Verlust von Artenvielfalt und der durch sie bewirkten Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen erfordert eigentlich eine besondere Initiative. Leider unterliegen auch die in europäischer Verantwortung befindlichen ozeanischen Inseln seit vielen Jahren erheblichen Umweltveränderungen und Artenverlusten, welche die Verluste auf dem europäischen Festland um ein Vielfaches übertreffen.

Die Ursachen floristischer Artenverluste sind mannigfaltig (eingeschleppte invasive herbivore Tierarten wie insbesondere Kaninchen und Ziegen, Ausbau von Siedlungen und Infrastruktur, Landnutzungsveränderungen, Klimawandel) und erfordern entsprechend vielseitiges Management und Schutzbemühungen, um Biodiversität und Ökosystemfunktionen in diesen besonders sensiblen Lebensräumen zu erhalten. Aufgrund der geringen Fläche einzelner Inseln ist der hierfür zu treibende Aufwand durchaus überschaubar. Es müssen nicht, wie auf Kontinenten, großräumige Zusammenhänge und Biotopverbundsysteme hergestellt werden.

Allerdings erfolgen die negativen Entwicklungen auf Inseln besonders rasch. Eile ist deshalb geboten und eine internationale Zusammenarbeit, denn ein Merkmal zeichnet Inseln ebenfalls aus, was ihre Bevölkerung und Entscheidungsträger anbetrifft: Für sie ist die Besonderheit der Flora und Vegetation einer einzelnen Insel, ihrer Insel, oft gar nicht offensichtlich. Erst im Vergleich mit anderen Gebieten wird die Spezifik von Inselarten offenbar. Und auch die Bedrohungen sind oft nicht augenfällig. Werden die eingeführten Kaninchen beispielsweise bejagt und als traditionelle Speise angesehen, dann wird der Rat außenstehender Experten, sie aufgrund ihrer desaströsen Wirkung auf endemische Pflanzenarten auszurotten, kaum auf offene Ohren stoßen.

Im Vergleich mit terrestrischen Ökosystemen und Lebensräumen sind Veränderungen von Flora und Vegetation auf Inseln bisher in unangemessener Weise vernachlässigt worden. Nach wie vor wird zu wenig erkannt, dass die biologische Bedeutung von Inseln eine andere ist, als es ihre oft periphere geopolitische Lage oder ihre geringe Fläche assoziieren mag.

Dringend müssen die Steuergrößen von Insel-Biodiversität besser verstanden werden, aber noch wichtiger ist es, zu handeln und entschieden für den Erhalt gerade der endemischen Arten einzutreten. Die Funktionalität der besonders sensiblen Ökosysteme auf Inseln ist schon heute stark beeinträchtigt. Weitere Artenverluste, die sich angesichts des Klimawandels abzeichnen, und die bei den teils sehr kleinen Populationsgrößen endemischer Pflanzenarten auch mehr als wahrscheinlich sind, würden weitreichende Folgen haben, auch für die auf den

Inseln lebenden Menschen.

Für die Forschung eröffnen sich vor diesem Hintergrund aber auf Inseln nicht nur Herausforderungen, sondern auch besondere Chancen, die ebenfalls weit über die räumliche, ökonomische und politische Bedeutung von Inseln hinausreichen. Wie schon bezüglich der konzeptionellen Entwicklung von Schutzgebietskonzepten für kontinentale Ökosysteme, so sind Inseln auch angesichts des Klimawandels ein hervorragendes, weil relativ überschaubares Terrain, die komplexen Wechselwirkungen zwischen Klimawandel, invasiven Arten, Landnutzungswandel etc. zu ergründen und zu verstehen. Klimafolgenforschung auf Inseln trägt folglich nicht nur (und das wäre schon sehr viel) zum Erhalt der besonderen Flora dieser Inseln bei, sie kann darüber hinaus helfen, auch für die sich auf den Kontinenten stellenden Fragen und Probleme Lösungsansätze zu entwickeln.

Acknowledgement

Die Forschungsarbeit zu diesem Beitrag wurde teilweise unterstützt durch das EU H2020 Projekt 641762 "ECOPOTENTIAL: Improving Future Ecosystem Benefits through Earth Observations".

Literatur

- BEIERKUHNLEIN, C. (2007): Biogeographie – Die räumliche Organisation des Lebens in einer sich verändernden Welt. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- BEIERKUHNLEIN, C., I. HAHN, A. JENTSCH & T. SCHMITT (2011): Inseln als natürliche Laboratorien der Biogeografie. – *Biologie in unserer Zeit* **41**: 384-394.
- BURNS, K. C. (2015): A theory of island biogeography for exotic species. – *American Naturalist* **186**: 441–451.
- ELIAS, R., E. DIAS & F. PEREIRA (2011): Disturbance, regeneration and the spatial pattern of tree species in Azorean mountain forests. – *Community Ecology* **12**: 23-30.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.-M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO, J. D. DELGADO, E. GARCIA-DEL-REY, J. R. ARÉVALO & R. J. WHITTAKER (2011): A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. – *Journal of Biogeography* **38**: 226-246.
- HARTER, D., S. IRL, B. SEO, M. STEINBAUER, R. G. GILLESPIE, K. A. TRIANTIS, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS & C. BEIERKUHNLEIN (2015a): Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands - Projections, implications and current knowledge. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 160–183.
- HARTER, D., M. THIV, A. R., WEIG, A. JENTSCH & C. BEIERKUHNLEIN (2015b): Spatial and ecological population genetic structures within two island-endemic *Aeonium* species of different niche width. – *Ecology and Evolution* **5**: 4327–4344.
- IRL, S. (2016): Plant diversity on high elevation islands – drivers of species richness and endemism. – *Frontiers of Biogeography* **8**: e29717.
- IRL, S., F. ANTHELME, D. HARTE, A. JENTSCH, E. LOTTER, M. STEINBAUER & C. BEIERKUHNLEIN (2016): Patterns of island treeline elevation – a global perspective. – *Ecography* **39**: 427-436.
- IRL, S. & C. BEIERKUHNLEIN (2011): Distribution of endemic plant species on an oceanic island – a geospatial analysis of La Palma (Canary Islands). – *Procedia Environmental Sciences* **7**: 170-175.
- IRL, S., D. HARTE, M. STEINBAUER, D. PUYOL GALLEGU, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, A. JENTSCH & C. BEIERKUHNLEIN (2015): Climate vs. topography – spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. – *Journal of Ecology* **103**: 1621-1633.
- IRL, S., M. STEINBAUER, L. EPPERLEIN, D. HARTE, A. JENTSCH, S. PÄTZ, C. WOHLFAHRT & C. BEIERKUHNLEIN (2014a): The hitchhiker's guide to island endemism - biodiversity and endemic perennial plant species in roadside and surrounding vegetation. – *Biodiversity and Conservation* **23**: 2273–2287.
- IRL, S., M. STEINBAUER, J. MESSINGER, G. BLUME-WERRY, A. PALOMARES-MARTÍNEZ, C. BEIERKUHNLEIN & A. JENTSCH (2014b): Burned and devoured - Introduced herbivores, fire and

- the endemic flora of the high elevation ecosystem on La Palma, Canary Islands. – *Arctic Antarctic and Alpine Research* **46**: 859-869.
- IRL, S. D. H., M. J. STEINBAUER, W. BABEL, C. BEIERKUHNLEIN, G. BLUME-WERRY, J. MESSINGER, A. PALOMARES-MARTÍNEZ, S. STROHMEIER & A. JENTSCH (2012): An 11-yr enclosure experiment in a high-elevation island ecosystem: introduced herbivore impact on shrub species richness, seedling recruitment and population dynamics. – *Journal of Vegetation Science* **23**: 1114-1125.
- KIER, G., H. KRECT, T. M. LEE, W. JETZ, P. L. IBISCH, C. NOWICKI, J. MUTKE & W. BARTHLOTT (2009): A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. – *PNAS* **106**: 9322-9327.
- LENZNER, B., P. WEIGELT, H. KREFT, C. BEIERKUHNLEIN & M. J. STEINBAUER (2017): The general dynamic model of island biogeography revisited at the level of major flowering plant families. – *Journal of Biogeography*, im Druck.
- LOSOS, J. B. & R. E. RICKLEFS (eds) (2010): *The Theory of Island Biogeography Revisited*. – Princeton Univ. Press, Princeton.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967): *The Theory of Island Biogeography*. – Princeton University Press, Princeton.
- MIETH, A. & H.-R. BORK (2010): Humans, climate or introduced rats - Which is to blame for the woodland destruction on prehistoric Rapa Nui (Easter Island)? – *Journal of Archaeological Science* **37**: 417-426.
- MORT, M. E., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA (2002): Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. – *Systematic Botany* **27**: 271-288.
- OTTO, R., R. J. WHITTAKER, M. VON GAISBERG, C. STIERSTORFER, A. NARANJO-CIGALA, M. STEINBAUER, M. K. BORREGAARD, J. R. ARÉVALO, V. GARZÓN-MACHADO, M. DEL ARCO & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2016): Transferring and implementing the general dynamic model of oceanic island biogeography at the scale of island fragments: the role of geological age and topography in plant diversification in the Canaries. – *Journal of Biogeography* **43**: 911-922.
- RIVERA, J., M. CANALS, G. LASTRAS, N. HERMIDA, D. AMBLAS, B. ARRESE, P. MARTIN-SOSA & J. ACOSTA (2016): Morphometry of Concepcion Bank: Evidence of geological and biological processes on a large volcanic seamount of the Canary Islands Seamount Province. – *PLoS One* **11**: e0156337.
- STEADMAN, D. W. (1995): Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology. – *Science* **267**: 1123-1131.
- STEINBAUER, M. & C. BEIERKUHNLEIN (2010): Characteristic pattern of species diversity on the Canary Islands. – *Erdkunde* **64**: 57-71.
- STEINBAUER, M., K. DOLOS, R. FIELD, B. REINEKING & C. BEIERKUHNLEIN (2013): Re-evaluating the general dynamic theory of oceanic island biogeography. – *Frontiers of Biogeography* **5**: 185-194.
- STEINBAUER, M., R. FIELD, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, S. IRL, R. OTTO, H. SCHAEFER & C. BEIERKUHNLEIN (2016a): Biogeographic ranges do not support niche theory in radiating Canary Island plant clades. – *Global Ecology and Biogeography* **25**: 792-804.
- STEINBAUER, M., R. FIELD, J. A. GRYTNES, P. TRIGAS, C. AH-PENG, F. ATTORRE, H. J. B. BIRKS, P. A. V. BORGES, P. CARDOSO, C.-H. CHOU, M. DE SANCTIS, M. M. SEQUERA, M. C. DUARTE, R. B. ELIAS, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. GABRIEL, R. E. GEREAU, R. G. GILLESPIE, J. GREIMLER, D. HARTER, T.-J. HUANG, S. IRL, D. JEANMONOD, A. JENTSCH, A. S. JUMP, C. KUEFFER, S. NOGUÉ, R. OTTO, J. PRICE, M. M. ROMEIRAS, D. STRASBERG, T. STUESSY, J. C. SVENNING, O. R. VETAAS & C. BEIERKUHNLEIN (2016b): Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. – *Global Ecology and Biogeography* **25**: 1097-1107.
- STEINBAUER, M., S. IRL & C. BEIERKUHNLEIN (2013): Elevation-driven ecological isolation promotes diversification on Mediterranean islands. – *Acta Oecologica* **47**: 52-56.
- STEINBAUER, M., R. OTTO, A. NARANJO-CIGALA, C. BEIERKUHNLEIN & J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2012): Increase of island endemism with altitude – speciation processes on oceanic islands. – *Ecography* **35**: 23-32.
- STEINBAUER, M., S. IRL, J. M. GONZÁLEZ-MANCEBO, F. BREINER, R. HERNÁNDEZ, S. HOPFENMÜLLER, Y. KINDANE, A. JENTSCH & C. BEIERKUHNLEIN (2017): Plant invasion and speciation along elevational gradients on the oceanic island La Palma, Canary Islands. – *Ecology and Evolution*

7: 771-779.

- WALLACE, A. R. (1880): *Island Life or the Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras*. – MacMillan & Co, London.
- WEIGELT, P., M. STEINBAUER, J. S. CABRAL & H. KREFT (2016): Late Quaternary climate change shapes island biodiversity. – *Nature* **532**: 99–102.
- WHITTAKER, R. J. & J. M. FERNANDEZ-PALACIOS (2007): *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*. – 2nd ed. Oxford Univ. Press, Oxford.
- WHITTAKER, R. J., K. A. TRIANTIS & R. J. LADLE (2008): A general dynamic theory of oceanic island biogeography. – *Journal of Biogeography* **35**: 977-994.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein, Lehrstuhl für Biogeographie, Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltforschung BayCEER und Geographisches Institut GIB, Universität Bayreuth, 95440 Bayreuth

E-Mail: carl.beierkuhnlein@uni-bayreuth.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Beierkuhnlein Carl

Artikel/Article: [Inseln als globale Versuchsanordnung und natürliche Laboratorien der Vegetationsökologie 39-51](#)