

Ein Vergleich zwischen "echten" Inseln und Habitatisolaten

HENNING HAEUPLER

Abstract: A comparison between "real" islands and isolated habitats

The classical phenomena of island life are pointed out (gigantism/dwarfism, loss of dispersability, survival of archaic forms, high endemism, adaptive radiation, woodiness in taxa where herbaceous growth is otherwise predominant) and are faced with the modern ones (founder effect, species-area relation, equilibrium theory and species turnover). Three types of islands are distinguished in the sea and compared with other types on land (see fig. 4).

A linear relation between species number and area in a double-logarithmic plotting (the so called species-area curve) is rejected. If you use a high enough sample size you will get a sigmoid crowd of points (fig. 5, 6).

It is discussed what isolated habitats are and in table 1 the differences between real islands and such fragmented or isolated habitats on land are described in a synoptical way. It is denied that isolated habitats are real islands in the sense of classical island biogeography, a simple linear relation between species and area, and stated that species turnover took place in such isolated habitats but not in a worth mentioning extend on real islands and the MacArthur-model cannot be applied on real islands (especially because it cannot take in consideration qualities).

1. Einleitung

Seit Darwins Besuch auf den Galapagos-Inseln 1835 hat das Leben auf Inseln immer wieder das besondere Interesse der Naturforscher gefunden. In einer Vielzahl von Arbeiten sind seitdem eine Reihe von Phänomenen bei Pflanzen und Tieren herausgearbeitet worden, die kennzeichnend für das Leben auf Inseln sind. Umfassende Zusammenstellungen findet man bei CARLQUIST 1965, 1974 und

Vegetationsökologie von Habitatinseln und linearen Strukturen.

Tagungsbericht des Braunschweiger Kolloquiums vom 22.-24. November 1996.

Hrsg. von Dietmar Brandes.

Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Bd. 5. S. 39-60.

ISBN 3-927115-31-2

© *Universitätsbibliothek der TU Braunschweig 1998*

jüngst bei VITOUSEK et al. 1995. Ich möchte diese Phänomene die "Klassischen" nennen. Unabhängig davon hat sich eine mehr quantitativ orientierte Richtung der sogenannten "Inselbiogeographie" etabliert, die auf den z.T. sehr großzügig ausgelegten Postulaten von MACARTHUR & WILSON (1971) beruht. Als "Inselökologie" hat diese Richtung nachhaltige Auswirkungen auf die aktuelle Naturschutzdiskussion genommen, ich erinnere nur an die Schlagworte "Verinselung der Landschaft", "Vernetzung", an die Anlage von "Stepping stones" (Trittsteinen) und an die "Art-Areal-Kurve" (vgl. auch KRATOCHWIL, in diesem Band). Auf deren Aussagen basieren eine Reihe mehr statistisch beschreibbarer Insel-Phänomene, die ich die "Modernen" nennen möchte.

Wir leben in einer Zeit der Schlagworte. Griffige Konzepte werden begierig aufgeschnappt und halten sich hartnäckig in der öffentlichen Diskussion. Sie werden dabei im Laufe der Zeit entweder immer mehr mit Inhalten überfrachtet und/oder unzulässig verallgemeinert, simplifiziert und können schließlich zur Polit-Vokabel verkümmern oder zum alles abdeckenden holistischen Begriff ("umbrella term"). Beispiele hierfür sind die "Diversität" (seit dem Brookhaven-Symposium 1969, heute etwas abgewandelt mit "Biodiversität" wieder voll im Trend), "Stabilität", "Biotop" und im Grunde auch "Ökologie" selbst. In diesem Zusammenhang ist auch die "Insel-Theorie" zu sehen. Auch ihr Ursprung ist exakt mit einer Publikation zu datieren und zwar der von MACARTHUR & WILSON (1967): "The Theory of Island Biogeography", die 1971 in deutscher Sprache erschien. Grundlegende Ideen wurden dazu aber schon viel früher veröffentlicht.

Leider nicht immer reduzieren sich solche Konzepte irgendwann von selbst auf den wahren, zumeist in seiner Anwendung kleinen Kernbereich ihrer wissenschaftlichen Haltbarkeit. So geschehen mit dem zumindest in der deutschen Sprache überflüssigen Diversitäts-Begriff (vgl. Übersicht bei HAEUPLER 1982, BEGON et al. 1986, HAEUPLER 1997). Die Inseltheorie wird aber nach wie vor eifrig diskutiert (z.B. von LOESCHKE 1988, und in VITOUSEK et al. 1995), obwohl es an warnenden und moderaten Stimmen in bezug auf ihre Anwendung nicht gefehlt hat (vgl. erste Übersicht bereits bei MADER 1984, detaillierte Auseinandersetzung bei KRATOCHWIL, in diesem Band). Aussagen der Inseltheorie werden vor allem bei der Begründung von Naturschutzmaßnahmen eingesetzt (vgl. z.B. bei BEZZEL 1982, Laufener Seminarbeiträge 7/84, HARRIS 1984, SHAFER 1990).

2. Die Inselphänomene

Die "klassischen" Inselphänomene lassen sich in sieben Gruppen zusammenfassen. Dazu gehören:

1. Gigantismus/Nanismus, d.h. Organismen sind auffallend größer oder aber auffallend kleiner als die nächsten Verwandten auf dem nächstgelegenen Festland. Hierfür lassen sich sehr viele Beispiele nennen. Viele Organismen, auf die dies Phänomen zutrifft, sind erst in historischer Zeit ausgestorben, u.a. der Riesenstrauß auf Madagaskar, die Moas auf Neuseeland, der Dodo auf Mauritius, der

Einsiedler auf Réunion oder im Gegensatz dazu der Zwergelfant Siziliens sowie das Zwergnilpferd Kretas, Karpathos und Delos und der Zwerghirsch Kretas (SONDAAR 1971), die hasengroße Zwergantilope Mallorcas gehört ebenfalls hierher. Sehr oft sind mehrere der Phänomene miteinander verknüpft, z.B. der Gigantismus mit dem folgenden und/oder mit 4 und 5.

2. Flugunfähigkeit/Verlust der Ausbreitungsfähigkeit, d.h. Tiere verlieren u.U. trotz Flügel ihre Flugfähigkeit wie die oben genannten Beispiele aus der Ornis. Neben den unter 1 genannten Beispielen sind hier u.a. die Kiwis auf Neuseeland (dort viele weitere Beispiele aus der Vogelwelt!) oder die verschiedenen Insektengruppen auf den Kerguelen und anderen subantarktischen Inselgruppen zu nennen. Ein bemerkenswertes Beispiel aus der Flora ist der Verlust der Klettverbreitung bei *Bidens* auf pazifischen Inseln (Abb. 1, zugleich ein Beispiel für 5 und 6) oder ebendort der Verlust der Schwimmfähigkeit von Samen bei *Erythrina sandvicensis* (ein Endemit der Hawaii-Inseln) gegenüber *E. variegata*, weitverbreitet an pazifischen Küsten, oder bei *Lodoicea maldivica*, der berühmten Seychellen-Nuß, diese Art ist unter den Früchten zugleich ein Beispiel für 1.

3. Das Überleben archaischer Formen wird u.a. durch die berühmten Brückenechsen, der Tuatara, auf Inseln südlich Neuseelands belegt, die nach neuesten Erkenntnissen zugleich ein Beispiel für 5 darstellen. Das systematisch sehr isolierte, in einer eigenen Sektion stehende *Hypericum balearicum* ist ein Beispiel aus der Pflanzenwelt. Auch die Lorbeerwald-Relikte auf den Kanarischen Inseln könnte man dazu zählen, denn die Inselphänomene sind durchaus auch auf höhere Organisationsstufen des Lebens als der Art, z.B. auf Phytocoenosen, anwendbar.

4. Hohe Endemismusraten sind ebenfalls kennzeichnend für Inseln. Je länger isoliert sie sind (ob ozeanischen oder kontinentalen Ursprungs, ist dabei unerheblich), desto höher liegen die prozentualen Anteile nur auf dieser/diesen Insel(n) lebender Organismen. Auf Neuseeland sind 81,9%, auf St. Helena 79,7%, auf Madagaskar 68,4%, auf den Hawaii-Inseln 54,4%, auf Fiji 49,9%, auf Cuba 49,6%, auf den Kanarischen Inseln 35,4% und auf Haiti 31,8% der Farn- und Blütenpflanzen endemisch (Zahlen nach HAEUPLER 1983, GROOMBRIDGE 1992).

5. Die adaptive Radiation, d.h. die Aufspaltung aus einem erfolgreichen Ankömmling auf einer Insel in viele neue Sippen, die sich den unterschiedlichsten Nischen anpassen können. Am häufigsten zitiertes Beispiel sind die Darwinfinken auf Galapagos. Die Honigvögel (Drepanidinae) auf Hawaii stehen diesen in der Vielfalt der ausgebildeten Formen aber in keiner Weise nach. Die Gattung *Drosophila* auf Hawaii (484 Arten von weltweit 509 = 95% sind endemisch auf Hawaii, KANESHIRO 1995) oder die Achatschnecken der Gattung *Achatinella* auf ebendiesem Archipel gehen in der auf Inseln entwickelten Formenfülle noch viel weiter. Auch im Pflanzenreich lassen sich dafür viele Beispiele finden. Von den Kanarischen Inseln mögen stellvertretend u.v.a. die Gattungen *Argyranthemum*, *Echium*, *Cheirolophus*, *Sonchus* (Abb. 2) oder *Aeonium* stehen, die alle eine reiche adaptive Radiation aufweisen.

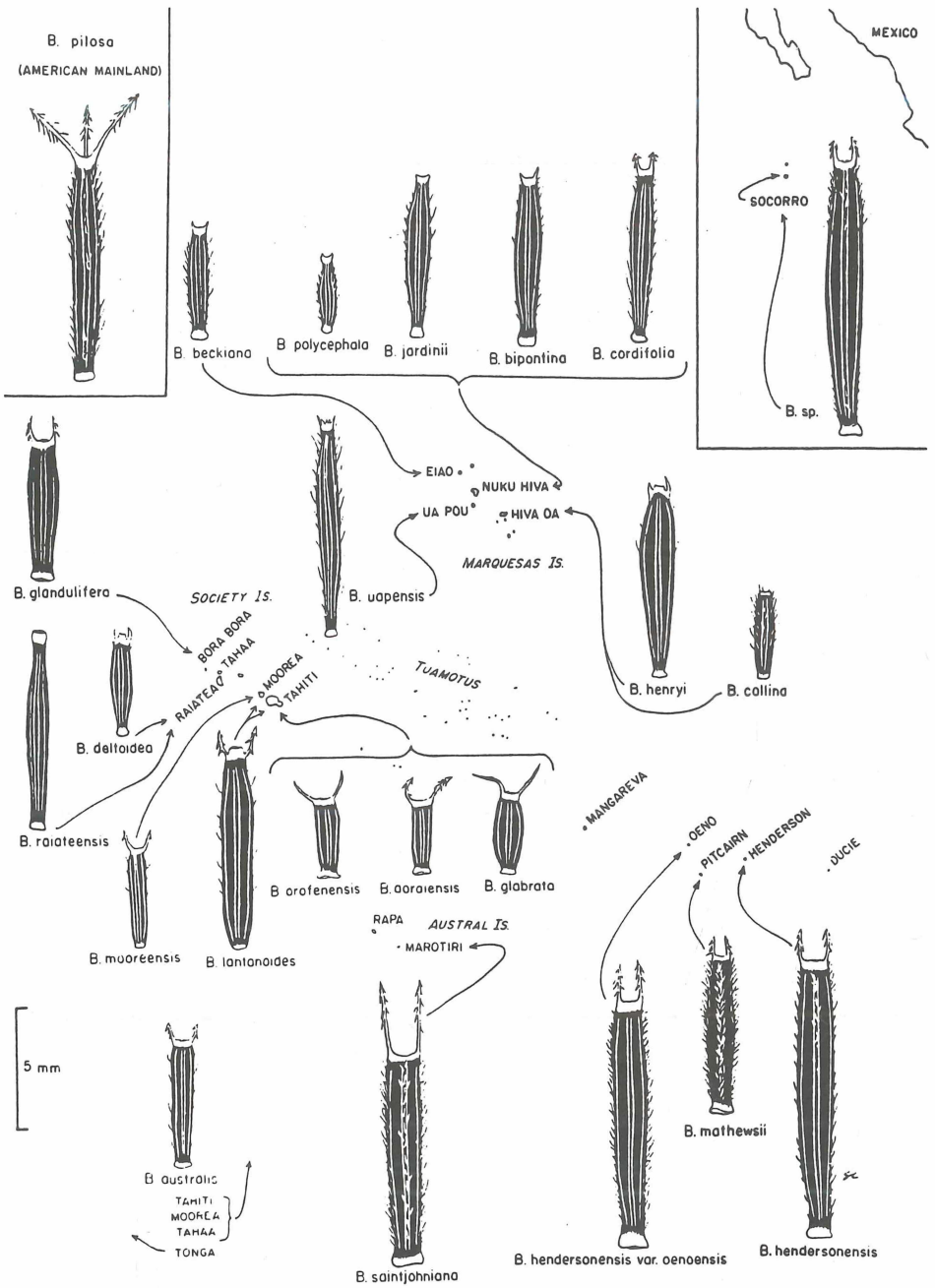


FIG. 11.2. Comparison of fruits of endemic species of *Bidens* (Asteraceae) from southeastern Polynesia, shown geographically. These species, together with those from the Hawaiian Is., represent the extent of this genus in the Pacific. Inset, top right, an unnamed species native to Socorro I., Revillagigedo Is., Mexico. Inset, top left, a typical achene of *B. pilosa*; this fruit probably approximates the achene type ancestral to the Pacific species of *Bidens*. Species omitted from this map include *B. ahnei*, which may be conspecific with *B. polycephala*, and *B. hivoana*, which is a synonym of *Oparanthus albus*.

Abb. 1: Verlust der Verbreitungsfähigkeit bei *Bidens*-Arten im Pazifik (aus CARLQUIST 1965).

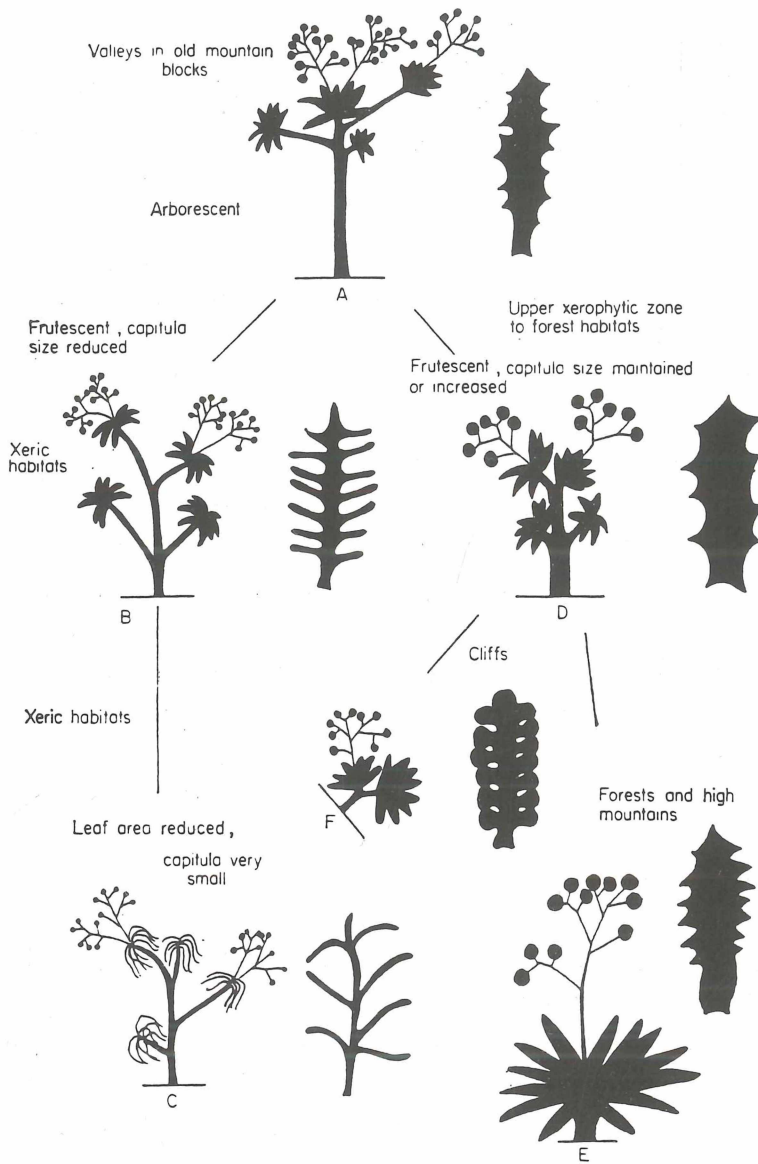


Abb. 2: Beispiel für adaptive Radiation bei *Sonchus* auf den Kanarischen Inseln (aus BRAMWELL 1972).

6. Das sekundäre Verholzen ursprünglich weitgehend krautiger Verwandtschaftskreise ist ein nicht ganz unumstrittenes Phänomen, auf das CARLQUIST (1974) aufmerksam gemacht hat und das sich mit vielen spektakulären Beispielen belegen läßt, z.B. mit holzigen Vertretern, die dazu sehr oft noch die Wuchsform des "Federbuschstrauches" annehmen (SCHIMPER in SCHENCK 1907), bei *Bidens menziesii* (Strauch bis 4m), *Silene struthioloides* und *Lepidium serra* (Strauch bis 1,8m, Abb. 3), alle auf den Hawaii-Inseln, mit *Sonchus* auf den Kanaren oder *Senecio* auf den ostafrikanischen hohen Vulkanbergen oder auch den waldbildenden *Opuntia galapageia*, *O. echios* u.a. auf Galapagos, sowie, weniger spektakulär, mit der verwandtschaftlich isoliert stehenden *Brassica balearica* auf Mallorca.

7. Melanismus oder im Gegensatz dazu besonders ausgeprägte Farbigkeit ist wiederum ein auf die Tierwelt beschränktes Phänomen. Die "bunten" Eidechsen auf den Faraglione-Felsen vor Capri sind ein bekanntes Beispiel dafür oder die schwarzen Rüsselkäfer Mallorcas, wie z.B. *Brachycerus algiricus*, die zugleich ein Beispiel für 1 und 4 sind.

Viele der Phänomene erscheinen ökologisch auf den ersten Blick widersinnig, z.B. 1 und 2 oder 7, letzteres v.a. auf den genannten überwiegend "weißen" Kalkinseln. Aber wie 3 und 5 (und damit verbunden sehr oft 4) sind es die auf Inseln, vor allem ozeanischen, anderen Konkurrenzverhältnisse, das häufig fehlende oder unvollständige Arsenal räuberischer Organismen, die eben keine in unseren Augen "sinnvolle" Anpassung, sprich Tarnung o.ä., zwangsläufig nach sich ziehen. Es kann also die Evolution auf Inseln, sehr begünstigt durch das unter 8 genannte Phänomen, die volle Skala der potentiellen Möglichkeiten wahrnehmen, ohne daß die Selektion bestimmte Entwicklungslinien von vornherein ausschließt.

Die "modernen" Inselphänomene sind

8. der Effekt der kleinen Population, bzw. der "Gründereffekt", der die genetische Drift nach sich zieht (RUNEMARK 1970), d.h. Zufallsmutanten werden nicht durch Panmixie ausgemerzt, im Gegenteil, bei freien Nischen kann dies eine Voraussetzung für die adaptive Radiation sein (5).

9. Eine Art-Areal-Kurve zeigt bei doppelt logarithmischer Auftragung enge lineare Beziehungen zwischen Artenzahl und Flächengröße, die je nach untersuchter Organismengruppe und Isolationsgrad der Fläche unterschiedlich steil verlaufen kann. Die Kurve soll in jedem Fall der Potenzfunktion

$$S = CA^z \quad (1)$$

folgen, wobei S die Sippenzahl, A die Flächengröße und C und z Konstanten sind, letztere abhängig von der untersuchten Organismengruppe (s. MACARTHUR & WILSON l.c.). Ich soll also bei gegebener Inselgröße sagen können, wieviele Arten ich dort zu erwarten habe.



Abb. 3: *Lepidium serra* als Beispiel einer sekundär verholzten Inselform aus krautigen Verwandtschaftskreisen auf Kauai (aus CARLQUIST 1965).

10. Zwischen einwandernden und abwandernden bzw. aussterbenden Arten auf einer Insel herrscht ein dynamisches Besiedlungs-Gleichgewicht, dessen Gleichgewichtspunkt durch die Flächengröße bestimmt werden soll. Er soll umso höher liegen, je größer die Insel ist. Dies impliziert zwangsläufig:
11. Auch bei bestehendem Gleichgewicht findet ein ständiger Artenaustausch (turnover) statt und
12. ist auch die Aussterbewahrscheinlichkeit flächenabhängig, da die Inselgröße letztlich die Populationsgröße bestimmt (Flächeneffekt).
13. Überdies soll die Einwanderungswahrscheinlichkeit von Arten auf Inseln von deren Entfernung vom Ursprungslebensraum der Arten abhängig sein (Distanzeffekt).

Mit Hilfe der Inseltheorie versuchen viele Autoren praktische Naturschutzfragen zu beantworten, z.B.:

- Soll ein NSG klein sein oder muß es größer sein, um möglichst effektiv viele Arten zu erfassen? (SLOSS-Diskussion).⁷⁾
- Wie artenreich muß ein System sein, um stabil zu bleiben?
- Welche Gebiete im Vergleich zu anderen sind artenreich, welche artenarm, also bei Bewertungsfragen.
- Von welchen Parametern sind Veränderungen in den Populationen der Arten auf Inseln abhängig?

Die Diskussion um diese Fragen wird durchaus kontrovers geführt. Die Stimmen, die die Inseltheorie grundsätzlich als Instrumentarium für den Naturschutz in Frage stellen, sind allerdings extrem in der Minderzahl und werden von deren Verfechtern oft kaum zitiert.

Die Konzepte von MACARTHUR & WILSON wurden begierig aufgenommen aber kaum kritisch reflektiert und sind heute sehr schwer wieder loszuwerden. Die Diskussion hat dazu geführt, neben den allseits von Wasser umgebenen Meeres- oder Binnensee-Inseln auch solche topografisch abgrenzbaren Gebiete als "Inseln" aufzufassen, die durch (fast) unüberwindliche Barrieren vom "normalen" Austausch von Diasporen und genetischem Material abgeschottet sind. So sind z.B. die hohen afrikanischen Vulkanberge, die Tepuis (Tafelberge) in Venezuela ohne Zweifel solche "Inseln". Es wurden, wie Abb. 4 zeigt, aber auch isolierte Gewässer, ja vom Wald isolierte Einzelbäume als Insel aufgefasst (vgl. WILSON & BOSSERT 1973, Abb. 4.1).

Ursprünglich beschrieben bzw. postuliert wurden all diese Phänomene, die klassischen wie die modernen, für Meeresinseln. Zur allgemein akzeptierten Definition des "Insel-Seins" zählt in allen Ansätzen die Umgebung eines extrem lebensfeindlichen Mediums (z.B. Salz, Wasser, Hitze, Eis o.ä.). Daß aber selbst Meeres-Insel nicht gleich Meeres-Insel ist, darf nicht unerwähnt bleiben. Es sind grundsätzlich 3 bezüglich der Floren- bzw. Faunen-Genese völlig unterschiedliche Typen zu unterscheiden:

Schelfinseln stehen in enger Nachbarschaft zu Festlandsküsten, sind nur durch ein flaches Schelfmeer davon getrennt, d.h. bei günstigen Verhältnissen, z.B. bei extremer Ebbe, bestehen z.T. noch mehr

⁷⁾ "Some Larger or Several Smaller Reservs?"

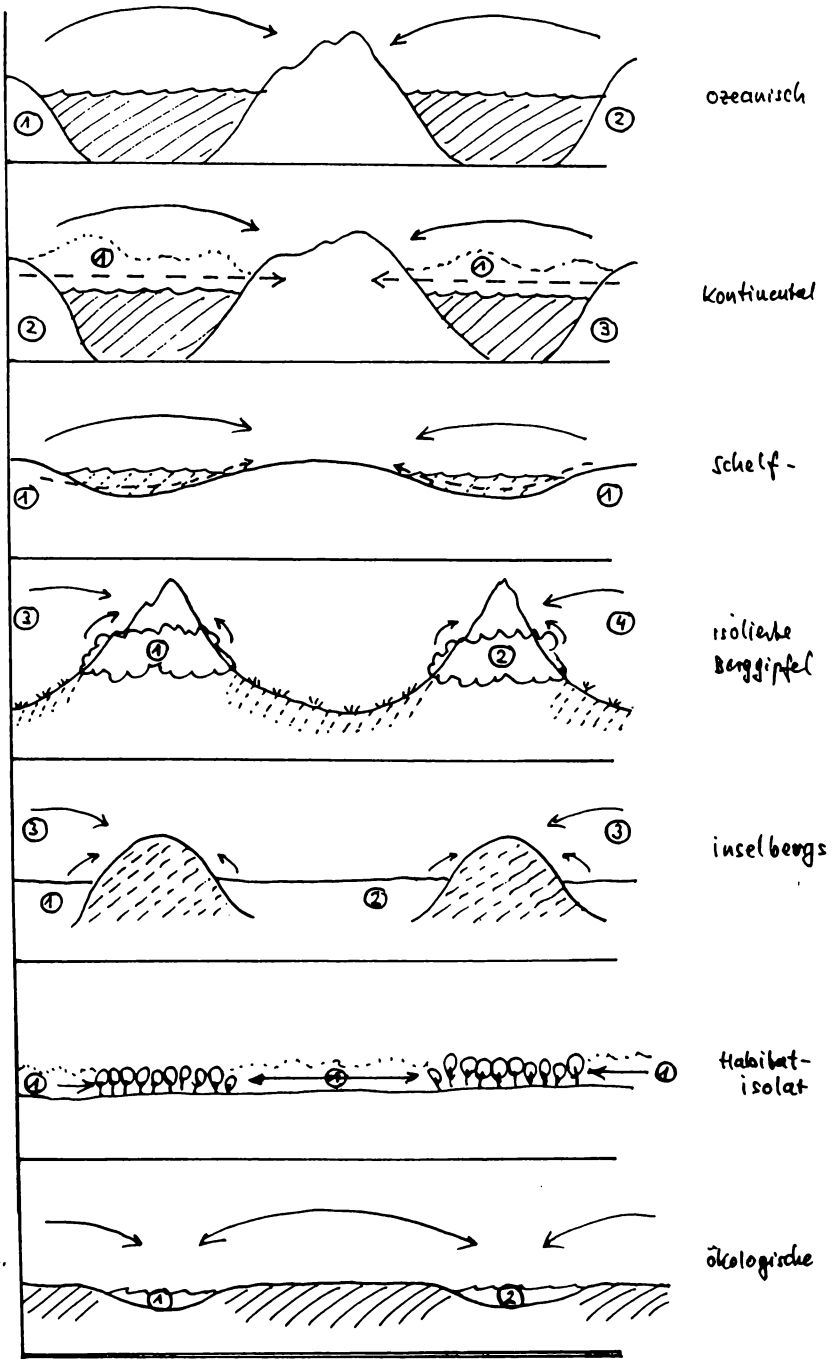


Abb. 4: Verschiedene Inseltypen (Original).

oder weniger effektive Landbrücken. Die Isolation ist zudem meist erst sehr jungen Datums (z.B. die Wattenmeerinseln Europas).

Kontinentale Inseln sind als ehemalige Teile von Kontinenten durch erdgeschichtliche Vorgänge abgetrennt worden, d.h. besaßen vor Inselwerdung Landbrücken zum Kontinent bzw. gehörten gar zur Gänze dazu. Sie sind u.U. schon sehr alt (Madagaskar 50 Mio. Jahre Insel), z.T. weniger (Balearn 4-5 Mio. J.). Sie starten aber in jedem Fall mit einer mehr oder weniger vollständigen Flora und Fauna, je älter, mit einer um so mehr relikitären und einzigartigen.

Ozeanische Inseln sind durchweg vulkanischen Ursprungs und hatten niemals eine feste Verbindung zu irgendeinem Kontinent. Das Alter kann sehr verschieden sein, von ganz rezent bis relativ alt (Surtsey 1963, Krakatau 1883, Hawaii 0,8 - 5,6 Mio., Kanaren 2-20 Mio. Jahre).

Es hängt selbstverständlich sehr vom Typ der Insel ab und/oder vom Alter der Isolation, in welchem Umfang welche Inselphänomene verwirklicht sind, d.h. bei jeder Betrachtung darf die Berücksichtigung solcher Qualitäten auf keinen Fall vernachlässigt werden. Aber gerade dieser Punkt wird in den meisten Diskussionen über Inselbiogeographie sträflich vernachlässigt und dies schon weitgehend bei MACARTHUR & WILSON (l.c.) selbst.

3. Einige Aussagen der modernen Inseltheorie

3.1. Die Art-Areal-Kurve

Im Grunde ist es trivial: Je mehr ich mich mit größeren Flächen von Landmassen beschäftige, desto höhere Zahlen an Pflanzen- und Tierarten kann ich erwarten. Die Inseltheorie hat mit der Art-Areal-Kurve versucht, diesen Bezug so zu quantifizieren, darin eine Gesetzmäßigkeit aufzuspüren, mit deren Hilfe es möglich sein sollte, daß ich bei gegebener Flächengröße vorhersagen kann, wieviele Arten dort zu erwarten sind, v.a. aber daß ich umgekehrt Prognosen darüber bereitstellen kann, wie groß ein Gebiet sein muß, um eine gewisse Anzahl an Arten zu erfassen bzw. zu schützen, z.B. wenn ich Naturschutzgebiete als "Insel" verstehe.

Schon MACARTHUR & WILSON (1971, S.15) selbst machen aber zur Anwendung der Art-Areal-Kurve entscheidende Einschränkungen. Sie schreiben, daß die "Fläche selten eine direkte Wirkung auf die Anwesenheit einer Art ausübt", aber "da jedoch geeignete Informationen über die Vielfalt von Habitaten fehlen, wenden wir uns zunächst der Inselfläche zu". Sie relativieren weiter: "Die Anzahl der Arten auf einer gegebenen Insel ist gewöhnlich mit der Fläche der Insel annähernd durch die Gleichung

chung $S = CA^z$ verknüpft". Derartige Selbstkritik der Autoren ist von den späteren Verfechtern der Inseltheorie jedoch geflissentlich übersehen worden.

Wie sieht aber eine solche Art-Areal-Kurve für höhere Pflanzen aus, wenn ein paar Inseln mehr in Betracht gezogen werden, als es in vielen der "klassischen" Abbildungen z.B. im Lehrbuch von BEGON et al. (1986, 1991, Abb 22.1-2) geschieht? Bei WILLIAMS (1964) wird eine solche Kurve für 244 Festlands- und Inselfloren wiedergegeben (Abb. 5). Ganz ähnliche "Kurvenverläufe" finden sich bei CAILLEUX (1969). Ich selber habe 203 Inselfloren ausgezählt und deren Ergebnisse in Abb. 6 zusammengestellt. Es ergibt sich der gleiche sigmoide Punkteschwarm mit extremer Streuung wie bei WILLIAMS (1964).

Ein Wort ist jedoch zur Problematik der Erstellung solcher Kurven notwendig. Es gibt zahllose Publikationen und Florulae über Inseln. Den wenigsten sind aber verlässliche und v.a. vergleichbare Grundparameter für die Art-Areal-Kurve direkt zu entnehmen: d.h. Flächengröße und Gesamtartenzahl, dies möglichst noch getrennt in einheimische und synanthrope Arten sowie Anteil der Endemiten. Was wird überhaupt gezählt: Arten, Unterarten, Varietäten, Hybriden, nur Einheimische, auch synanthrope? Je nach Autor können daher die Artenzahlen für den gleichen Raum in geradezu abenteuerlichen Grenzen schwanken (vgl. Diskussion bei HAEUPLER 1983). In vielen Fällen bleibt daher nur die eigene Zählung. Grundsätzlich sollte man dabei Sippenzählungen durchführen, also einschließlich der infraspezifischen Taxa.

Schon ein flüchtiger Blick auf die Punkte der Abb. 5 und 6 aber zeigt, daß hier keineswegs einfache lineare Beziehungen vorliegen. Die Streuung der Punkte ist gewaltig und erstreckt sich über mehrere Zehnerpotenzen hinweg. Es handelt sich um sigmoide Punkteschwärme.

Eine Regressionsgerade, die natürlich jeder Statistiker in diesem Punkteschwarm entwickeln könnte, wird den tatsächlichen Verhältnissen jedoch kaum gerecht, eher würden es drei Regressionsgeraden tun und zwar entsprechend den verschieden steilen Abschnitten der Kurven z.B. bei CAILLEUX (1969), wo dieser selbst seine Kurven sehr sinnvoll interpretiert. Danach ist der erste Abschnitt (der steilste mit Werten von z nahe 1) derjenige, der für Pflanzen im Bereich von Flächengrößen bis zu 1 km² gilt und z.B. von Pflanzensoziologen bei der Aufnahme von Pflanzengesellschaften abgedeckt wird. Der Verlauf der Kurve ist hier am Beginn ebenso steil und ganz analog einer Kurve, wie sie zum Bestimmen des Minimalareals üblich ist (vgl. Abb. 1 in ELLENBERG 1956). Dies liegt daran, daß bei sehr kleinen Flächen die Arten statistisch mehr oder weniger gleichwertig im Raum verteilt sind (ähnlich den Feldern eines Schachbretts) und somit die Zahl der Arten tatsächlich nahezu direkt proportional der untersuchten Fläche ist. Im mittleren Bereich mit der schwächsten Steigung bis zur Größenordnung von 1 Mio. km² (Größenordnung von Landes- und Regionalfloren) geht CAILLEUX (1969) von einer zufälligen Verteilung der Arten im Raum aus, wobei es natürlich kleine und große Areale gibt, so daß z mit Werten bis nahe 0 sein Minimum erreicht. Bei noch größeren Flächen steigt die Kurve wieder steil an bis zum endlichen Schlußpunkt: der Gesamtartenzahl der Erde bei maximal verfügbarer Landmasse.

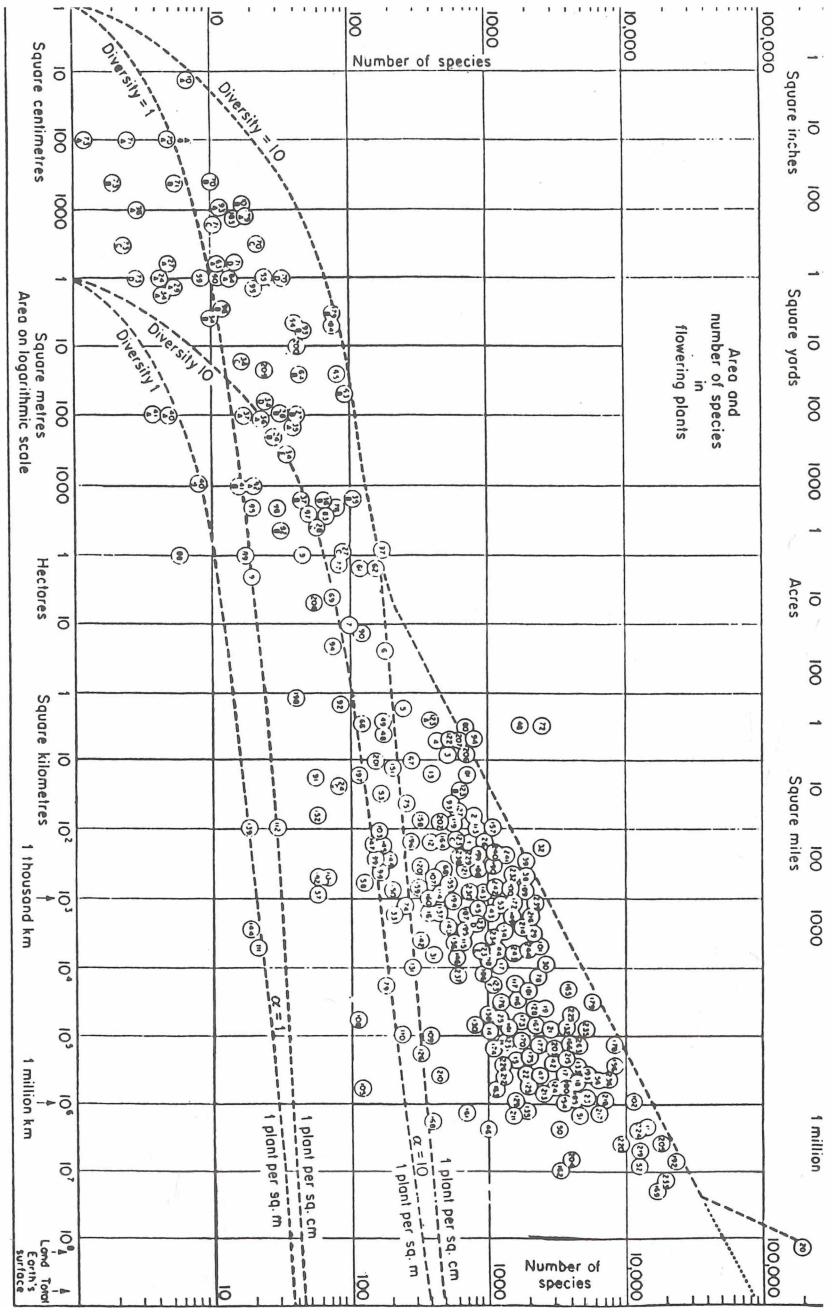


Abb. 5: Art-Arealbeziehung von 244 Floren von 10 cm² bis zur gesamten Erdoberfläche ein sigmoider Punkteschwarm mit enormer Streuung, der zumindest lineare Beziehung erlaubt (aus WILLIAMS 1964).

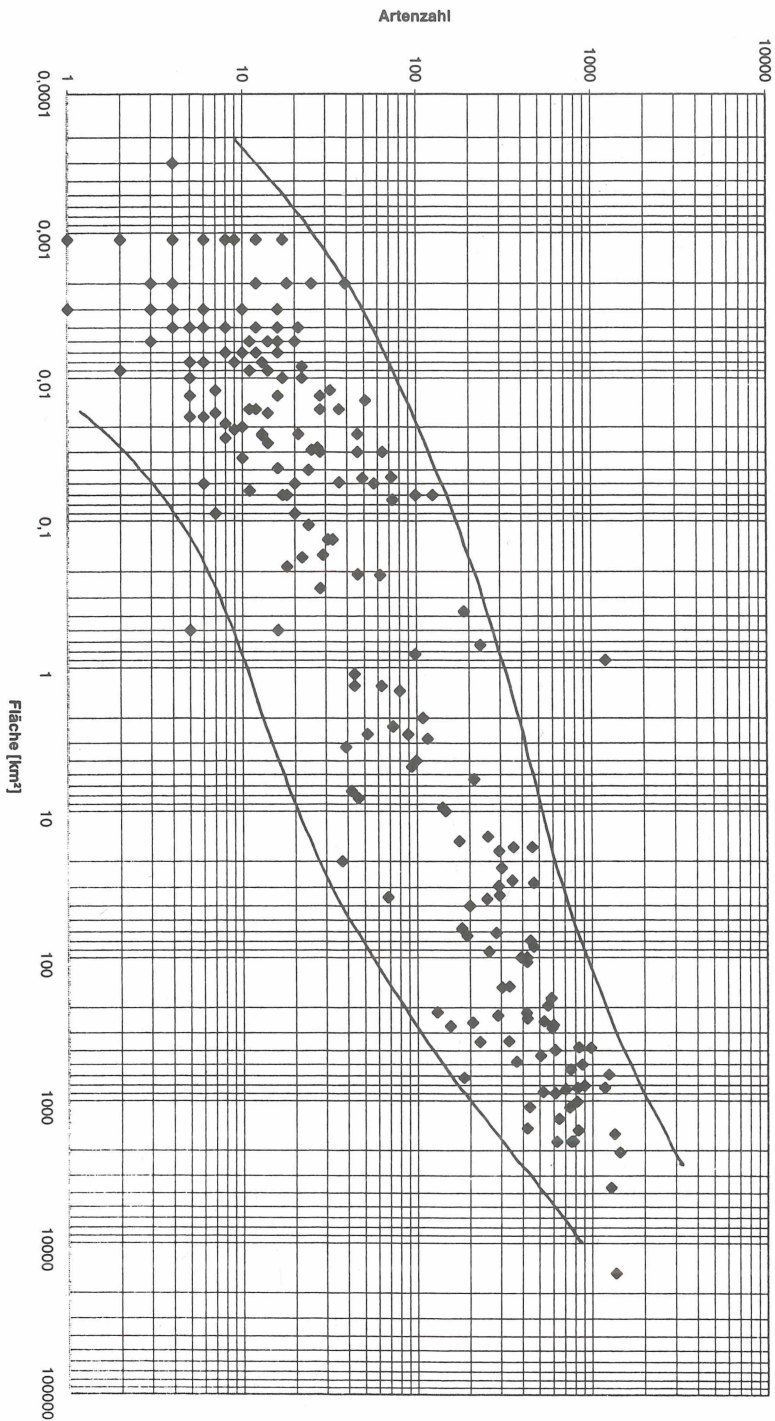


Abb. 6: Art-Arealbeziehung von 203 Inselfloren aus aller Welt. Auch hier zeigt sich der gleiche sigmoide Punkteschwarm. Eine konstruierbare Regressionsgerade würde hier ebensowenig eine sinnvolle ökologische Aussage zulassen wie in Abb. 4 (Original).

Dieses Instrument der Art-Areal-Kurve aus der modernen Inselbiogeographie ist also völlig ungeeignet, Vorhersagen über Artenzahlen bei gegebener Flächengröße zu machen. Ja, ich möchte eine solche postulierte, lineare Beziehung grundsätzlich in Frage stellen: Sie ist ein theoretisches Konstrukt, das sich empirisch nicht beweisen läßt. Je kleiner meine Stichprobe ist, je geringer die ökologische Valenz der untersuchten Sippen, desto eher kann sich allerdings eine solche angenäherte "Gerade" ergeben.

Schon MACARTHUR & WILSON (1971, S.15) grenzen in diesem Zusammenhang ein: "regelmäßige Beziehungen zwischen der Größe einer Probefläche und der Anzahl der auf dieser Fläche gefundenen Arten" sind nur innerhalb eines "verhältnismäßig gleichförmigen Klimas" und einheitlicher Topographie zu erwarten. Auch WISSEL & MAIER (1992) wollen ihr Modell nur bei ähnlichen Sippengruppen auf ähnlichen Flächen angewandt sehen, also unter Beachtung der entsprechenden Qualitäten.

Die Kanarischen Inseln stellen ohne Zweifel eine solche großklimatisch homogene pflanzengeographische Einheit dar. Doch welche grundlegende ökologische, auch hier topographisch bedingte Unterschiede bestehen allerdings zwischen den nahezu flächengleichen und dazu auch noch nächst benachbarten Inseln Fuerteventura und Gran Canaria (Fuerteventura: 1731 km², 625 Arten; Gran Canaria 1532 km², 1338 Arten, Daten nach HANSEN & SUNDING 1985). Bei so unterschiedlichen Inhalten und Qualitäten einen Flächenbezug herstellen zu wollen, spottet geradezu jedem ökologischen Verständnis.

Was besagt mir im übrigen eine, auf bloßem Flächen- und Artenzahlenvergleich basierende Aussage, wenn eine Fläche artenreicher, eine andere artenärmer ist als der "Durchschnitt" (vgl. Anwendung der Art-Arealkurve bei BEZZEL 1982)? Gar nichts, solange ich die Qualität der Arten nicht einbeziehe! Was ist schutzwürdiger: die höchst artenreiche zentrale Mülldeponie der Stadt XYZ mit 18 Rote-Liste-Sippen (keine fiktive Zahl sondern während der Kartierung mehrfach auf Geländetreffen ermittelt) oder ein extrem artenarmes Hochmoor mit insgesamt nur 80 Höheren Pflanzen und 4 Rote-Liste-Sippen oder das letzte erhaltene Luzulo-Fagetum ganz ohne Rote-Liste-Sippen und nur 12 Pflanzenarten? Weder "Fläche" noch "Artenzahl" sind ökologisch, geschweige denn naturschutzrelevante Werte. Es bleiben rein äußerliche Parameter, die zur Kennzeichnung einer Fläche zwar dokumentiert werden sollten, die mir aber zur Bewertung der Fläche allenfalls nur im Vergleich mit inhaltlich wirklich entsprechenden Flächen Wertungskriterien liefern könnten. Die Natur mit ihren zahlreichen Qualitäten läßt sich eben nicht so einfach in Modelle zwängen, was nicht heißen soll, daß dies prinzipiell unmöglich sei. Der Theoretische Ökologe sollte diese Problematik aber nie aus den Augen verlieren, wenn er seine Modelle mit empirischen Daten vergleicht.

3.2. Was ist überhaupt eine Insel?

Nicht nur MADER (1984) in seinem Übersichtsreferat stellt die Frage, ob Inseln und menschlich bedingte Habitatsolate, z.B. ein fragmentierter Wald auf dem Festland, irgendwie vergleichbar sind.

Die Frage ist in der Literatur schon oft gestellt und durchweg bejaht worden. MADER bejaht die Frage allerdings nur mit 4 Einschränkungen (l.c., S. 9 f), wonach

1. Habitatisolate eine höhere Dichte aufweisen als Meeresinseln, die Durchschnittsentfernung zwischen ihnen also grundsätzlich kleiner sind,
2. das umschließende Ökosystem zwar lebensfeindlich (z.B. Intensivacker mit Pestizideinsatz), jedoch nicht als "unmittelbar tödlich zu charakterisieren" ist,
3. die Genese der Habitatinsel (in vielen Fällen sind es "Restbestände ehemals großflächiger Biotope") eine andere ist und
4. ihr Alter sich nicht "über Evolutionszeiträume" erstreckt.

Der erste Unterschied ist nur quantitativer Art, bestimmt also allenfalls die Zuwanderungsrate. Die letzten drei sind dagegen qualitativer Art und für die naturschutzrelevante Diskussion von besonderer Bedeutung. Dies bedingt drei Gruppen von Zu- bzw. Abwanderern, die auf Meeresinseln nach MADER (l.c.) "nicht ins Gewicht fallen":

- vor Intensivnutzung fliehende Arten aus der direkten Nachbarschaft,
- bewegliche Arten, die durch mangelnde Strukturen im Umland vom Isolathabitat angezogen werden,
- obligat wandernde Arten mit "häufigem kleinräumigen Standortwechsel".

Mit anderen Worten: Nach diesen Einschränkungen scheint in Habitatisolaten der Artendurchsatz (turnover) ungleich höher zu sein als auf Meeresinseln.

Die von MADER (l.c.) gemachten Vorbehalte, treffen aber so, wie sie von ihm genannt werden, generell nicht zu und sind deshalb auch nicht geeignet, dem Wesen des "Insel-Seins" von Habitatisolaten auf die Spur zu kommen:

zu 1: Betrachtet man z.B. die Ägäis (und es gibt vergleichbar dichte Archipele auch anderswo, u.a. die Keys in Florida, die 96 winzigen, küstennahen, fast in Berührung mit der benachbarten Landmasse stehenden Felseilande um Korsika (LANZA et al. 1986)), so liegen hier in allen Fällen "echte" Inseln im vergleichbaren Entfernungsrahmen wie anthropogene Habitatisolate vor, die jedoch das ganze oder wesentliche Teile des Arsenal der sogenannten klassischen Inselphänomene aufweisen.

zu 2: Hier hat MADER völlig recht, aber schon allein aus diesem Grunde können Habitatisolate gar keine Inseln im ökologischen Sinne sein.

zu 3: Sehr oft sind sogenannte "Habitatinseln" gar keine Isolate aus ehemals großflächigeren Biotopen. Verallgemeinerungen in dieser Richtung sind schon allein deswegen nicht zulässig, weil viele Lebensräume von Natur aus immer klein- und kleinstflächig ausgebildet sind und zumindest in historischer Zeit nie über größere Entfernungen vernetzt gewesen sind, ich nenne stellvertretend hierfür nur alle Stillgewässer, Moore, Binnensalzstellen, Xerobrometen, Felsheiden, ja in unseren Breiten sogar alle Nadelwälder, Bruchwälder, Orchideenbuchenwälder, um nur eine ganz willkürliche Auswahl zu nennen. Sie waren seit eh und je mehr oder weniger "Isolate", ohne daß sie deswegen irgendwelche der Inselphänomene aufweisen würden. Jedes Biotop ist im Grunde ein solches "Isolat", ja im Extrem jedes Individuum, was in der Literatur durchaus auch so gesehen wird.

zu 4: Der Zeitfaktor für die Evolution sollte nicht überbewertet werden. Nicht das Alter einer Fläche per se ist ein evolutiver Faktor. Evolution kann sehr kurzfristig ablaufen. Das haben eine Reihe von neophytischen Pflanzen in Europa gezeigt, z.B. in den Gattungen *Amelanchier*, *Oenothera*, *Spartina* und *Xanthium*, die in wenigen Jahrhunderten, ja Jahrzehnten, eine Reihe von endemischen Sippen hervorgebracht haben. Evolutionsprozesse laufen überall und ständig ab, ob Insel oder Festland, desgleichen greift die Selektion überall und ständig ein.

Auch ein weiterer sehr wichtiger evolutiver Prozess ist als solcher nicht altersabhängig, findet im Gegensatz zu Mutation und Selektion aber nicht ständig in einer Population statt: die genetische Drift, der "Effekt der kleinen Population" (s.o.). Sie setzt nur unter bestimmten Bedingungen ein, nämlich wenn die Population (noch oder wieder) klein ist, z.B. bei Gründer-Populationen auf Inseln oder nach Zerschlagung ehemals größerer Populationen durch Katastrophen (z.B. Vulkanismus, Vereisung), und das kann auch auf dem Festland auftreten.

4. Diskussion

In Tab. 1 habe ich noch einmal übersichtlich alle Inseltypen nebeneinander gestellt und versucht synoptisch deutlich zu machen, welche Beziehungen es zwischen wirklichen Inseln und Habitatisolaten gibt.

Die einzige Gemeinsamkeit zwischen Insel und Habitatisolat scheint sich auf die verminderte Standortdiversität zu beschränken. Der Effekt der kleinen Population müßte noch nachgewiesen und vor allem seine evolutiven Konsequenzen belegt werden. Alle klassischen Inselphänomene sind dagegen nicht realisiert und die "modernen" treffen, wenn überhaupt, z.T. nur auf Habitatisolate zu, die diese jedoch dann gemeinsam mit dem umgebenden Umfeld haben: z.B. Randeffekte und hoher Arten turnover. Diese fehlen dagegen wiederum weitgehend auf "echten" Inseln.

Tab. 1: Gesamtökologische Charakterisierung von Inseln

Kennzeichen ¹⁾ (biogeographic patterns)	ECHTE INSELN					?	Habitatinsolate ⁴⁾	Festland
	ozeanische	kontinentale	isolierte Bergmassive ²⁾	"inselbergs"	Schelf-	ökologische (=Substrat-) ³⁾		
Klassische Inselphänomene								
Gigantismus/Nanismus	+	+	+	(+) ¹¹⁾	-	-	-	-
Verbreitungsunfähigkeit	+	+	?	?	-	-	-	-
Überleben archaischer Formen	+	+	+	+	-	(+)	-	-
Endemitenreichtum	+	+	+	+	-	+	-	-
adaptive Radiation	+	(+)	(+)	(+)	-	-	-	-
sekund. Verholzen ursprünglich krautiger Verwandtschaftskreise (nur bei Pflanzen) ⁵⁾	+	+	+	+	-	-	-	-
Melanismus/besondere Farbigkeit (nur bei Tieren) (wegen fehlender Konkurrenz bzw. Predatoren)	+	+	?	?	-	-	-	-
hohes Isolationsalter	+	+	+	+	-	+	-	-
[geringes Isolationsalter]	(+)	-	-	-	+	(+)	+	-
"Moderne" Inselphänomene⁶⁾								
Erschwerte Erreichbarkeit (Besiedlungsgleichgewichte, stepping-stone-Theorie)	+	+	+	+	(+)	(+)	(-)	-
Effekt der kleinen Population (genetische Drift)	+	+	+	?	?	?	?	-
lineare Abhängigkeit der Artenzahl von der Flächengröße ⁷⁾	-	-	-	-	-	-	-	-
Artengleichgewicht (hoher turnover) ⁸⁾	-	-	-	-	+	-	(+)?	+
Randeffekte (Störungen) (edge effect)	-	-	(+) ¹²⁾	(+) ¹²⁾	(+) ¹²⁾	(+) ¹²⁾	+	+
andere funktionelle Strukturen								
Extrem lebensfeindliches Umfeld (Salz, Hitze, Eis u.ä.)	+	+	+	-	(+)	- ¹³⁾	(-)	-
eingeschränkte Standortdiversität ⁹⁾	+	(-)	(+)	+	+	+	+	-
unausgefüllte Floren & Faunen (beim Startpunkt)	+	-	-	+?	-	+	-	-
Ausgangsausstattung vor Isolation vorhanden	-	+	+	-	-	?	+	+
volle Standortdiversität ¹⁰⁾	-	+	+	-	-	-	-	+
eigenbürtiges Klima (d.h. nicht zonal)	(+)	(+)	(+)	-	-	-	-	-

() herabgesetzte Ausprägung, nur stellenweise zutreffend

← → oft zusammen ausgebildet, z.T. sich bedingend

? nicht genau untersucht

1) wenn nicht anders angegeben sowohl für Tiere und Pflanzen

2) im Sinne von VUILLEUMIER (1978) und HEDBERG (1986)

3) Schwermetall, Serpentin, ultrabasische Substrate etc., (Salz)

4) im Sinne einer Fragmentation der betr. Ökosysteme

5) oft verbunden mit Schopfbaum- bzw. Federbusch-Lebensform (CARLQUIST 1965, ELIASSON 1995)

6) seit MC ARTHUR & WILSON (1967)

7) ist nirgends in voller Konsequenz verwirklicht, nur bei der Gegenüberstellung "vergleichbarer Qualitäten" theoretisch denkbar

8) nicht menschenbedingt (vor anthropogenem turnover ist heute kein Fleck der Erde geschützt)

9) von Größe und Alter der Insel abhängig

10) je nach Lage zum Kontinent bzw. den Klimagürteln

11) z.B. zwergige □ *Triglochis*, *Centrolepidaceae* in Austr. beobachtet, ob so zu werten? Bedarf weiterer Untersuchungen

12) nur soweit es das Substrat überhaupt erlaubt

13) die "Insel" selbst ist gegenüber Umland "lebensfeindlich"

Von großem Interesse in der Zukunft dürfte der "Effekt der kleinen Population" sein, bei Inseltheoretikern etwas einseitig auch "Gründereffekt" genannt (es gibt die nachträgliche Verkleinerung von Populationen ja auch auf Inseln!). Sind solche Effekte in Habitatisolaten bereits nachweisbar? Dies ist eine interessante Frage, der man u.a. mittels Isoenzymethodik, DNA-Fingerprinting u.a. aktuellen Methoden der Biosystematik nachgehen könnte. Gewarnt sei aber vor einer Überinterpretation solcher Enzymmuster. Sie sind nur ein Merkmal unter vielen. Auch hier scheint derzeit ein wiederum griffiges Konzept zu kritiklos und begierig aufgegriffen zu werden und als "Patentrezept" moderner Biosystematik überinterpretiert zu werden. Unterschiede im Enzymmuster gibt es bereits bei "normal" abgegrenzten Populationen auf dem Festland, z.B. bei der Rotbuche in den verschiedenen Bergregionen Mitteleuropas (THIEBAUT 1984). Da es sich hierbei keineswegs um so extrem isolierte Gebiete handelt wie die afroalpinen Vulkangipfel, ist zu vermuten, daß die genetischen Änderungen im Enzymmuster offenbar eher ein Populationsphänomen, aber nicht unbedingt ein Inselphänomen sind.

Jeder Inseltyp ist, wie aus Tab. 1 unschwer zu ersehen ist, mit einer nur ihm eigenen Kombination von Merkmalen ausgestattet. Echten Inseln gemeinsam sind allerdings alle "klassischen" Inselphänomene. Die Sonderstellung der Habitatisolate wird allerdings sehr deutlich. Sie unterscheiden sich kaum grundlegend vom übrigen Festlandsbereich, obwohl an der Realität solcher Isolate kein Zweifel bestehen kann, nur Inseln im Sinne einer ökologisch fundierten Inselbiogeographie sind sie nicht. Man sollte die ganze Problematik neu überdenken und die an sich wertvollen Einzeluntersuchungen in Habitatisolaten in ein eigenes theoretisches Rahmenwerk stellen. Die Ansätze von MACARTHUR & WILSON (1967, 1971) können hierbei, kritisch angewandt, sicher ein Einstieg sein, sie sind aber offenbar kaum auf "echten" Inseln anzuwenden.

Die Merkmale Arten turnover und Randeffecte können besonders kennzeichnend für Habitatisolate sein, sie treffen aber natürlich ebenso für die angrenzenden Festlandsbereiche zu. Auf Meeresinseln gibt es sie dagegen nahezu kaum. Hier liegt ein weiterer wesentlicher Unterschied zwischen Habitatisolaten und Meeresinseln. Gerade aus den Randeffecten zieht KLAUSNITZER (1987) eine Reihe von Schlußfolgerungen in bezug auf Sippenverschiebungen und Störanfälligkeit von "Inseln". Randeffecte dürfen allerdings nicht mit Ökotonen, wie sie im limnischen Bereich von Meeres- oder Süßwasserinseln regelmäßig vorkommen, verwechselt werden.

Ein Arten turnover auf echten Inseln wird zwar von dem Gleichgewichtsmodell der Inseltheorie gefordert, dürfte aber, wenn man ihn sich (öko-)logisch durchdenkt, eigentlich überhaupt keine nennenswerte Rolle spielen. Für 14 kleine Inseln der Ägäis liegt die bemerkenswerte Studie von SNOGERUP & SNOGERUP (1987) vor, die im Zeitraum von 14 Jahren neben einem sehr geringen Wechsel in der Artengarnitur vor allem innerhalb derer große Populationsschwankungen nachgewiesen hat. Die Studie von HANSEN (1971) über 57 Jahre, ebenfalls in der Ägäis, belegt dagegen einen etwas stärkeren Artenwechsel, in diesem Fall jedoch vor allem nach vulkanischen Katastrophen. Auch die jüngste Zusammenstellung für Krakatau (THORNTON 1996) bestätigt nur einen geringen Arten turnover, wobei der Autor allerdings große Schwierigkeiten dabei hat, seine klaren und widersprechenden Ergebnisse trotzdem mit dem MacArthur-Modell in Einklang zu bringen.

Der Arten-Turnover (zumindest bei Pflanzen) hält sich insbesondere bei ozeanischen Inseln in extrem engen Grenzen. Man braucht nur die wenigen Zufallsankömmlinge zu betrachten, die eine Insel im Laufe der Jahre erreichen und sich etablieren können. Zufallsankömmlinge, die sich nicht etablieren können, stellen überdies kein wirkliches "Aussterben" dar und sollten somit auch nicht in einen Turnover oder andere Gleichgewichts-Berechnungen eingehen. So werden für die 956 einheimischen Blütenpflanzen auf Hawaii im Laufe von 20 Mio. Jahren nur ganze 272 erfolgreiche Ankömmlinge angenommen, die sich infolge adaptiver Radiation und Aufspaltung infolge genetischer Drift in den gegenwärtigen Artenpool differenziert haben (nach FOSBERG aus MÜLLER-DOMBOIS et al. 1981, S. 15f.) Man kann unschwer abschätzen, wie gering der Zugang an Sippen pro Zeiteinheit für eine echte Insel in Wirklichkeit ist. Dieser ist natürlich umso geringer, je weiter die Insel vom Festland entfernt ist.

Ein Artenaustausch kann allerdings durch den Menschen gewaltig verstärkt und überformt werden. Echte Inseln kommen meist erst sekundär zu einem Artenzugang, den sie von Natur aus niemals hätten. Diese Neuankömmlinge finden u.U. freie Nischen, wenn auch oft nur an gestörten Plätzen oder in Sekundärbiotopen. Sie machen z.B. auf Hawaii heute 50 % der aktuellen Flora aus. Solche Einwanderungsraten sind jedoch nicht inselspezifisch sondern anthropospezifisch, d.h. hängen von der Dauer und der Intensität des menschlichen Einflusses ab und sind in Festlandslebensräumen gleichermaßen festzustellen. Man sollte daher einen primären Artenturnover mit bodenständigen, selbstverbreitungsfähigen und vom Menschen unabhängigen Sippen und einen sekundären mit neophytischen Sippen, die der Mensch bewußt oder unbewußt einschleppt, klar unterscheiden. Hierin liegen vor allem für naturschutzrelevante Fragestellungen gewaltige Qualitäts-Unterschiede.

5. Schlußfolgerung

Inseln sind Individualitäten, sind qualitative Gebilde, geprägt von ihrer Genese und Geschichte. Selbst MACARTHUR & WILSON (1971, S.66) stellen fest. "... bleibt die Geschichte der Inseln von entscheidender Bedeutung für das Verständnis der ... Zusammensetzung der Arten". Dies gilt selbst dann, wenn sie zum gleichen Klimabereich, zur gleichen pflanzengeographischen Region oder Provinz gehören. Auch topographisch vergleichbare Inseln können sich in der Genese unterscheiden, bei ozeanischen Inseln z.B. oft im Alter. Wenn das aber so ist, was kann man dann unter Anlegen aller genannten Kriterien überhaupt noch vergleichen? Die Problematik und die Unzulänglichkeiten der Theorie waren MACARTHUR & WILSON offenbar durchaus bewußt. Nicht die Theorien, wie sie von diesen beiden Autoren (mit den zitierten Einschränkungen) aufgestellt worden sind, sind also suspekt, sie waren als Diskussionsbeitrag und erster Schritt gedacht, sondern die Kritiklosigkeit, mit der andere Autoren diese Theorien aufgegriffen haben, die Blauäugigkeit mit der sie vereinfacht, dogmatisch verallgemeinert und als Grundwahrheit, ja geradezu als Glaubensbekenntnis akzeptiert wurden, überdies zumeist an unzulänglichen, weil oft viel zu kleinen oder zu homogenen Proben.

Die Sonderstellung und Problematik von Habitatisolaten oder -fragmenten steht jedoch außer Zweifel. Sie müssen daher weiter intensives Untersuchungsobjekt einer naturschutzorientierten ökologischen Forschung bleiben. Aussagen der Inselbiogeographie sollten aber kritisch hinterfragt werden, bevor man sie anwendet. Es wird mit diesen Ausführungen

1. eindeutig verneint, daß es sich bei Habitatisolaten um Inseln im Sinne einer ökologisch fundierten Inselbiogeographie handelt, und es wird
2. zwar nicht verneint, daß es Beziehungen zwischen Fläche und Artenzahl gibt, diese sind aber bei doppeltlogarithmischer Auftragung jedoch nicht einfach linear sondern sigmoidal, d.h. sehr viel differenzierter zu sehen und bewegen sich pro Flächeneinheit (je nach Qualität der Fläche) in einem sehr breiten Rahmen (z.T. über mehrere Zehnerpotenzen hinweg!). Vorhersagen über Flächengröße und mögliche Artenzahl ohne Berücksichtigung von Qualitäten sind daher mit dieser Beziehung (1) unmöglich.
3. festgestellt, daß sich gerade Habitatisolate durch Artenturnover und Randeffekte auszeichnen können, die auf echten Inseln weitgehend fehlen, und es wird überdies
4. festgestellt, daß die Modelle der MacArthur-Inseltheorie auf ökologisch echte Inseln weitgehend nicht zutreffen.

Literatur

- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1986): Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell, Oxford, London u.a.. 876 S., in deutsch 1991: Ökologie - Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften. - Basel, Boston, Berlin. 1024 S.
- BEZZEL, E. (1982): Vögel in der Kulturlandschaft. - Stuttgart. 350 S.
- BRAMWELL, D. (1972): Endemism in the Flora of the Canary Islands. In: VALENTINE, D. H. (ed.): Taxonomy, Phytogeography and Evolution. - London, New York. 141-159.
- CAILLEUX, A. (1969): Biogéographie mondiale. - Paris. 128 S.
- CARLQUIST, S. (1965): Island Life. A Natural History of the Islands of the world. - Garden City, New York. 451 + X p.
- CARLQUIST, S. (1974): Island Biology. - New York. 660 S.
- CONNOR, E.F. & E.D. MC COY (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. American Nat., 113(6): 791-833.
- ELIASSON, U. (1995): Patterns of Diversity in Island Plants. In: VITOUSEK et al. 1995: p. 35-50.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. - Stuttgart. 136 S.

- GROOMBRIDGE, B. (ed.) (1992): Global Biodiversity - Status of the Earth's Living Resources. - London. 585 p.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. - Diss. Bot., 65: 268 S.
- HAEUPLER, H. (1983): Die Mikroarealophyten der Balearen. Ein Beitrag zum Endemismus-Begriff und zur Inselbiogeographie. - Tuexenia, 3: 271-288.
- HAEUPLER, H. (1997): Elements of biodiversity in today's nature conservation - from a geobotanical viewpoint. In: KRATOCHWIL, A. (ed.) 1997: (in press).
- HANSEN, A. (1971): Flora der Inselgruppe Santorin. Candollea, 26(1): 109-163.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1985): Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 3 ed. - Sommerfeltia, 1: 1-167.
- HARRIS, L.D. (1984): The Fragmented Forest. Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity. - Chicago. 211 p.
- HEDBERG, O. (1986): Origins of Afroalpine Flora. In: VUILLEUMIER, F., M. MONASTERIO: High altitude tropical biogeography. - New York, Oxford: p. 443-468.
- JOHNSON, M.P., L.G. MASON & P.H. RAVEN (1968): Ecological parameters and plant species diversity. - American Natural., 102: 297-306.
- KANESHIRO, K.Y. (1995): Evolution, Speciation, and the Genetic Structure of Island Populations. In: VITOUSEK et al. (1995): p. 23-33.
- KLAUSNITZER, B. (1987): Ökologie der Großstadtfäuna. - Stuttgart, New York. 225 S.
- LAHTI, T. & E. RANTA (1985): The SLOSS principle and conservation practice: an example. - Oikos, 44(2): 369-370.
- LAHTI, T. & E. RANTA (1986): Island biogeography and conservation: a reply to Murphy and Wilcox. - Oikos, 47(3): 388-389.
- LANZA, B. & M. ROGGESI (1986): Storia naturale delle isole satelliti della Corsica. - L'universo, rivista divulgaz. geograf., 66(1): 200 S.
- Laufener Seminarbeiträge 7/84: Inselökologie - Anwendung in der Planung des ländlichen Raums. Laufen/Salzach. 90 S.
- LOESCHKE, V. (1988): Biogeographie und Artenschutz. - Naturwiss. Rundsch., 41(7): 261-265.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The Theory of Island Biogeography. - Princeton, NJ. 203 p., in deutsch 1971: Biogeographie der Inseln. - München. 201 S.
- MADER, H.-J. (1984): Inselökologie - Erwartungen und Möglichkeiten. - In: Laufener Seminarbeitr., 7/84: 7-16.
- MÜLLER-DOMBOIS, D., K.W. BRIDGES & H.L. CARSON (ed.) (1981): Island ecosystems. Biological organization in selected Hawaiian communities. - US/IBPSeries, 15. 583 S.
- MURPHY, D.D. & B.A. WILCOX (1986): On Island biogeography and Conservation. - Oikos, 47(3): 385-387.
- RUNEMARK, H. (1970): The role of small populations for the differentiation in plants. - Taxon, 19: 196-201.
- SCHENCK, H. (1907): III. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Canarischen Inseln. - In: Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Expedition "Valdivia" 1898-1899, Bd. II, 1. Teil, No. 3. Jena. S. 228-406.

- SHAFER, C.L. (1990): Nature Reserves - Island Theory and Conservation Practice. - Washington, London. 189 p.
- SNOGERUP, S. & B. (1987): Repeated floristical observations on islands in the Aegean. - Pl. Syst. Evol., 155: 143-164.
- SONDAAR, P.Y. (1971): Paleozoogeography of the Pleistocene Mammals from the Aegean. - In: STRID, A. (ed.): Evolution in the Aegean. - Opera Botanica, 30: 65-70.
- THIEBAUT, B. (1984): Variabilité génétique écologique du Hêtre «commun» (*Fagus sylvatica* L.) dans les milieux montagnards et de haute altitude en Europe. In: LAZARE, J.J., R. MARTY & R. DAJOZ (ed.): Écologie et biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude. - Doc. D'Écologie Pyrénéenne Vol III-IV, Université de Bordeaux. 513-521.
- THORNTON, J. (1996): Krakatau. The Destruction and Reassembly of an Island Ecosystem. - Cambridge (Mass.), London. 346 p.
- VITOUSEK, P.M., L.L. LOOPE & H. ADSESEN (ed.) (1995): Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. - Ecological Studies, 115. 238 p.
- VUILLEUMIER, F. (1970): Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. - American Natur., 104: 373-388.
- WILLIAMS, C.B. (1964): Patterns in the balance of nature. - London, New York. 324 S.
- WILSON, E.O. & W.H. BOSSERT (1973): Einführung in die Populationsbiologie. - Berlin, Heidelberg, New York. 168 S.

Prof. Dr. Henning Haeupler
Ruhr-Universität Bochum
Spezielle Botanik
Universitätsstr. 150

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Braunschweiger Geobotanische Arbeiten](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Haeupler Henning E. [Häupler]

Artikel/Article: [Ein Vergleich zwischen "echten" Inseln und Habitatisolaten 39-60](#)