

Die Bedeutung von Inseln für die Evolution der Pflanzen

The role of islands for the evolution of plants

FRANK H. HELLWIG

Kurzfassung: Inseln sind isolierte Lebensräume. Nach ihrer Besiedlung können sich manche Pflanzengruppen durch adaptive Radiation evolutiv entfalten. Dies dürfte allerdings für die Makroevolution von eher geringer Bedeutung sein. Charakteristisch für die Pflanzenevolution auf ozeanischen Inseln sind der Verlust von Fernverbreitungseinrichtungen und die Entwicklung eines baumförmigen Habitus. Andererseits können Inseln auch Refugien für sonst in der Konkurrenz unterlegene Pflanzen sein. Von Inseln sind inselartige Lebensräume wie Berggipfel, Binnengewässer und Höhlen zu unterscheiden. Zu diesen gehören auch Kaltluft erzeugende Blockhalden.

Schlagworte: Isolation, adaptive Radiation, Anpassungen

Abstract: Islands are isolated biota. Following colonization and founder events, several groups of plants underwent evolutionary diversification by adaptive radiation. This process probably is of minor importance for macroevolution. Some features of the evolution of plants on oceanic islands are loss of long distance dispersability and development of a woody habit. On the other hand islands can be refugia for relictual species which could not survive competition on continental biota. Island-like biota like isolated summits of high mountains, lakes or caves differ from true islands in certain aspects. One of those island-like biota are the cold air producing block fields.

Keywords: isolation, adaptive radiation, adaptations

Wenn man die Begriffe Insel und Evolution verknüpft, verbinden sich mit beiden Begriffen bestimmte Vorstellungen, die eine Definition überflüssig erscheinen lassen. Evolution ist als Prozeß eine Kette historischer Ereignisse. Lebewesen, Arten und höhere Taxa entstehen und sterben wieder aus, wobei ihre Gene in veränderter Zusammenstellung fortexistieren. Auch Inseln entstehen und vergehen im Verlauf der Erdgeschichte. Das Wort "Insel" ist ethymologisch verwandt mit dem Wort "Isolation", und diese ist bekanntlich neben Mutation, Rekombination und Selektion ein wichtiger Schlüsselfaktor im Geschehen der Evolution.

Es ist wichtig, zwischen ozeanischen und kontinentalen Inseln zu unterscheiden, wenn auch die Grenzlinie nicht immer scharf zu ziehen sein wird. Während ozeanische Inseln als zunächst unbesiedelte, meist vulkanische Bildungen aus dem Ozean aufsteigen (z. B. die Inseln des Hawaii-Archipels), sind kontinentale Inseln häufig durch vikariierende erdgeschichtliche Ereignisse entstanden (z. B. die Britischen Inseln). Letztere sind also Bruchstücke eines Kontinents (einer größeren Landmasse) und unterscheiden sich von den ozeanischen Inseln dadurch, daß ihre Entfernung zum nächstgelegenen Kontinent meist eher gering ist und daß sie als Bruchstücke von größeren Landmassen in der Regel auch zum Zeitpunkt ihrer Entstehung bereits besiedelt waren.

Betrachten wir zunächst ozeanische Inseln. Am Beispiel der Insel Krakatau konnte man gut beobachten, wie die durch einen Vulkanausbruch im Jahre 1867 völlig verwüstete Insel neu besiedelt wurde (DIAMOND & MAY 1976). Man muß von einem erheblichen Fernverbreitungspotential vieler Pflanzen ausgehen, wenn man die Besiedlungschancen einer Insel abschätzen will. So können die außerordentlich leichten Samen von Orchideen (*Goodyera repens* (L.) R.Br.) bis zu 200 km durch die Luft getragen werden und auch die Früchte von Distelarten (*Cirsium* sp.) konnten angeblich bis zu 145 km weit verdriftet werden (COX & MOORE 1987), wenn dies auch sehr zweifelhaft erscheint, da der Pappus (das Flugorgan der Asteraceae) meist nicht sehr fest mit der Frucht verbunden ist. Während manche Pflanzen also durch die Kleinheit ihrer Diasporen sehr weit entfernte unbesetzte Habitate erschließen können, gelingt dies anderen durch Ausstattung ihrer Verbreitungseinheiten mit speziellen Flug- und Schwebereinrichtungen. Sicher gelangen jedoch die meisten Arten in oder auf Tieren auf eine Insel. Es wird geschätzt, daß die gesamte Flora der Galápagosinseln auf lediglich 378 Kolonisierungsereignisse zurückgeht, wobei 60 % der Arten mit Vögeln, 31 % durch den Wind eingetragen und 9 % angeschwemmt worden sind (PORTER 1976). Tiere und Pflanzen können auch Flöße von größeren Bäumen benutzen, um breite Wasserstraßen zu überqueren. 1969 beobachtete man östlich von Cuba ein solches Floß aus 10-15 Bäumen, das in 11 Tagen 100 Meilen zurücklegte (COX & MOORE 1987).

Selbst sehr isoliert gelegene Inseln wie Hawaii konnten besiedelt werden. Allerdings ist die Artenzusammensetzung gegenüber den Herkunftsgebieten der Kolonisatoren deutlich verschoben. Manche Großgruppen fehlen vollständig, andere sind nur durch ganz wenige Vertreter repräsentiert. So gibt es auf Hawaii natürlicherweise keine Süßwasserfische, weder Amphibien noch Reptilien. Die Säugetiere sind nur durch eine Fledermausart vertreten. Die Zahl der Kolonisierungsereignisse ist gering. Man nimmt an, daß alle Vögel des Archipels von nur 15 Kolonisierungen abstammen (COX & MOORE 1987). Die singuläre Kombination von Großgruppen ist ein wichtiges Indiz für die durch Zufälle geprägte, allmähliche Einwanderung von Organismen auf eine Insel bzw. eine Inselgruppe.

Andere Organismengruppen haben sich besonders stark entfaltet, wie zum Beispiel die Gattung *Drosophila* FALL. auf dem Hawaii-Archipel (ROBERTSON 1970, KANESHIRO 1995). An dieser Gattung ist die Radiation einer Kolonistenverwandtschaft sehr gut untersucht worden. Hier ist es gelungen zu zeigen, daß die älteren Sippen zumeist im erdgeschichtlich älteren Nordwesten des Archipels vorkommen, während die jüngsten Arten sich im Südosten des Inselbogens entwickeln; dort hält auch die Inselneubildung an. Auch einige Pflanzengruppen zeigen ähnliche Muster, wie die auf dem Hawaii-Archipel endemischen Asteraceen-Gattungen *Argyroxiphium* DC., *Wilkesia* A. GRAY und *Dubautia* GAUD. (CARR 1990, BALDWIN et al. 1990) und die Lobelien, die mit 150 sehr seltenen Arten auf Hawaii leben. Die Lobelienarten haben sich in enger Koevolution mit den Kleidervögeln entfaltet (RAIKOW 1976). Wegen ihrer Seltenheit und wegen des Aussterbens ihrer Bestäuber sind sie selbst akut gefährdet (ELIASSON 1995).

Neu entstandene ozeanische Inseln bieten, verglichen mit Kontinenten, nur eine geringe Zahl von Lebensräumen. Andererseits dürften die Konkurrenz zwischen den Arten und der Fraßdruck zunächst gering sein. Die Habitate füllen sich nur langsam, abhängig von der Entfernung vom Festland oder den nächstgelegenen besiedelten Inseln. Steigt die Artenzahl durch anhaltende Einwanderung mit der Zeit an, so setzt schon sehr bald auch ein Artensterben auf der jungen Insel ein, das durch Verdrängung, Prädation und gescheiterte Etablierung hervorgerufen wird. Die Gründer von neuen Populationen sind nicht von vornherein optimal an den neuen Lebensraum angepaßt, und die Flexibilität der Sippe ist wegen des kleinen Genpools in den ebenfalls kleinen Populationen gering. Die Kolonisierung ist also mit einem Verlust an genetischem Material verbunden, die Population geht durch einen Flaschenhals. Möglicherweise ist der Effekt jedoch in einigen Fällen überbewertet worden (KANESHIRO 1995). Nicht selten sind die kleinen Populationen von Inselpflanzen äußerst verwundbar und zwar besonders stark in der Etablierungsphase sowie in „aufgefüllten“ Insellebensräumen, so *Lobelia* L. auf Hawaii (ELIASSON 1995) oder *Yunquea* SKOTTSB.- und *Dendroseris* D. DON-Arten auf den chilenischen Juan Fernandez Inseln (BENOIT 1989).

Nach erfolgreicher Kolonisierung von Inseln können Organismengruppen sich evolutiv entfalten, wobei viele durch die Gruppe bisher nicht genutzte bzw. besetzte Habitate erschlossen werden. Dies ist im Pflanzenreich besonders gut für die Entfaltung der Heliantheae – Madiinae auf Hawaii untersucht worden. Weitere Beispiele liefern Studien an der Gattung *Scalesia* ARN. (Asteraceae) auf Galápagos (ELIASSON 1995), *Aeonium* WEBB & BERTH. (Crassulaceae) auf den Makaronesischen Inseln (MES et al. 1996), *Echium* L. (Boraginaceae) auf den Kanaren (BÖHLE et al. 1996) und *Argyranthemum* WEBB ex SCHULTZ-BIP. (Asteraceae-Anthemideae), ebenfalls auf den Kanarischen Inseln (FRANCISCO-ORTEGA et al. 1995).

Im Zuge der Evolution von Gruppen auf Inseln kommt es zu zwei weiteren interessanten Veränderungen. Bekannte Erscheinungen auf Inseln sind der Gigantismus und der Nanismus. Letzterer ist im Pflanzenreich nicht näher beschrieben, so soll hier der Hinweis auf den ausgestorbenen sardinischen Zwergelefanten genügen. Der Gigantismus hingegen ist für Pflanzen gut belegt, wenn man die Entstehung von ungewöhnlichen, meist baumartigen Wuchsformen oder die Ausbildung von hapaxanthen Schopfbäumen hier einordnet. Echte Bäume fehlen auf ozeanischen Inseln häufig. Gruppen, die sonst keine Bäume hervorgebracht haben, füllen diese Lücke aus, es entstehen z.T. sehr merkwürdige Formen, wie die fünf baumförmigen Asteraceen-Arten auf der Insel Sankt Helena im Südatlantik (CARLQUIST 1965). Von der Gestaltänderung im Gefolge der Inselbesiedlung sind die verschiedensten Familien betroffen (*Aeonium*, Crassulaceae, *Echium*, Boraginaceae, *Plantago* L., Plantaginaceae, *Centaurodendron* JOHOW, *Dendroseris*, *Robinsonia* DC., Asteraceae), um nur einige Beispiele zu nennen.

Eine weitere Veränderung betrifft die Möglichkeiten der Inselpflanzen zur Fernverbreitung. Dies wird sehr deutlich am Beispiel der Seychellenußpalme, deren Früchte keine

längeren Seereisen im Salzwasser vertragen. Dennoch muß sie irgendwann einmal die weiten Wege zu den Inseln zurückgelegt haben, auf denen sie heute vorkommt. CARLQUIST (1966) hat am Beispiel einiger Asteraceen der Juan Fernandez Inseln im Südpazifik das Phänomen ausführlich beschrieben. So ist zum Beispiel der Pappus in den Gattungen *Centaurodendron* und *Yunquea*, aber auch bei *Scalesia* auf den Galápagos-Inseln (SCHILLING et al. 1994) sehr stark reduziert. Es handelt sich hierbei oft um Ausbreitungsmittel, die sehr stark auf abiotische Faktoren (z. B. Wind) angewiesen sind, die dazu führen können, daß ein großer Teil der gebildeten Diasporen bis ins Meer hinein verbreitet wird. Es erscheint plausibel anzunehmen, daß hier ein Selektionsdruck auf den Verlust von Fernausbreitungsmitteln vorhanden ist.

Zudem erfolgt nicht selten ein Übergang von Fremdbefruchtung zu Autogamie (z. B. *Centaurodendron*, *Centaurea* L. sect. *Cheirolophus* (CASS.) DC. auf den Kanarischen Inseln). Ob Apomixis überdurchschnittlich häufig auftritt, ist nicht bekannt.

Kleine Populationen mit großem Inzuchtanteil werden naturgemäß immer stärker homozygotisch und damit unflexibler in ihrer Reaktion auf Umweltveränderungen. Dies macht einen großen Anteil an der Verwundbarkeit von Inselökosystemen bei Einschleppung fremder Organismen auf alte Inseln aus.

Die Ausbildung von abweichenden Wuchsformen findet sich auch auf ganz andersartigen „Inseln“. Denn Höhlen, Binnenseen und Berggipfel sind ebenfalls als Inseln zu bezeichnen, allerdings im übertragenen Sinn. Auf die aus ökologischer Sicht wesentlichen Unterschiede hat ADSESEN 1995 hingewiesen. Während echte Inseln von Wasser umgeben sind, also durch eine Zone geringer Biodiversität in Bezug auf terrestrische Organismen von kontinentalen Artenpools getrennt sind, sind isolierte Berggipfel von Gebieten größerer Biodiversität umgeben. Binnenseen und Höhlen wiederum sind von Zonen geringer Biodiversität umgeben, wobei es keine kontinentalen Artenpools gibt. Diese rein ökologische Betrachtungsweise läßt die historische Dimension des Insellebens im Wesentlichen außer acht. Wie bei den üblichen von Wasser umgebenen Inseln ist hier immer zu fragen, für welche Organismen der betrachtete Lebensraum Inselcharakter hat. Wie der Grad der Isolation bei echten Inseln unter anderem vom Wasserstand des Meeres abhängt, so hängt auch der Inselcharakter der inselartigen Habitate von abiotischen Faktoren wie dem Klima ab. Ändern sich diese gravierend, kann die Verbreitungsbarriere zusammenbrechen, und die Bewohner der umliegenden Bereiche können die ehemalige Insel ungehindert besiedeln. Hierbei verdrängen sie die bereits dort wohnenden Organismen oder besetzen zumindest die noch freien ökologischen Nischen. Wie fragil Inselökosysteme sind, bezeugen die verheerenden Auswirkungen von Einführungen von Haustieren (z. B. Ziegen auf den Juan-Fernandez Inseln durch ihren Entdecker (QUINTANILLA-PEREZ 1983)). Auch auf küstennahen kontinentalen Inseln können biologische Invasionen alteingesessene Arten verdrängen, wie der Ersatz der heimischen *Rosa pimpinellifolia* durch die angepflanzte *Rosa pimpinellifolia* L. var. *altai-ca* (WILLD.) THORY auf Sylt belegt (WISSEMANN, mündl. Mitteilung).

Inselartige Lebensräume sind vor allem die gut untersuchten Inselberge (Tepuis) Venezuelas und auch die Berggipfel Ostafrikas. Hier finden sich ähnlich bizarre Lebensformen wie auf echten Inseln. Während die Inselberge Ostafrikas vor allem Lebensraum für die Riesen-Senecios (*Dendrosenecio*) und die Riesen-Lobelien bieten, haben die Tepuis vor allem Refugialcharakter. Unter anderem haben sich dort seltene altertümliche Compositen erhalten. Die Radiation der Gattung *Dendrosenecio* in Ostafrika ist von KNOX (1996) analysiert worden.

Inseln sind nicht nur Schauplatz adaptiver Radiation, sondern bieten auch altertümlichen Organismen eine Rückzugsmöglichkeit, wie die Kanarischen Inseln und Sokotra für den Drachenbaum (*Dracaena draco* (L.) L.), Neukaledonien für *Araucaria columnaris* (G. FORST.) HOOK. und die Norfolk-Inseln für *A. heterophylla* (SALISB.) FRANCO. So werden diese Inseln zu Zeugen vergangener Epochen der Erdgeschichte. Dies gilt gleichfalls, wenn auch für einen kürzeren Zeitraum, für die Gipfellagen der deutschen Mittelgebirge. Sie beherbergen Zeugen eiszeitlicher Vegetation, wie *Betula nana* L. oder *Thamnotia vermicularis* (SWARTZ) SCHAERER, die heute nicht mehr in der Lage sein dürften, von ihren rezenten Verbreitungsgebieten aus diese Habitate zu besiedeln. Azonale Vegetationstypen oder Landschaftsbestandteile, die sich nicht wie die übrigen Gebiete mit dem Großklima verändert haben, sind natürlich als Refugien prädestiniert; Kaltluft erzeugende Blockhalden (vgl. MOLENDIN in diesem Band) gehören mit Sicherheit zu ihnen. Dennoch ist Vorsicht angebracht. Der Inselcharakter der Blockhalden für die auf ihnen vorkommenden Pflanzen ist genau zu untersuchen. Mit Hilfe genetischer Untersuchungsmethoden sollte es möglich sein, Taxa, deren Präsenz auf historische, vikarie-

rende Prozesse zurückzuführen ist, von anderen Taxa zu unterscheiden, die durch Fernverbreitung (wiederholt?) eingewandert sind. Neben den wenigen Phanerogamen muß auch den Kryptogamen hierbei verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet werden.

Zusammenfassend betrachtet sind Inseln also, wenn sie neu besiedelt werden, häufig Zentren adaptiver Variation, wobei von den Besiedlern im Zuge ihrer Diversifizierung möglichst viele ökologische Nischen besetzt werden. Dabei gehen ihnen häufig die Fernverbreitungseinrichtungen verloren, und es kommt zu Änderungen in der Wuchsform. Bei aller Variation und Fremdartigkeit der Wuchsformen gibt es jedoch keine Belege dafür, daß sich aus solchen Gruppen völlig neuartige Organismen entwickelt hätten, die dann anschließend eine neue taxonomische Großgruppe hervorgebracht hätten. Die Pflanzen variieren lediglich ein gegebenes Thema, freilich mit viel Phantasie. Auf der anderen Seite sind Inseln auch Refugien. Durch ihre isolierte Lage bieten sie Organismen den Lebensraum, den diese auf den ausgedehnteren Landmassen bereits übermächtigen Konkurrenten überlassen mußten. Dringen solche Organismen auf Inseln ein, stören sie das ökologische Gleichgewicht empfindlich und lassen nicht selten reliktarre Arten aussterben.

Literatur

- ADSERSEN, H. (1995): Research on Islands: Classic, Recent, and Prospective Approaches. - in: VITOUSEK, P. M., LOOPE, L. L., ADSERSEN, H. (eds.): Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. - Berlin, Heidelberg, New York (Springer-Verlag), 7-21
- BALDWIN, B. G., KYHOS, D. W. & DVORAK, J. (1990): Chloroplast-DNA evolution and adaptive radiation in the Hawaiian silversword alliance. - Ann. Missouri Bot. Gard. **77**, 96-109
- BENOIT, I. L. (ed.) (1989): Red book on Chilean terrestrial flora (part one). - Santiago de Chile (CONAF)
- BÖHLE, U.-R., HILGER, H. H., MARTIN, W. F. (1996): Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). - Proc. Natl. Acad. Sci. USA **93**, 11740-11745
- CARLQUIST, S. (1965): Island life. - Garden City. New York (Natural History Press)
- CARLQUIST, S. (1966): The biota of long-distance dispersal. II. Loss of dispersability in Pacific Compositae. - Evolution **20** (1), 30-48
- CARR, G. D. (1990): *Argyroxiphium*, *Dubautia*, *Wilkesia*. - in: WAGNER, W. L., HERBST, D. R., SOHMER, S. H. (eds.): Manual of the flowering plants of Hawaii, Vol. 1. - Honolulu (University of Hawaii Press)
- COX, C. B., MOORE, P. D. (1987): Einführung in die Biogeographie.- Stuttgart (Gustav Fischer Verlag)
- DIAMOND, J. M., MAY, R. M. (1976): Island biogeography and the design of nature reserves. - in: May, R. M. (ed.): Theoretical ecology, Principles and Applications. - Oxford (Blackwell Scientific Publications), 163-186
- ELIASSON, U. (1995): Patterns of Diversity in Island Plants. - in: VITOUSEK, P. M., LOOPE, L. L., ADSERSEN, H. (eds.): Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. - Berlin, Heidelberg, New York (Springer-Verlag), 35-50
- FRANCISCO-ORTEGA, J., CRAWFORD, D. J., SANTOS-GUERRA, A., SA-FONTINHA, S. (1995): Genetic divergence among Mediterranean and Macaronesian genera of the subtribe Chrysantheminae (Asteraceae). - Amer. J. Bot. **82** (10), 1321-1328
- KANESHIRO, K. Y. (1995): Evolution, Speciation, and the Genetic Structure of Island Populations. - in: Vitousek, P. M., Loope, L. L., Adseren, H. (eds.): Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. - Berlin, Heidelberg, New York (Springer-Verlag), 23-33
- KNOX, E. B. (1996): What is the origin of the giant senecios in eastern Africa? - in: HIND, D. J. N. & BEENTJE, H. J. (eds.): Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994, vol. 1. - Kew (Royal Botanic Gardens), 691-703
- MES, T. H. M., BREDERODE, J. van, T'HART, H. (1996): Origin of the Woody Macaronesian Sempervivoideae and the Phylogenetic Position of the East African Species of *Aeonium*. - Botanica Acta **109**, 477-491
- PORTER, D. M. (1976): Geography and dispersal of Galápagos Islands vascular plants. - Nature, Lond. **264**, 745-746
- QUINTANILLA-PEREZ, V. (1983): Biogeografía. - Santiago de Chile (Instituto Geográfico Militar)
- RAIKOW, R. J. (1976): The origin and evolution of the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae). - Living Bird **15**, 95-117
- ROBERTSON, R. J. (1970): Evolutionary divergence in Hawaiian *Drosophila*. - Sci. Progr. Oxf. **58**, 525-538
- SCHILLING, E. E., PANERO, J. L., ELIASSON U. H. (1994): Evidence from chloroplast DNA restriction site analysis on the relationships of *Scalesia* (Asteraceae: Heliantheae). - Amer. J. Bot. **81**, 248-254

Anschrift des Autors: Prof. Dr. FRANK H. HELLWIG, Institut für Spezielle Botanik, Friedrich-Schiller-Universität Jena, D-04473 Jena, BR Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [BH_37](#)

Autor(en)/Author(s): Hellwig Frank H.

Artikel/Article: [Die Bedeutung von Inseln für die Evolution der Pflanzen 101-104](#)