

Endemismus – Von Pflanzen mit beschränktem Areal und ihren Geheimnissen

Jürg Stöcklin

Endemische Pflanzen sind Taxa (Arten, Unterarten, Gattungen oder Familien) mit einem beschränkten Verbreitungsgebiet. Endemiten sind meist selten und kommen häufig an isolierten Standorten vor, besonders auf Inseln, Berggipfeln oder in anderen spezialisierten Habitaten. Es gibt aber auch häufige Endemiten. Weil sich Endemismus auf verschiedene geographische Räume beziehen kann, gibt es auch Endemismen von Gebirgsketten, Kontinenten oder Florengebieten. Je nach Art und Zeit ihrer Entstehung werden unterschiedliche Typen von endemischen Arten unterschieden. Als Ursache für die Entstehung von Endemiten gibt es keine einzelne Erklärung, sondern verschiedene Faktoren können zu einem hohen Endemismus in einem Gebiet beitragen. Für den Biologen wirft der Endemismus interessante evolutionsbiologische Fragen auf, von denen einige hier anhand von Beispielen von ozeanischen Inseln, dem Mittelmeerraum und von Gebirgserhebungen wie den Alpen behandelt werden. Der auffällige Endemismus, den Darwin auf den Galápagos-Inseln feststellte, gab den Anstoss zur Entstehung seiner Theorie über den «Ursprung der Arten». Verbesserte Methoden und phylogenetische Rekonstruktionen adaptiver Radiationen von Pflanzengruppen aus Endemiten-Hotspots haben in letzter Zeit zu einem besseren Verständnis der Entstehung von Endemismen beigetragen.

Endemism – Plants with limited range and their secrets. Endemic plants are taxa (species, subspecies, genera or families) with a restricted distribution range. Endemics are usually rare and often occur in isolated locations, especially on islands, mountain tops or in other specialized habitats. But there are also frequent endemics. Because endemism may refer to different spatial scale, there are endemics of mountain ranges, continents or flora provinces. Depending on the nature and time of their emergence, different types of endemic species are distinguished. There is no single explanation for the genesis of endemics, but various factors can contribute to abundant endemism in a given area. For the biologist, endemism raises interesting questions on evolutionary biology, some of which are treated here using examples of oceanic islands, the Mediterranean, and mountain ranges such as the Alps. The striking endemism that Darwin found on the Galápagos Islands provided the impetus for his theory of the „Origin of Species“. Improved methods and phylogenetic reconstruction of adaptive radiations of plant groups from endemic hotspots have recently contributed to a better understanding on the emergence of endemism.

Endemismus ist ein häufig verwendeter Begriff mit einem besonderen Reiz, weil er Neugier weckt. Botanikerinnen und Botaniker sowie andere Biologen versprechen sich viel davon, wenn sie in Gebieten unterwegs sind, in denen eine grosse Zahl von endemischen Pflanzen oder Tieren vorkommt. Meistens wird die Erwartung nicht enttäuscht. Endemiten sind biologisch fast immer etwas Besonderes, in der Regel eher selten und deshalb wenig bekannt. Ausserdem sind Landschaften, die viele Endemiten aufweisen, oft auch besonders artenreich und allein schon deshalb faszinierende Reise- und Forschungsziele.

Trotzdem ist Endemismus ein nicht ganz einfach zu fassender Begriff, der sich auf das räumliche Vorkommen von Pflan-

Keywords

adaptive radiation, orogeny, local adaptation, oceanic islands, random drift

Adresse des Autors

Prof. Dr. Jürg Stöcklin
Botanisches Institut
Departement Umweltwissenschaften
Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel / Schweiz
juerg.stoecklin@unibas.ch

Angenommen 23. August 2018



Abb. 1: Augustin Pyramus de Candolle (1778–1841) war ein einflussreicher Schweizer Botaniker, ein Zeitgenosse von Georges Cuvier und Jean-Baptiste Lamarck. Er beschrieb als Erster den Endemismus bei Pflanzen. Abbildung aus wiki-media commons

zen, Tieren und anderen Organismen bezieht. Weil Verbreitungsareale von Organismen unterschiedlich gross sind, ist Endemismus räumlich betrachtet ein relativer Begriff. Die Zahl der Pflanzenarten, die weltweite Kosmopoliten sind, d. h. überall auf der Erde vorkommen, beträgt nur etwa 200, während mehr als 90 % aller Arten nur in einer einzigen Florenprovinz vorkommen, also für diese Florenprovinz endemisch sind (KRUCKENBERG & RABINOWITZ 1985). Konsequenterweise sind demnach je nach Betrachtungsweise bzw. je nach der räumlichen oder geographischen Bezugsgrösse fast alle Pflanzen endemisch. Oft wird Endemismus auch auf politische Einheiten (Länder, Provinzen) bezogen, was aus biologischer Sicht wenig sinnvoll ist, aber ein legitimes Argument für Schutzanstrengungen sein kann. So gilt z. B. *Androsace alpina* weder in der Schweiz noch in Frankreich, Italien oder Österreich als endemisch, ist aber ein Endemit der europäischen Alpen. Endemismus kann auch auf verschiedenen taxonomischen Ebenen definiert werden. Es gibt endemische Varietäten, Unterarten, Arten, Gattungen oder Familien und je nach taxonomischem Konzept ist die Interpretation, ob ein Taxon endemisch ist, verschieden. Klar ist, dass der biologische Stellenwert eines Endemismus umso mehr Gewicht hat, desto höher der jeweilige taxonomische Rang ist. Der Endemismus ist also schon rein wegen seiner relativen Natur ein nicht ganz einfach zu fassendes Phänomen, welches sich einer einfachen Erklärung entzieht. Nichtsdestotrotz, oder vielleicht gerade deswegen, ist die Beschäftigung mit dem Thema vielversprechend. Es wird schnell klar, dass sich daran ein beträchtlicher Teil der Biologie und Evolutionsgeschichte von Organismen abhandeln lässt.

Definitionen und Typen von Endemismus

Der erste, dem das Phänomen des Endemismus aufgefallen ist, der es benannt und sich darüber gewundert hat, war der aus Genf stammende Schweizer Botaniker Augustin Pyramus de Candolle (1778–1841) (Abb. 1). In seinem Werk über die geographische Verbreitung der Pflanzen schrieb er (DE CANDOLLE 1820): «Parmi les phénomènes généraux que présente l'habitation des plantes, il en est un qui me paraît plus inexplicable encore que tous les autres c'est qu'il est certains genres, certaines familles, dont toutes les espèces croissent dans un seul pays (je les appellerai, par analogie avec le langage médical, genres endémiques), et d'autres dont les espèces sont répartis sur le monde entier (je les appellerai, par un motif analogue, genres sporadiques).» De Candolle reflektiert hier über die mit Verwunderung gemachte Beobachtung europäischer Entdeckungsreisenden aus dem 16. bis 19. Jahrhundert, dass es eine Unzahl von Gewächsen gibt, die nur an wenigen Orten (Länder) der Erde vorkommen und oft sehr selten sind. Für De Candolle war dies nicht nur erstaunlich, sondern die Ursache dafür ein unverstandenes Geheimnis. Bis heute gilt unter Biologen die Frage, weshalb eine Art an einem Ort vorkommt oder



Abb. 2: *Daphne petraea* (Felsen-Seidelbast) ist eine seltene endemische Felspflanze der Südalpen. Illustration aus dem Atlas der Alpenflora (1882) von Anton Hartinger. Abbildung aus wikimedia commons

eben nicht, als eine der am schwierigsten zu untersuchenden Forschungsthemen.

Eine gängige und heute allgemein akzeptierte Definition von Endemismus lieferte MAJOR (1988): «Ein Taxon ist endemisch, wenn es aus historischen, ökologischen oder physiologischen Gründen nur in einem begrenzten Areal vorkommt.» Diese Definition macht deutlich, dass es sich bei Endemiten um Arten handelt, die im Vergleich zu den meisten andern in einem eher kleinen Areal vorkommen. Gleichzeitig betont MAJOR (1988), dass dafür ganz unterschiedliche Ursachen verantwortlich sein können. Demnach ist es eine Frage der jeweils gewählten räumlichen oder zeitlichen Skala, ob eine Art als endemisch bezeichnet wird. Wählt man eine erdgeschichtliche Perspektive, ist fast jede neu entstandene Art am Anfang endemisch, erobert sich dann ein mehr oder weniger grosses Areal und wird kurz vor ihrem Aussterben wieder zum Endemit, nämlich bevor ihre letzten Populationen lokal aussterben. Aus dieser Sicht ist der Endemismus eine Konstante der biologischen Vielfalt, Teil der allgegenwärtigen evolutiven Geschichte des Lebens auf unserer Erde.

Endemismus und Seltenheit

Die Vermutung liegt nahe, dass endemische Arten, die nur in einem räumlich begrenzten Areal vorkommen, selten und deshalb besonders gefährdet sind auszusterben. Oft wird deshalb gefordert, dass in Regionen mit einem hohen Endemitenanteil besondere Naturschutz-Anstrengungen notwendig sind. Ein Beispiel für eine seltene endemische Art ist der Felsen-Seidelbast, *Daphne petraea* LEYB., der gelegentlich in geringer Zahl in Felsritzen auf Dolomit in 700 bis 2000 Meter Höhe in den italienischen Provinzen Trentino und Brescia und in der Umgebung der oberitalienischen Seen (Ledro-, Idro- und Gardasee) vorkommt. Er steht als seltene Art unter europäischem Schutz (Abb. 2). Selten und damit stärker gefährdet als andere Arten ist eine Pflanze vor allem dann, wenn sie **1** ein sehr kleines Areal besitzt, **2** eine enge ökologische Nische besetzt, also ein Habitatspezialist ist, und **3** in sehr kleinen Populationen vorkommt. In der Tat ist dies für zahlreiche endemische Arten der Fall, und besondere Schutzanstrengungen sind dann angebracht.

Aber längst nicht alle Endemiten sind selten. Ein Beispiel ist *Sequoia sempervirens* (Küstenmammutbaum), die einzige Art der Gattung *Sequoia* aus der Familie der Cupressaceae. Die Art kommt nur an der Küste Nordkaliforniens und im Süden von Oregon (USA) vor, also in einem Areal, das wenige Tausend Quadratkilometer gross ist. Trotz dieses beschränkten Areals kommt die Pflanze in grossen, bestandbildenden Populationen in den dortigen Urwäldern vor. Die noch bestehenden Populationen dieser imposanten Art stehen heute unter Schutz, weil das wertvolle Holz der «Redwoods» früher intensiv genutzt wurde. Auch *Saponaria ocymoides* (Rotes Seifenkraut) ist keine seltene

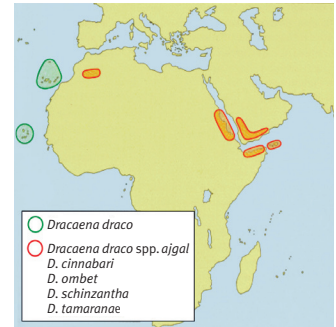


Abb. 3:

Oben: Heutige Verbreitung des paläo-endemischen Kanarischen Drachenbaums *Dracaena draco* und seiner nächsten Verwandten am Horn von Afrika (Karte nach POTT et al. 2003).

Unten: *Dracaena cinnabari* der Insel Sokotra (Horn von Afrika). Abbildung aus wikipedia commons



Abb. 4: *Welwitschia mirabilis*, eine monotypische Gymnosperme aus der Namibawüste im Süden Afrikas ist die einzige Art der Gattung *Welwitschia* aus der Familie der Welwitschiaceae. Die Pflanze ist ein lebendes Fossil, ein Paläoendemit, der bis heute überlebt hat. Abbildung aus wikipedia commons

Art, aber ihr Areal ist auf den Alpenraum und wenige Gebirge Südeuropas beschränkt, und sie ist demnach für dieses Gebiet endemisch.

Typen von Endemismus

Weil der Endemismus ein derart vielfältiges Phänomen ist, haben Biologen früh versucht, verschiedene Typen von Endemismus zu unterscheiden. Vielleicht die grundlegendste Unterscheidung bezieht sich auf das erdgeschichtliche Alter von Endemiten, die der deutsche Botaniker und Systematiker Adolf Engler eingeführt hat. Engler unterscheidet zwischen Paläo- und Neo-Endemiten (ENGLER 1882).

Paläo-Endemiten (auch Relikt-Endemiten genannt) sind erdgeschichtlich sehr alte, in der Regel systematisch isolierte Arten und monotypische Gattungen, die ursprünglich weit verbreitet waren, aber als Folge von Umwelt- und Klimaveränderungen im Verlauf der Erdgeschichte nur noch an Spezialstandorten vorkommen. Gute Beispiele sind reliktsche Arten der kanarischen Lorbeerwälder (z. B. der Farn *Woodwardia radicans*), die heute auf ein niederschlagsreiches Lokalklima angewiesen sind, aber im Tertiär unter den damals vorherrschenden warmfeuchten Klimabedingungen weit verbreitet waren. Auch der berühmte Kanarische Drachenbaum (*Dracaena draco*), der heute nur noch auf den Kanaren, den Kap Verden, Madeira und vereinzelt in Marokko vorkommt, ist ein Paläo-Endemit, ein reliktsches Überbleibsel der Tethys-Flora, damals ein verbreitetes Element der subtropischen Wälder, die vor mehr als 150 Mio. Jahren in ganz Nordafrika vorkamen. Der heute noch lebende nächste Verwandte des Drachenbaums ist ebenso isoliert und reliktsch noch auf der Insel Sokotra am Horn von Afrika (Abb. 3) zu finden. Ein berühmter Paläo-Endemit ist auch die zweiblättrige, reliktsche Gymnosperme *Welwitschia mirabilis* aus der Wüste Namibias, eine systematisch stark isolierte Pflanze aus einer Zeit, als nacktsamige Pflanzen die Vegetation der Erde dominierten (Abb. 4). Der bekanntere Ginkgo (*Ginkgo biloba*) ist ein ebensolcher Endemit, der heute aber weltweit als Zierbaum angepflanzt wird.

Im Gegensatz zu Paläo-Endemiten sind Neo-Endemiten erdgeschichtlich jüngere Arten oder Taxa, die sich aus weit verbreiteten häufigen Arten als Folge variabler Umweltbedingungen in sich überlappenden Arealen (sympatrisch) oder an voneinander isolierten Standorten (allopatrisch) entwickelt haben. Typischerweise handelt es sich dabei um die zahlreichen, nah verwandten Arten einer Gattung auf ozeanischen Insel-Gruppen (z. B. *Echium*- oder *Argyranthemum*-Arten der Kanaren), auf verschiedenen Berggipfeln (*Dianthus*-Arten der Alpen) oder aus den weiträumigen Steppengebieten Zentralasiens (*Astragalus*-Arten). Bei solch jüngeren, nahverwandten, oft nur geringfügig verschiedenen Arten spricht man auch von adaptiven Radiationen, womit gemeint ist, dass solche neo-endemische Arten

durch natürliche Selektion entstanden sind und sich dabei infolge der Anpassung an unterschiedliche Umweltverhältnisse in erdgeschichtlich kurzer Zeit auseinander entwickelt haben. Neben Anpassungsprozessen können solche durch Differenzierung entstandene Arten auch durch Isolation und Gründereffekte in kleinen Populationen entstanden sein, z. B. als Folge von Fernverbreitung auf voneinander isolierten Meeres- oder Gebirgsinseln. Die Artunterschiede sind dann demzufolge vorwiegend zufälliger Natur, d. h. eine Folge von genetischer Drift, wobei Ausbreitungsbarrieren dabei eine wichtige Rolle spielen.

Die intensive Auseinandersetzung mit den Entstehungsmechanismen von Endemiten, insbesondere der Rolle von allgegenwärtigen Polyploidisierungsprozessen bei Pflanzen, führte zu einer erweiterten Definition von Typen von Endemismus. FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) und STEBBINS & MAJOR (1965) führten die Begriffe Patro-, Apo- und Schizo-Endemiten ein.

Als Patro-Endemiten werden diploide Arten mit beschränktem Areal bezeichnet, die als Ursprungsarten für jüngere, aber weitverbreitete polyploide Sippen gelten. Taxonomisch sind die aus den diploiden Arten hervorgegangenen jüngeren, polyploiden Sippen oft wenig differenziert und oft schwer unterscheidbar. Die Vervielfachung der Chromosomenzahl wird als Voraussetzung für die breitere ökologische Nische solcher Artkomplexe und damit als Ursache ihrer grösseren Verbreitung im Vergleich zu den diploiden, endemischen Ausgangssippen angesehen. *Pinguicula corsica* ist eine solche diploide endemische Art, die nur in der montanen und alpinen Gebirgsstufe der Insel Korsika vorkommt. Die weit verbreiteten Arten dieser Gattung sind alle durch Polyploidisierung entstanden (THOMPSON 2005). Ein ähnliches Beispiel ist *Dactylis glomerata*. Von dieser Art existieren im Mittelmeerraum 9 endemische diploide Unterarten, alle in einem sehr beschränkten Areal an unterschiedlichen Orten im Mittelmeerraum. Die drei weitverbreiteten kosmopolitischen Unterarten von *Dactylis glomerata* sind demgegenüber jüngeren Datums und alle tetraploid (LUMARET et al. 1987).

Umgekehrt handelt es sich bei Apo-Endemiten um polyploide Arten mit begrenzter Verbreitung, die von weitverbreiteten diploiden Sippen abstammen, wobei die Ausgangsarten gegebenenfalls auch ausgestorben sein können. Als Beispiel lässt sich hier die in Südeuropa und Nordwestafrika weitverbreitete diploide Sippe *Plantago subulata* nennen, aus welcher zahlreiche endemische polyploide Varietäten im Atlasgebirge und auf Korsika entstanden sind (THOMPSON 2005).

Als Schizo-Endemiten schliesslich werden Arten mit begrenztem Verbreitungsgebiet bezeichnet, die durch Fragmentierung aus Vorläufern weitverbreiteter Arten entstanden sind. Oft handelt es sich dabei um zahlreiche, in mehreren Teilgebieten (disjunkt) vorkommende und nah verwandte Arten mit derselben Chromosomenzahl, die durch Radiationen entstanden sind. Das Alter solcher Schizo-Endemiten kann sehr unter-

schiedlich sein, wobei in der Regel die morphologische und genetische Differenzierung zwischen den Sippen umso größer ist, je länger die Divergenz zurückliegt (STEBBINS & MAJOR 1965). Ein bekanntes Beispiel für Schizo-Endemismus sind die Darwin-Finken der Galápagos-Inseln, die sich als Folge unterschiedlichen Futters (Samen) morphologisch in der Form und Stärke ihrer Schnäbel unterscheiden (GRANT & GRANT 2008). Ebenfalls berühmt ist die gut untersuchte adaptive Radiation der kanarischen *Aeonium*-Arten (LÖSCH 1990). Im Mittelmeerraum sind Arten aus der Gattung *Scabiosa* (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA 1984), *Pinus*-Unterarten (QUÉZEL & MÉDAIL 2003) oder verschiedene Arten und Unterarten der Gattung *Cyclamen* (DEBUSSCHE et al. 2004) gut dokumentierte Beispiele für Schizo-Endemismus.

Die unterschiedlichen Typen von Endemiten weisen deutlich darauf hin, dass Endemismus kein einheitliches Phänomen ist, und sich deshalb auch nicht auf eine einzige Ursache zurückführen lässt.

Ursachen und Vorkommen von Endemismus

Es gibt also wie ausgeführt keinen einzelnen Erklärungsmechanismus für die Existenz endemischer Taxa (KRUCKENBERG & RABINOWITZ 1985). Die opportunistische Entstehung von neuen Arten und deren allmähliches Verschwinden durch Aussterben ist hingegen eine Konstante der Erdgeschichte (HOBÖHM 2014). Allein schon diese Tatsache hat zur Folge, dass es Arten mit begrenzten Arealen geben muss. Zusätzlich gibt es aber einige Faktoren, welche die Entstehung und die Häufigkeit von Arten mit beschränkten Arealen begünstigen (THOMPSON 2005, HOBÖHM 2014). Dazu gehören insbesondere:

- > ungewöhnliche abiotische und biotische Umweltbedingungen, die sehr lokal auftreten und erfordern, dass Pflanzen spezielle Anpassungen ausbilden müssen, um an solchen exponierten Standorten zu überleben (Schwermetalle in Böden, extreme Nährstoffarmut z. B. auf Mooren, trockene Felsstandorte, kalte Lebensräume mit kurzer Vegetationszeit etc.),
- > geographische Barrieren und isolierte Habitate, welche der Ausbreitung Grenzen setzen wie hohe Berge oder isolierte Inseln im Ozean,
- > kleinräumig und kurzzeitig variable biotische und abiotische Umweltbedingungen wie sie durch Glazialzeiten, Trockenperioden und ähnliches verursacht werden,
- > über lange erdgeschichtliche Zeiträume sehr konstante öko-klimatische Bedingungen auf Kontinenten, welche die Entstehung evolutionärer Hotspots begünstigen.

Typische Eigenschaften endemischer Pflanzen gibt es kaum (MAJOR 1988, LAVERGNE et al. 2004). Gewiss, bei vielen Endemiten handelt es sich um stresstolerante Arten, die in extremen

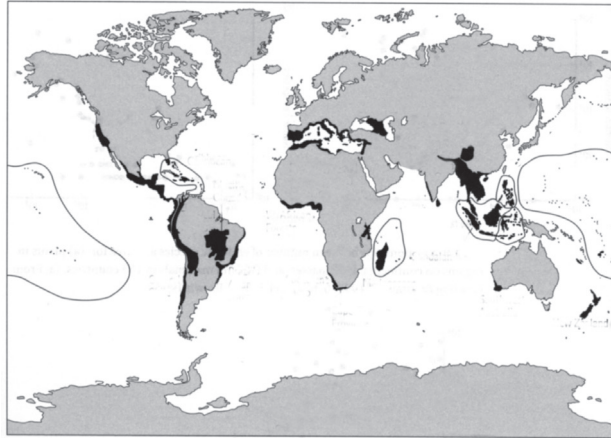
Habitaten vorkommen (Küsten, Felsen, Kalk-Felsschutt, hohe Gebirge). Trotzdem lassen sich endemische Pflanzen kaum anhand gemeinsamer morphologischer, reproduktiver oder öko-physiologischer Merkmale beschreiben. Am ehesten noch findet sich eine Tendenz zur beschränkten Ausbreitungsfähigkeit, die einher geht mit der eingeschränkten Arealgrösse der Endemiten.

Pflanzengeographisch lässt sich das globale Vorkommen von Endemiten anhand einiger weniger Muster beschreiben (GASTON & SPICER 2004). So nimmt die Häufigkeit von Endemiten kontinuierlich zu, je grösser das betrachtete geographische Gebiet ist (Arten-Areal-Beziehung). Hingegen nimmt diese Häufigkeit mit dem Breitengrad ab, also je näher man den Polen kommt. Schliesslich nimmt die Häufigkeit von Endemiten mit der Gesamtartenzahl in einem Gebiet zu.

Der Endemiten-Reichtum in einem geographischen Gebiet (Insel, Gebirge, Land etc.) wird oft entweder mit der absoluten Zahl von endemischen Sippen oder mit dem Prozentanteil der Endemiten an der Gesamtzahl aller Arten angegeben. Gelegentlich wird auch die Endemiten-Dichte, welche mit Hilfe von Arten-Arealkurven berechnet werden kann, als Mass für Endemismus herangezogen. Für Vergleichszwecke sind solche Zahlen allerdings verfänglich, weil sie abhängig sind von der Grösse eines Gebiets und der vorhandenen Artenvielfalt. Für einen objektiveren Vergleich kann der Bykow-Index (BYKOW 1979, MAJOR 1988) herangezogen werden, der Auskunft darüber gibt, ob der Endemiten-Anteil in einem Gebiet durchschnittlich, besonders hoch oder tief ist. Eine Analyse mit diesem Index für Europa ergibt, dass der Endemiten-Reichtum in Nordeuropa unterdurchschnittlich ist und nach Süden hin (Spanien, Italien, Balkan) deutlich zunimmt, wobei Gebirgsregionen und Inselregionen (Kanaren, Zypern und Griechenland) überdurchschnittlich reich an Endemiten sind (BRUCHMANN 2010).

Die Arten- und Endemitenvielfalt auf der Erde ist also nicht gleichmässig verteilt (HOBBOHM 2014). MYERS et al. (2005) beschrieben weltweit 25 Biodiversitäts-Hotspots, in welchen 44 % aller Gefässpflanzen und 35 % aller Arten von vier Wirbeltiergruppen vorkommen, und die alle eine aussergewöhnlich hohe Konzentration endemischer Arten aufweisen. Diese 25 Hotspots umfassen nur 1.4 % der Landfläche der Erde (Abb. 5). Fünfzehn dieser Hotspots sind tropische Wälder, fünf gehören zum Typ mediterraner Klimata und neun der Hotspots bestehen nur aus Inseln. In solchen Hotspots müssen die oben erwähnten Ursachen für Endemismus gehäuft auftreten. Besonders isolierte Inseln im Ozean, aber auch Gebirgsmassive und voneinander isolierte Bergspitzen, sind oft durch besonders viele endemische Arten ausgezeichnet.

Abb. 5: Die weltweit 25 artenreichsten Biodiversitäts-Hotspots mit hohem Endemismus (nach MYERS et al. 2000). In diesen Hotspots (schwarz) kommt auf 1.4 % der Erdoberfläche über 40 % der pflanzlichen Artenvielfalt vor.



Inselendemismus

Die höchsten Prozent-Anteile an endemischen Arten finden sich auf vulkanischen Inseln im Ozean (FREY & LÖSCH 2010). Auf solchen Inseln nimmt der Anteil endemischer Arten generell mit der Artendichte zu, aber die Ursachen für die Gesamtartenzahl sind vielschichtig (HOBÖHM 2000). Nicht nur die Entfernung vom Festland, sondern auch die Grösse, das Alter und die Entstehungsgeschichte der Inseln spielen eine wichtige Rolle. Auf vulkanischen Gruppen von Inseln mit unterschiedlichem Alter, die weit entfernt vom Festland sind, ist der Endemismus am grössten (Tab. 1). Ein spektakuläres, aber typisches Beispiel eines solchen Endemismus ist die Diversifizierung der Gattung *Echium* auf den Kanarischen Inseln (KLOTZ 1959, STÖCKLIN 2011, Abb. 6). Auf den sieben Vulkaninseln dieses Archipels ist diese Gattung mit 24 eng verwandten, endemischen Arten vertreten. Auf Grund molekularer Befunde ist bekannt, dass das Vorkommen der Gattung auf diesen Inseln durch ein einziges Kolonisierungsereignis mit einer krautigen *Echium*-Art vom Festland her begründet werden kann. Diese Besiedlung hat vermutlich schon bald nach Entstehung der ersten Vulkaninsel vor ungefähr 20 Mio. Jahren stattgefunden. Später entstandene Inseln wurden dann von den bereits besiedelten Inseln aus kolonisiert, nicht erneut vom Festland her. Verantwortlich für die Fernausbreitung von Arten der Gattung *Echium* dürften Vögel sein, da die Ausbreitung gegen die vorherrschenden Wind- und Meerwasserströmungen stattgefunden hat. Im Verlauf weniger Mio. Jahre entstanden auf den Kanaren zahlreiche neue *Echium*-Arten. Im Unterschied zu den krautigen Arten des europäischen Festlands handelt es sich dabei fast ausschliesslich um mehrjährige Holzpflanzen oder Riesenstauden mit verdickten Pfahlwurzeln und einem kurzen Stamm, die auch als Rosettenbäume bezeichnet werden (BÖHLE et al. 1996; Abb. 6). Die intensivste Entstehung neuer Arten in der Gattung *Echium* auf den Kanaren fällt zusammen mit deutlichen Klimaveränderungen, nämlich der Entstehung kalter Meeresströmungen während dem Plio-

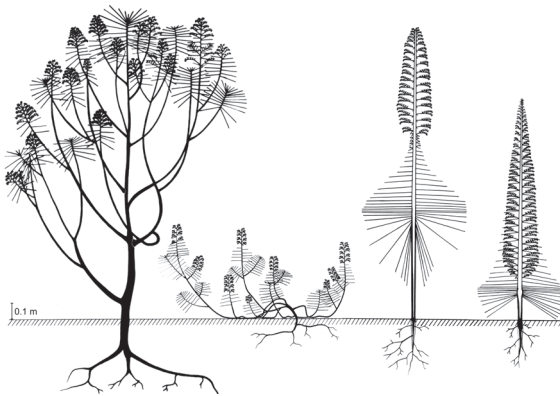


Abb. 6: Typische Wuchsformen verholzter Arten aus der Gattung *Echium* auf den Kanaren.

Von links nach rechts:

E. giganteum (Tenerife)

E. onosmifolium (Gran Canaria)

E. simplex (La Palma)

E. wildpretii (Tenerife)

Verändert nach KLOTZ 1959, aus STÖCKLIN 2011

zän (vor ca. 4 Mio. Jahren) und einer ausgeprägten Saisonalität während des Pleistozäns (vor ca. 1.8 Mio. Jahren), beide begleitet von intensiven Trockenperioden (GARCIA-MAROTO et al. 2009). Die jüngsten *Echium*-Arten der Kanaren sind nur rund 0.5 Mio. Jahre alt. Die grossen morphologischen Unterschiede zwischen den *Echium*-Arten der kanarischen Inseln stehen im Kontrast zur geringen molekularen Differenzierung zwischen Arten auf den verschiedenen Inseln. Das lässt sich so erklären, dass die Entstehung der meisten dieser endemischen Arten eine direkte Folge der Besiedlung neu entstandener Inseln durch Vulkantätigkeit war. Neben Anpassungen an unterschiedliche Habitate dürften Zufallsprozesse während der Besiedlung neuer Inseln eine beträchtliche Rolle bei der Diversifizierung der Gattung *Echium* gespielt haben, da morphologisch ganz unterschiedliche Arten auch in vergleichbaren Habitaten der verschiedenen Inseln vorkommen.

Was erklärt nun den hohen Endemiten-Anteil ozeanischer Inseln? Diese sind oft relativ jung, meistens vulkanischen Ursprungs und durch ihre Distanz vom Festland biologisch sehr

Tabelle 1: Häufigkeit von Endemismus auf Inseln im Ozean (nach FREY & LÖSCH 2010)

Insel bzw. Archipel	Endemiten in %	Distanz zum Festland (km)
Fernando Po (= Bioko)	12.0	100
Kanarische Inseln	53.3	170
Sao Tomé	19.4	250
Kapverdische Inseln	15.0	500
Juan Fernandes	66.7	750
Madeira	10.5	970
Galápagos-Inseln	40.9	1120
Azoren	36.0	1450
St. Helena	88.9	1920
Hawaii-Inseln	94.4	4400
Marquesas-Inseln	52.3	6000



Abb. 7:

Oben *Echium wildpretii*

Unten *Echium auberianum*

Beide Arten sind mehrjährig und kommen nur auf Teneriffa, Las Cañadas del Teide vor. *E. wildpretii* ist eine Riesenstaude, die nur einmal blüht, während *E. auberianum* mehrmals blüht, bevor sie abstirbt.

Fotos J. Stöcklin

isoliert. Kolonisierende Pflanzen und Tiere, die auf solche Inseln gelangen können, haben besondere Ausbreitungsfähigkeiten und bilden eine disharmonische Flora und Fauna, d. h. sie sind kein Abbild der biologischen Vielfalt des Festlands und zumindest zu Beginn der Besiedlung deutlich weniger divers. Die erfolgreichen Kolonisten finden gleichzeitig auf den Inseln sehr spezielle Umweltbedingungen vor, was dazu beiträgt, dass Anpassungsprozesse rasch und intensiv ablaufen. Dies ist auch der Grund dafür, weshalb die beobachtete Vielfalt auf ozeanischen Inseln für die Entstehung und Weiterentwicklung der Evolutionstheorie eine besondere Rolle gespielt hat und spielt (DARWIN 1859, BEIERKUHNLEIN et al. 2011, WARREN et al. 2014). Auf ozeanischen Inseln sind Nährstoffe anfänglich begrenzt, weil die Böden jung und wenig verwittert sind. Bestäuber, Konkurrenten und Frassfeinde hat es vergleichsweise wenig oder sie fehlen gänzlich, da durch die Entfernung vom Festland nur eine beschränkte Zahl von Arten überhaupt in der Lage ist, solche Inseln zu besiedeln. Zahlreiche ökologische Nischen, die auf dem Festland besetzt sind, sind frei und können kolonisiert werden. Wie das Beispiel *Echium* und viele andere zeigen, entsteht aus krautigen Neusiedlern rasch eine grosse Bandbreite von Wuchsformen, die unterschiedliche Habitate besetzen können. Konkurrenz spielt dabei gemäss der Theorie adaptiver Radiationen eine doppelte Rolle (SCHLUTER 2000). Innerartliche Ressourcenkonkurrenz nach einer Kolonisierung begünstigt die ökologische Diversifizierung einer Art, während die geringe zwischenartliche Konkurrenz in unterbesetzten ökologischen Nischen deren Besiedlung durch neuentstandene Wuchsformen begünstigt. Molekulare Analysen haben gezeigt, dass endemische Gattungen ozeanischer Inseln oft monophyletisch sind, d. h. auf ein einziges Kolonisierungsereignis zurückzuführen sind. SILVERTOWN (2004) argumentiert, dass sich dies durch die oben beschriebenen Konkurrenz-Phänomene erklären lässt. Unterschiedliche ökologische Nischen werden rasch besetzt und in der Folge schränkt Konkurrenz den Erfolg später ankommender Kolonisten ein. Die Evolution von verholzten Wuchsformen bei zahlreichen Pflanzenfamilien aus krautigen Arten ist dann auch eines der auffälligsten Merkmale des Insel-Endemismus (LENS et al. 2013). Nicht zuletzt ist diese Tendenz zur Verholzung ein Grund dafür, weshalb solche Inseln für Biologen und Reisende so faszinierend sind. Auf den Kanaren lässt sich die Tendenz zur Verholzung nicht nur in der Gattung *Echium*, sondern bei insgesamt 15 Gattungen verschiedener Familien beobachten (z. B. *Aeonium*, *Argyranthemum*, *Crambe*, *Descurainia*, *Sonchus*), während auf den Galápagos-Inseln die Gattung *Scalesia* und *Opuntia* gute Beispiele für die insulare Verholzungs-Tendenz darstellen (Abb. 8). Neben der Besiedlung neuer ökologischer Nischen spielt bei Pflanzen auch die Selektion für Langlebigkeit als Folge der Armut von Bestäubern und die Vermeidung von Inzucht durch die sekundäre Evolu-

tion von Fremdbestäubung eine Rolle (BÖHLE et al. 1996). Aus demselben Grund ist der Anteil diözischer Pflanzenarten auf Inseln besonders hoch, weil selbst-kompatible Arten bei der Kolonisierung von Inseln zwar einen Vorteil haben («Bakers law», BAKER 1955), in der Folge jedoch durch Inzucht benachteiligt sind, was einen Selektionsdruck für Fremdbestäubung und damit die Entstehung von getrenntgeschlechtlichen Arten auslöst.

Pflanzenendemismus auf Galápagos und Darwins Origin of Species

Die Galápagos-Inseln sind bekannt für ihren Endemiten-Reichtum und dieser spielte eine massgebliche Rolle bei der Entstehung von Darwins Theorie über die Entstehung der Arten (DARWIN 1859). Pflanzen hatten dabei eine besondere Rolle inne. Während seiner fünfjährigen Schiffsreise auf der «Beagle» sammelte Darwin auf Anregung des Botanikers John S. Henslow, einem bedeutenden Pflanzengeographen bei welchem Darwin das botanische Handwerk lernte, über 1400 Gefäßpflanzen, davon allein über 200 während seines kurzen Aufenthalts auf den Galápagos-Inseln. Diese einzigartige Sammlung von Pflanzen des Galápagos-Archipels wurde später von J.D. Hooker bearbeitet, dem späteren Direktor des Königlichen Botanischen Gartens in Kew, mit welchem Darwin als erster seine Ideen über die Veränderung von Arten teilte. Darwin hatte auf Galápagos die Pflanzen nach Inseln separiert gesammelt, ganz im Unterschied zu den Vögeln, weshalb er die ihm bekannten Fakten über die unterschiedlichen Finkenarten des Archipels erst später einzuordnen verstand. Hooker beschrieb 78 der auf den Galápagos gesammelten Pflanzenarten als neu und analysierte die engen biogeographischen Beziehungen der Galápagos-Flora zum süd-amerikanischen Festland. Sensationell für Hooker und Darwin war die Erkenntnis, dass mehr als 50 % der Arten nirgendwo sonst auf der Erde vorkommen, also Endemiten sind, viele davon beschränkt auf einzelne Inseln (Tab. 2; HOOKER 1851 a, b). Es gibt auf den Galápagos-Inseln sieben endemische Pflanzengattungen und 19 Gattungen, die adaptiv diversifiziert sind. Die Gattung *Scalesia* (Asteraceae) ist mit 19 endemischen Sippen das spektakulärste Pflanzenbeispiel einer adaptiven Radiation auf den Galápagosinseln, gefolgt von den Feigenkakteen (*Opuntia*) mit 14 endemischen Sippen. Hooker beschrieb und diskutierte mit Darwin die Anpassungen, welche den Pflanzen der verschiedenen Familien erlaubt haben könnten, auf die isolierten Inseln zu gelangen. Die Ergebnisse Hookers waren für Darwin eine wichtige Bestätigung von Ideen, die ihm auf Grund seiner Beobachtungen über das Vorkommen von Tieren auf den Inseln gekommen waren, und sie spielten deshalb für die Formulierung seiner Evolutionstheorie über die Entstehung neuer Arten eine entscheidende Rolle (STÖCKLIN 2009). Der bei Pflanzen festgestellte Endemismus lieferte Darwin neben demjenigen von



Abb. 8: Baumförmige, verholzte Vertreter bei Insel-Endemiten in Gattungen, die auf dem Festland krautig oder strauchförmig sind.

Oben *Sonchus canariensis*, Teneriffa, verwandt mit unserer Gänsedistel

Mitte *Scalesia pedunculata*, Santa Cruz, Galápagos, verwandt mit der Sonnenblume

Unten *Opuntia echios* var. *gigantea*, Santa Cruz, Galápagos

Fotos J. Stöcklin

Tabelle 2: Anzahl Pflanzenarten auf vier von Darwin während seiner Reise auf dem Galápagos-Archipel besuchten Inseln mit Angaben über ihren endemischen Charakter (Tab. aus HOOKER 1851b).

Name der Insel	Gesamt- artenzahl	Endemisch für den Galápagos-Archipel	Endemisch nur auf einer Insel	Endemisch auf mehreren Inseln
Charles Insel	96	47	32	13
James Insel	100	48	38	10
Albemarle Insel	47	27	20	7
Chatham Insel	40	21	17	4
Archipel	253	123	107	16

Vögeln, Schildkröten und Eidechsen gewichtige Argumente, um seine Theorie gegenüber Skeptikern zu begründen und zu verteidigen.

Endemismus im Mittelmeerraum

Der Mittelmeerraum gehört mit einem Anteil von rund 60 % an endemischen Pflanzen zu einem der reichsten Biodiversitäts-hotspots der Erde (Abb. 9). Die allermeisten dieser endemischen Arten besiedeln nur ein sehr kleines Areal, viele kommen nur auf isolierten Inseln oder an Spezialstandorten vor (Abb. 10). Es sind wie oben bereits erwähnt oft erdgeschichtlich junge Schizo-Endemiten, welche den hohen Endemiten-Anteil im Mittelmeerraum erklären (Abb. 11).

Zum Teil widerspiegelt das Verteilungsmuster und das heutige Vorkommen der Endemiten die komplexe Erdgeschichte in diesem Raum. In der Vergangenheit kam es durch tektonische Verwerfungen verschiedentlich zu Landbrücken zwischen Festland und heutigen Inseln oder zwischen diesen. Diese Landbrücken verschwanden später durch den Anstieg des Meeresspiegels, und zusammenhängende Areale von Arten wurden getrennt und voneinander isoliert. Das Vorkommen von Endemismus im westlichen Mittelmeer auf den Inseln der Balearen und im Tyrrhenischen Meer zeigt beispielhaft diese komplexen Veränderungen in der Geologie (THOMPSON 2005). Die Balearen werden durch das Vorkommen von Arten in eine westliche und östliche Inselgruppe geteilt. Die dortigen endemischen Arten kommen meistens nur auf einer oder wenigen Inseln jeweils einer der beiden Inselgruppen vor. Auf der östlichen Inselgruppe gibt es zusätzlich eine grosse Zahl von Endemiten, die auch auf Korsika und Sardinien vorkommen – Inseln, die zu einer geologischen Mikroplatte im Tyrrhenischen Meer gehören. Umgekehrt findet man auf den westlichen Inseln der Balearen Paläo-Endemiten, die auch im östlichen Teil der Iberischen Halbinsel wachsen. Diese Muster des Endemismus sind ein Produkt von heute nicht mehr existierenden Landverbindungen. Auf den Inseln im Tyrrhenischen



Abb. 9: Biodiversitäts-Hotspots im Mittelmeerraum mit einem Endemitenanteil grösser als 10 % in der lokalen Flora (nach THOMPSON 2005).

Meer gibt es zahlreiche disjunkte Vorkommen von Endemiten (Verbreitung in zwei oder mehr voneinander getrennten Teilarealen, in diesem Fall Inseln), die den zeitlichen Verlauf der Fragmentierung dieser Mikroplatte widerspiegeln.

Die an Endemiten reiche Gattung *Erysimum* (SNOGERUP 1967) oder *Nigella* (STRID 1970) auf den zahlreichen kleinen und grösseren Inseln in der Ägäis sind Beispiele dafür, wie in kleinen, räumlich voneinander isolierten Populationen eine Differenzierung in zahlreiche Arten und Unterarten stattgefunden hat. Dabei haben sowohl ökologische Prozesse, d.h. Selektion und Anpassung an besondere Umweltbedingungen, als auch genetische Drift, d.h. zufallsbedingte Variabilität, eine Rolle gespielt. Zufallsdrift wird nicht nur in kleinen Populationen, sondern auch durch Isolation und das Fehlen von permanenten Samen-

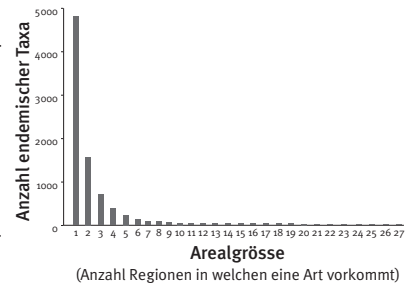


Abb. 10: Häufigkeitsverteilung von Mittelmeer-Endemiten entsprechend ihrem Vorkommen in einer oder mehreren Regionen des Mittelmeerraums (nach THOMPSON 2005).

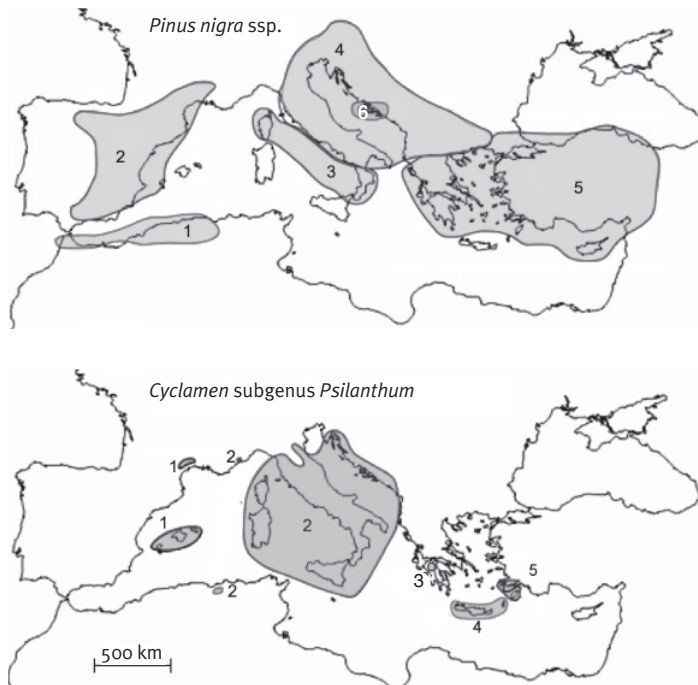


Abb. 11: Beispiele für Schizo-Endemismus im Mittelmeerraum. Fragmentierung und Differenzierung in mehrere endemische Taxa in verschiedenen Teilen des ursprünglichen Areals (nach THOMPSON 2005).

Oben

Pinus nigra Unterarten:

- 1 ssp. *mauretanica*
- 2 ssp. *salzmannii*
- 3 ssp. *laricio*
- 4 ssp. *nigra*
- 5 ssp. *palasiana*
- 6 ssp. *dalmatica*

Unten

Cyclamen subgenus *Psilanthum*:

- 1 *Cyclamen balearicum*
- 2-5 Verschiedene Unterarten von *Cyclamen repandum*:
- 2 ssp. *repandum*
- 3 ssp. *peloponnesiacum*
- 4 ssp. *creticum*
- 5 ssp. *rhodense*

banken an Felsstandorten begünstigt. Ökologische Differenzierung durch Selektion wird ermöglicht durch unterschiedliche Meereshöhen und so unterschiedliche Umweltbedingungen wie durch Gischt exponierte Meeresklippen oder weitab vom Meer gelegene trockene Inlandfelsen. Es sind solche, kleinräumig unterschiedliche Umweltverhältnisse, welche zur Entstehung von Schizo-Endemiten durch adaptive und nichtadaptive Radiation führen. Das ägäische Meer und seine Inseln sind ein Ort mit spektakulären Felsformationen und einer Vielzahl von spezialisierten Felspflanzen. Fast jede Schlucht, jede Felsklippe besitzt eine eigene Artengarnitur und dort finden sich viele Raritäten, schrieb POLUNIN (1980). Allein in der Ägäis gibt es 60 obligate Felspezialisten, davon 50 auf Kalk.

Höheneffekte und Endemismus auf Kreta

Kreta ist die fünftgrösste Insel im Mittelmeer und ein weiterer Biodiversitätshotspot im Mittelmeer. Auf der Insel gibt es drei Gebirge mit mehr als 50 Gipfeln, die zwischen 2000 und 2500 m Höhe ü. M. erreichen. Die kretische Flora geht auf eine alte Kontinentalflora zurück, die zwischen 10 und 5 Mio. Jahren vor heute allmählich vom Festland isoliert wurde. Von den 1825 Arten der kretischen Flora sind 70 % mediterran, 20 % haben irano-turanischen Ursprung und immerhin 194 (10.6 %) sind endemisch und 158 (8.7 %) subendemisch (Arten, die nicht nur auf der Insel Kreta, sondern auch auf benachbarten Inseln vorkommen). Eigentliche Gebirgsarten gibt es in dieser alten Kontinentalflora nicht. Auf Kreta nimmt der Artenreichtum der Flora mit der Höhe kontinuierlich ab, und dies gilt auch für die subendemischen Arten, die zur Hauptsache nicht auf Kreta entstanden sind. Die endemischen Arten sind hingegen auf mittlerer Höhe am häufigsten und der Anteil endemischer Arten nimmt von unten her mit zunehmender Höhe rasch zu und erreicht an den höchsten Standorten fast 50 % (Abb. 12). Dieses Muster ist bemerkenswert, weil es in der Flora von Kreta keine weitverbreiteten Gebirgsarten gibt. Die Zunahme endemischer Arten mit der Höhe hat sich offenbar erst als Folge der kretischen Gebirgsbildung entwickelt, die erst einsetzte, nachdem die kretische Flora vom Festland isoliert wurde. Die Gebirgsbildung führte dann offenbar v. a. auf mittlerer Höhe über Meer zu einer Diversifizierung und zur Entstehung von kretischen Lokal-Endemiten. Durch Anpassung an die Umweltbedingungen in grosser Meereshöhe waren diese neuentstandenen Arten zunehmend in der Lage, höher gelegene Habitate zu besiedeln. Paläo-endemische Florenelemente Kretas (subendemische Arten) konnten sich demgegenüber kaum in höhere Lagen hin ausbreiten und sich an die damit verbundenen Umweltveränderungen anpassen (TRIGAS et al. 2013). Die Bedeutung von Gebirgshebungen für die Entstehung von Arten ist mittlerweile für alpine Arten gut nachgewiesen (HUGHES & ATCHISON 2015, BOUCHER et al. 2016).

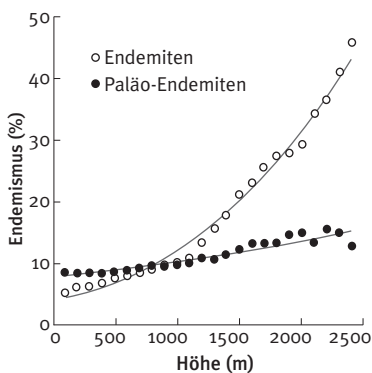


Abb. 12: Zunahme des Endemiten-Anteils (%) mit der Höhe ü. M. auf Kreta. Bei den Endemiten handelt es sich um Arten, die nur auf der Insel Kreta vorkommen, während Paläo-Endemiten auf mehreren Inseln vorkommen können und erdgeschichtlich ältere Arten sind (nach TRIGAS et al. 2013).

Endemismus in Gebirgen

Gebirge sind Inseln, umgeben von einem Meer aus Tiefland, und Gebirge lassen sich deshalb durchaus mit den Bedingungen auf ozeanischen Inseln vergleichen. In Gebirgen nimmt mit der Höhe die Temperatur ab, die Dauer der Schneebedeckung zu und wetterbedingte Verhältnisse ändern sich rasch. Die topographische, edaphische und klimatische Hetero-

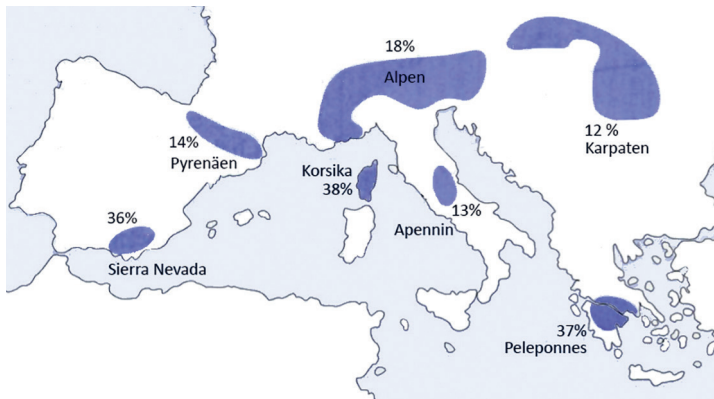


Abb. 13: Anteil (%) endemischer Pflanzenarten in Gebirgen des südlichen Europas (nach FAVARGER 1972).

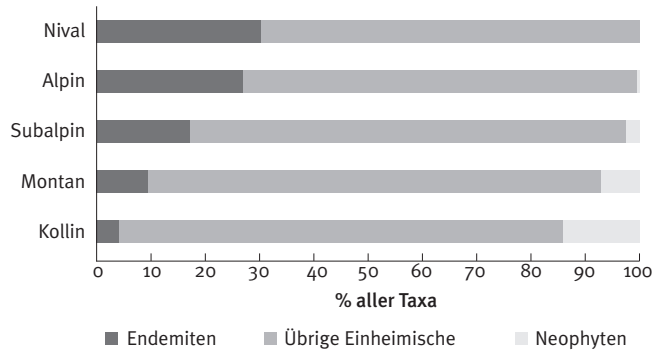
genität ist hingegen kleinräumig viel grösser als im Tiefland. Habitate und Populationen sind oft stark voneinander isoliert und durch extreme Umweltverhältnisse (hohe Strahlung, Kälte, lange Schneedauer, kurze Vegetationszeit) gekennzeichnet, durch Verhältnisse also, welche die evolutive Anpassung von Organismen zwingend machen. Gebirge werden oft als eigentliche «evolutionary engines» (Evolutions-Maschinen) bezeichnet. Tatsächlich ist der Endemiten-Reichtum in Gebirgen überdurchschnittlich hoch, nimmt aber ab, je weiter man in den Norden geht, wohl als Folge starker Vergletscherung während des Pleistozäns (MAJOR 1988). FAVARGER (1972) beschrieb die Häufigkeit endemischer Pflanzenarten in den Gebirgen im südlichen Teil Europas (Abb. 13). Demnach ist der Anteil endemischer Arten auf dem Peloponnes, den Gebirgen Korsikas und den Betischen Kordillieren Spaniens mit der Sierra Nevada als Zentrum besonders hoch.

Auch der europäische Alpenbogen ist reich an endemischen Arten. Gemäss der Flora Alpina (AESCHIMANN et al. 2005 & 2011) sind von den 4491 in den Alpen vorkommenden Arten und Unterarten 501 Endemiten (11.2 %), bezogen auf die Zahl einheimischer Arten innerhalb des Alpenbogens (3983) beträgt ihr Anteil sogar 12.6 %. Darunter sind immerhin drei monotypische, für die Alpen endemische Gattungen, nämlich *Berardia*, *Physoplexis* (Abb. 14) und *Rhizobotrya*. Die an Endemiten reichsten Familien der Alpen sind die Campanulaceen (42.3 %), Saxifragaceen (39.4 %), Dipsacaceen (34.1 %), Primulaceen (33.8 %); Gattungen mit einem besonders hohen Anteil an Endemiten in den Alpen sind *Saxifraga*



Abb. 14: *Physoplexis comosa* (Campanulaceae). Die Schopfteufelskralle ist eine von drei endemischen Gattungen des Alpenbogens. Sie kommt vom Comersee bis zu den Julischen Alpen Sloweniens in Kalk- und Dolomit-Felsspalten von 1000 bis 1700 m ü. M. vor. Foto Michael Ryf

Abb. 15: Häufigkeit (%) von Endemiten, übrigen einheimischen Arten und Neophyten nach Höhenstufen in den europäischen Alpen (nach AESCHLIMANN 2011).



(5.6 %), *Festuca* (4.6 %), *Campanula* (4.2 %), und *Gentiana* (2.6 %). Absolut hat es am meisten Endemiten in der subalpinen (= obere montane) Stufe, anteilmässig nehmen die Endemiten von der kollinen zur nivalen Stufe zu, wo sie einen Anteil von 30 % erreichen, sechsmal mehr als in der kollinen Stufe (Abb. 15). Die Zahl und der Anteil der Endemiten in den Ostalpen ist etwas höher als in den Westalpen, obwohl letztere einen grösseren Flächenanteil des Alpenbogens ausmachen. Der Südrand der Alpen besitzt, in Übereinstimmung mit dem gehäuften Vorkommen von Refugialräumen während den Eiszeiten des Pleistozäns, die grösste Zahl von engen Endemiten (TRIBSCH & SCHÖNSWETTER 2013).

SMYČKA et al. (2018) zeigten anhand phylogenetischer Analysen, räumlicher Nischen-Modellierung und basierend auf Verbreitungsdaten der Alpenflora, dass der Endemiten-Reichtum in Kalk-Refugialräumen am südlichen Rand der Alpen und in Hotspots in grosser Höhe vergleichbar gross ist, aber unterschiedliche Ursachen hat. In den Refugialräumen von Kalkspezialisten am südlichen Alpenrand finden sich oft seltene und systematisch isolierte Relikt-Arten der präglazialen Alpenflora, welche die Glazialzeiten dort überdauert haben. Die Endemiten in hochalpinen Hotspots sind hingegen häufig kalt-adaptierte Arten mit guten Ausbreitungsmechanismen, die sich nach den Eiszeiten wieder in ihre angestammten Habitate ausbreiten konnten, oder es handelt sich um Arten mit engem Verbreitungsgebiet und relativ junger Entstehungszeit aus Verwandtschaftsgruppen, die kürzlich diversifiziert sind. Der Endemiten-Reichtum im Alpenraum widerspiegelt demnach die dynamische, geologische und eiszeitliche Entwicklung der letzten Jahrtausende und beruht auf einem Wechselspiel von Migration und Differenzierungs- bzw. Anpassungsprozessen, die in unterschiedlichen erdgeschichtlichen Zeiten stattgefunden haben. Diese Vielfältigkeit von Evolutionsprozessen als Erklärung des Endemiten-Reichtums im Alpenbogen dürfte auch für andere Gebirge der Erde charakteristisch sein (LUEBERT & MULLER 2015).

Polsterpflanzen als Beispiel für die Anpassung an die Verhältnisse in Gebirgen

Polsterpflanzen gehören zu den sinnbildlichsten Wuchsformen des Gebirges. Sie sind dank ihrem langsamen Wachstum, kurzen Verzweigungen und fester Oberfläche extrem widerstandsfähig und langlebig. Polsterpflanzen sind an extreme Kälte, geringe Nährstoffverfügbarkeit, kurze Vegetationszeit und oft auch an trockene Verhältnisse adaptiert (KÖRNER 2003, LARCHER et al. 2010). Sie besiedeln die kältesten Lebensräume der Erde, im Himalaya bis auf über 6000 m, in den Anden bis auf über 5000 m und in den Alpen bis über 4000 m (GRABHERR et al. 1995; XU et al. 2013; AUBERT et al. 2014). Kompakte Polsterpflanzen kommen in 45 Pflanzenfamilien vor. BOUCHER et al. (2016) haben nachgewiesen, dass die weltweit 688 kompakten Polsterpflanzen diese Wuchsform mindestens 115 mal unabhängig voneinander entwickelt haben, und zwar als Anpassung an extrem kalte und zum Teil trockene Lebensräume und als Voraussetzung für das Überleben im oder der Besiedlung von Hochgebirgen (Abb. 16, 17). Am häufigsten sind kompakte Polsterpflanzen in arktisch-alpinen Habitaten Südamerikas (218 Arten), im temperaten Asien (202), während in Europa 102, im tropischen Asien 88, in Australasien 79, und in Nordamerika nur 43 Arten mit polsterförmigem Wuchs vorkommen. In Neuguinea, Neuseeland, den Anden, Patagonien, den Alpen und den Pyrenäen kommen die meisten Polsterpflanzen mit einem Endemitenanteil von bis zu 30%, vereinzelt sogar mehr als 50 %, vor. Nepal, Tibet, der östliche Himalaya und das südliche Zentralchina sind Diversitätszentren für die Entstehung von kompakten Polsterpflanzen, mit der höchsten Anzahl Arten innerhalb relativ weniger Gattungen (BOUCHER et al. 2016).

Die nordhemisphärische Gattung *Androsace* ist ein Beispiel dafür, wie Kolonisierung und Kälte-Adaptation in neue Lebensräume in Verbindung mit Gebirgsbildung zur Entstehung der kompakten Wuchsform von Polstern geführt hat. Polsterförmige Arten dieser Gattung besiedeln in den Alpen als Endemiten Felsstandorte bis in die nivale Stufe (Abb. 18, 19). Von den über 100 Arten der Gattung *Androsace* kommt ein beträchtlicher Teil in den Gebirgen Zentralasiens, der Alpen und Nordamerikas als polsterförmige Endemiten vor. Ausgangsort für die Evolution dieser Gattung sind die Steppengebiete Zentralasiens, wo sich diese Gattung mit kurzlebigen Arten an die dortigen trockenen Verhältnisse angepasst hat. Aus Zentralasien gelangten kurzlebige Vertreter der Gattung durch einzelne Fern-Verbreitungsereignisse zuerst nach Europa, später nach Nordamerika. Die Kälteanpassung kombiniert mit Langlebigkeit und dann der Ausbildung des polsterförmigen Wachstums geschah dreimal unabhängig voneinander, zuerst im Verlauf der Gebirgserhebung Zentralasiens (5–15 Mio. Jahre vor heute), dann der Alpen (5–6 Mio. Jahre vor heute) und schliesslich in den letzten 2–3 Mio. Jahren in Nordamerika (BOUCHER et al. 2012, ROQUET et al. 2013).



Abb. 16

Abb. 16: Polstervegetation in den Baima-Schneebergen (4300m, Nord-Yunnan, Hengduan-Gebirge, China). Die beiden häufigsten Polsterpflanzen sind *Arenaria lantsungensis* und *Chonocharis hookeri* (verwandt mit *Eritrichium*). Foto J. Stöcklin



Abb. 17

Abb. 17: Ausgedehntes Polster von *Plantago rigidum* in Paramo-Vegetation auf 3950 m ü. M. bei Quito, Ecuador, mit dem Autor, seiner Frau und Javier Robayo, 2017. Foto Sylvia Martínez



Abb. 18: Das «Tschingellochighore» bei Adelboden, Schweiz (2375 m ü. M.) ist ein freistehender Kalkberg, eine typische Gebirgsinsel mit Vorkommen der seltenen *Androsace pubescens*. Foto J. Stöcklin

Die Häufigkeit von spektakulären Pflanzenradiationen alpiner Pflanzen in Gebirgen weltweit ist bemerkenswert (Tab. 1 in HUGHES & ATCHISON, 2015). Die artenreichsten Radiationen finden sich dabei mit Abstand im Himalaya und dem nach Südosten anschliessenden Hengduan-Massiv, in Gebirgen also, die im weltweiten Vergleich am stärksten zerklüftet sind und die steilsten und ausgedehntesten Umweltgradienten aufweisen (KREFT & JETZ, 2007). Auffallend ist, dass viele der datierten alpinen Radiationen bemerkenswert jung sind (weniger als 1 Mio. bis 6 Mio. Jahre) und zeitlich mit der jeweiligen Gebirgserhebung übereinstimmen. Dies spricht dafür, dass tektonische Prozesse massgebliche Auslöser bzw. Treiber der Differenzierung sind. XING & REE (2017) testeten diese Hypothese im Hengduan Gebirge im südwestlichen China, einem Biodiversitäts-Hotspot mit einem der vermutlich höchsten Endemiten-Anteile weltweit in zahlreichen alpinen Gattungen, z. B. *Rhododendron*, *Pedicularis*, *Primula*, *Gentiana*, *Meconopsis* (Abb. 20, 21). Diese Autoren konnten mit zeitlich kalibrierten Phylogenien zahlreicher Pflanzenlinien nachweisen, dass sich parallel mit der Gebirgsbildung vor ca. 8 Mio. Jahren die Diversifizierungsgeschwindigkeit der vorhandenen Flora nahezu verdoppelt hat, parallel zur unabhängig datierten besonders raschen Erhebung des Hengduan-Gebirges. Sie schliessen aus ihren Resultaten, dass sich in diesem Gebirge der hohe Endemiten-Anteil massgeblich durch eine *in situ*-Neubildung von Arten erklärt. Neuere Studien über Pflanzenradiationen in den Anden (LUEBERT & WEIGEND 2014) und auf dem Quinghai-Tibetischen Hochplateau (WEN et al. 2014) bestätigen die Rolle tektonischer Gebirgserhebung als «Evolutionmaschine». Die Ursachen für schnell stattfindende Differenzierungsprozesse sind aber nicht eindimensional. Zahlreiche Untersuchungen legen nahe, dass insbesondere Interaktionen mit Pflanzen-Bestäubern (z. B. in *Pedicularis*, EATON et al. 2012), lokale Anpassung an diverse Umweltbedingungen (z. B. MUTKE et al. 2014) sowie Polyploidisierung (z. B. in *Leontopodium*, WEN et al. 2014) weitere treibende Faktoren für einen hohen Endemiten-Anteil sein können.



Abb. 19: *Androsace pubescens* ist eine endemische Polsterpflanze mit disjunktem Areal in den Westalpen und den Pyrenäen. Foto J. Stöcklin

Schlussbemerkung

Der Endemismus ist ein besonders faszinierender Aspekt der Biodiversität, der die Menschen und im speziellen die Naturforscher immer wieder begeistert und dazu angeregt hat, zu fragen und zu verstehen, wie sich die Vielfalt und die unterschiedliche Verbreitung von Arten erklären lassen. Es ist deshalb nicht erstaunlich, dass die Beobachtung des Endemismus am Ursprung einer der bedeutendsten Theorien stand, die nicht nur für die Biologie bahnbrechend war, sondern das Selbstbild der Menschen nachhaltig verändert hat: der Evolutionstheorie. Bis heute regen endemische Arten zum Nachdenken an, zum Forschen und zur Entwicklung neuer Theorien über ihre Entstehung.

Dank

Der vorliegende Text ist die erweiterte Fassung eines Artikels, der in den Schweizerischen Beiträgen zur Dendrologie (Hrsg. Schweizerische Dendrologische Gesellschaft) erschienen ist. Er beruht auf einem Vortrag, der erstmals an der Jahresversammlung der Schweizerischen Dendrologen 2017 gehalten wurde. Dank an Günther Hoch, Jurriaan de Vos und Stefan Stöcklin für die Durchsicht des Manuskripts und an Susanna Riedl für das Zeichnen der Grafiken.



Abb. 20: Die alpine Gattung *Meconopsis* (Papaveraceae) kommt mit über 50 Arten von Nepal bis Südwestchina zwischen 3000 bis über 5000 m ü. M. vor. In China sind 23 Arten endemisch, die als Sondermarken verkauft werden.



Abb. 21: *Meconopsis horridula* (ca. 4200 m, Sichuan, Westchina) ist eine gefährdete monokarpe Art, die in Höhen von über 3000 bis 6000 m vorkommt. Foto J. Stöcklin

Literatur

- AESCHIMANN D, LAUBER K, MOSER DM, THEURILLAT JP (2005) Flora Alpina. Haupt Verlag, Bern
- AESCHIMANN D, RASOLOFO N, THEURILLAT JP (2011) Analyse de la Flore des Alpes. 2. Biodiversité et Chorologie. *Candollea* 66: 225–253
- AUBERT S, BOUCHER F, LAVERGNE S, RENAUD J, CHOLER P (2014) 1914–2014: a revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Botany* 124: 59–70
- BAKER HG (1955) Self-compatibility and establishment after «long-distance» dispersal. *Evolution* 9: 347–348
- BÖHLE UR, HILGER HH, MARTIN WF (1996) Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *PNAS* 93: 11740–11745
- BOUCHER FC, THUILLER W, ROCQUET C, DOUZET R, AUBERT S, ALVAREZ N, LAVERGNE S (2012) Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* S.L. (Primulaceae). *Evolution* 66: 1255–1268
- BOUCHER FC, LAVERGNE S, BASILE M, CHOLER P, AUBERT S (2016) Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 20: 22–31
- BEIERKÜHNLEIN C, HAHN I, JENTSCH A, SCHMITT T (2011) Inseln: Ursprung der Vielfalt. *Biologie in unserer Zeit* 41: 384–394
- BRUCHMANN I (2010) Plant endemism in Europe: spatial distribution and habitat affinities of endemic vascular plants. Doctoral Thesis, University of Flensburg
- BYKOW BA (1979) On a quantitative estimate of endemism. *Botaniceskie materialy Gerbarija Instituta botaniki Akademii nauk Kazahskoj SSR* 11: 3–8
- CONTANDRIOPOULOS J, CARDONA MA (1984) Caractère original de la flore endémique des Baléares. *Botanica Helvetica* 94: 101–132
- DARWIN CR (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, 1st ed., London
- DEBUSSCHE M, GARNIER E, THOMPSON JD (2004) Exploring the causes of variation in phenology and morphology in Mediterranean geophytes: a genus wide study of *Cyclamen* L. *Bot J Linn Soc* 145: 469–484
- DE CANDOLLE A (1820) *Essai Elementaire de Geographie Botanique*. In: *Dictionnaire des sciences naturelles* 18. Levrault, Strasbourg
- EATON DAR, FENSTER CB, HERFORD J, HUANG SQ, REE RH (2012) Floral diversity and community structure in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Ecology* 93: 182–194
- ENGLER A (1882) *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*. Engelmann, Leipzig
- FAVARGER C (1972) Endemism in the montane floras of Europe. In: Valentine DH (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London
- FAVARGER C, CONTANDRIOPOULOS J (1961) *Essai sur l'endemisme*. *Bull Soc Bot Suisse* 71: 384–408
- FREY W, LÖSCH R (2010) *Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. Springer, Spektrum. 3. Aufl
- GARCIA-MAROTO F, MANAS-FERNANDEZ A, GARRIDO-VARDENAS JA, LOPEZ ALONSO D, GUIL-GUERRERO JL, GUMAN B, VARAGS P (2009) Δ^6 -Desaturase sequence evidence for explosive Pliocene radiations within the adaptive radiation of Macaronesian *Echium* (Boraginaceae). *Mol Phylogen & Evol* 52: 563–574
- GASTON KJ, SPICER JI (2004) *Biodiversity: An introduction*, 2nd edition. Wiley-Blackwell
- GRABHERR G, GOTTFRIED M, GRUBER A, PAULI H (1995) Patterns and current changes in alpine plant diversity. In: Chapin FS, Körner C (Eds.) *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. Springer, Berlin. pp 167–181
- GRANT BR, GRANT PR (2008) *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches*. Princeton University Press, New York
- HARTINGER A (1882) *Atlas der Alpenflora*. Herausg. Deutscher und Österreichischer Alpenverein, Wien
- HOBOHM, C (2000) *Plant species diversity and endemism on islands*

and archipelagos, with special reference to the Macaronesian Islands. *Flora* 195: 9–24

HOBOHM, C (2014) Endemism in Vascular Plants. *Plant and Vegetation* 9. Springer Verlag, Berlin

HOOKE JD (1851a) An enumeration of the plants of the Galápagos Archipelago; with descriptions of those which are new. (Read March 4, May 6, and December 16, 1845) *Transactions of the Linnean Society of London* 20: 163–233

HOOKE JD (1851b) On the vegetation of the Galápagos Archipelago, as compared with that of some other tropical islands and of the continent of America. *Transactions of the Linnean Society of London* 20: 235–262

HUGHES CE, ATCHISON GW (2015) The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytologist* 207: 275–282

KLOTZ G (1959) *Die Systematische Glieder der Gattung Echioium L., ein Beitrag zum Problem der Gliederung bei Pflanzen. Habilitationsschrift, Martin-Luther Universität Halle, Deutschland*

KÖRNER C (2003) *Alpine Plant Life*. Springer, Berlin

KREFT H, JETZ W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 5925–5930

KRUCKEBERG AR, RABINOWITZ D (1985) Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Ann Rev Ecol Syst* 16:447–479

LARCHER W, KAINMÜLLER C, WAGNER J (2010) Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora* 205: 3–18

LAVERGNE S, THOMPSON JD, GARNIER E and DEBUSSCHE M (2004) The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505–518

LENS F, DAVIN N, SMETS E, DEL ARCO M (2013) Insular woodiness on the Canary Islands: a remarkable case of convergent evolution. *Int J Plant Sci* 174: 992–1013

LÖSCH R (1990) Funktionelle Voraussetzungen der adaptiven Nischenbesetzung in der Evolution der makaronesischen Semperviven.

Cramer, Berlin. *Diss Bot* 146: 482 p

LUEBERT F, MULLER LAG (2015) Effects of mountain formation and uplift on biological diversity. *Frontiers in Genetics*. Doi: 10.3389/fgene.2015.00054

LUEBERT F, WEIGEND M (2014) Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2:27. doi:10.3389/fevo.2014.00027

LUMARET R, GUILLERM JL, LOUFTI AL, IZCO J, JAY M (1987) Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia* 73: 436–446

MAJOR J (1988) Endemism, a botanical perspective. In: Myers AA et al. (eds.) *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall

MUTKE J, JACOB R, MEYERS K, HENNING, T, WEIGEND M (2014) Diversity patterns of selected Andean plant groups correspond to topography and habitat dynamics, not orogeny. *Front.Genet.* 5: 351. doi:10.3389/fgene.2014.00351

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, DA FONSECA GAB, KENT J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858

POLUNIN O (1980). *Flowers of Greece and the Balkans, a field guide*. Oxford Univ Press, Oxford

POTT R, HÜPPE J, WILDPRET DE LA TORRE W (2003) *Die Kanarischen Inseln, Natur- und Kulturlandschaften*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

QUÉZEL P, MÉDAIL F (2003) *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris

ROQUET C, BOUCHER FC, THUILLER W, LAVERGNE S (2013) Replicated radiations of the alpine Genus *Androsace* (Primulaceae) driven by range expansion and convergent key innovations. *J Biogeogr* 40: 1874–1886

SCHLUTER D (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford

SILVERTOWN J (2004) The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92: 168–173

SMYČKA J, ROQUET C, RENAUD J, THUILLER W, ZIMMERMANN NE, LAVERGNE S (2018) Disentangling drivers of plant endemism and diversification in the European Alps – a phylogenetic and spatially explicit approach.

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 30: 31–40

SNOGERUP S (1967) Studies in the Aegean Flora IX. *Erysimum* sect. *Cheiranthus* B. Variation and evolution in the small population system. Opera Botanica 14: 5–86

STEBBINS GL, MAJOR J (1965) Endemism and speciation in the California flora. Ecol Monogr 35: 1–35

STÖCKLIN J (2009) Darwin and the plants of the Galápagos-Islands. Bauhinia 21: 33–48

STÖCKLIN J (2011) Evolution der Gattung *Echium* auf den Kanarischen Inseln: vom Kraut zum Strauch, zum Rosettenbaum. Bauhinia 23: 57–66

STRID A (1970) Studies in the Aegean flora XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation. Opera Botanica 28: 1–169

THOMPSON JD (2005) Plant Evolution in the Mediterranean. Oxford University Press Inc., New York

TRIBSCH A, SCHÖNSWETTER P (2003) Pattern of endemism and comparative phylogeography confirm palaeo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. Taxon 52: 477–497

TRIGAS P, PANITSA P, TSIFTSIS S (2013) Elevational Gradient of Vascular Plant Species Richness and Endemism in Crete – the Effect of Post-Isolation Mountain Uplift on a Continental Island System. PloS ONE 8(3): e59425. Doi:10.1371/journal.pone.0059425

WARREN BH, SIMBERLOFF D, RICKLEFS RE, AGUILÉE R, CONDA-MINE FL, GRAVEL D, MORLON H, MOUQUET N, ROSINDELL J, CASQUET J, CONTI E, CORNUAULT J, FERNÁNDEZ-PALACIOS JM, HENGL T, NORDEK SJ, RIJSDIJK KF, SANMARTÍN I, STRASBERG D, TRIANTIS KA, VALENTE LM, WHITTAKER RJ, GILLESPIE RG, EMERSON BC, THÉBAUD C (2014) Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. Ecology Letters. Doi: 10.1111/ele.12398

WEN J, ZHANG JQ, NIE ZL, ZONG Y, SUN H (2014) Evolutionary diversifications of plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. Frontiers in Genetics. Doi: 10.3389/fgene.2014.00004

XING Y, REE RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan mountains, a temperate biodiversity hotspot. PNAS <http://www.pnas.org/content/114/17/E3444>

XU B, LI Z, SUN H (2013) Seed plants of the alpine subnival belt from the Hengduan Mountains, SW China. China Science and Technology Publishing Co. Beijing, China