

Vulkanismus und Klima – Dynamik und Konstanz als Ursachen von Endemismus in Pflanzengemeinschaften

– Carl Beierkuhnlein, Bayreuth –

Abstract

Islands have served as natural experiments in vegetation science and biogeography since generations. Fundamental processes of speciation and coenotic organisation can be studied. Most standardized are oceanic islands of volcanic origin such as the Canary Islands. At evolutionary and geological time scales, oceanic islands of volcanic origin were subject to repeated eruptions. Strombolian type volcanism, which is widespread, produces besides lava flows also substantial amounts of pyroclastic material (ashes, lapilli, tephra) and toxic gases. In consequence, active volcanic events can affect the vegetation of a much larger area of oceanic islands compared to lava flows. The selection of specific adaptations and plant traits that support plant survival and respectively also reproduction is a process that also favours speciation and endemism. After the recent eruption of the volcan Tajogaite on the slope of Cumbre Vieja on the island of La Palma in 2021, herbs or grasses were not found on the newly created soil surface if the ash layer was more than 20 cm. However, most woody plant species populations, even though being partly damaged by sulphuric gases, persisted and were even in full flower in spring 2022 only 4 months after the end of the eruption. This applied to ash layers up to 1 m. Remarkably, such woody plants are almost completely endemics, either restricted to the island of La Palma or to the Canary Island archipelago. In consequence, I postulate that ash deposition, which is a characteristic phenomenon on volcanic islands, is selecting towards woodiness and can be one (additional) explanation of the predominance of woody plant species among island endemics not only in this case study, but also on volcanic islands worldwide. Furthermore, biotic interactions within plant communities are likely to maintain and promote plant traits such as woodiness and nitrogen fixation. Based on a revised checklist for the Canary Islands, I show that woody species and woody nitrogen fixers contribute strongly to the flora of this archipelago. The role of these species increases with naturalness, indicating that long-term evolutionary processes rather than anthropogenic drivers are responsible for this pattern.

Keywords: Canary Islands, Climatic Constancy, Disturbance, Eruption, Oceanic Islands, La Palma, Lapilli, Lifeforms, Selection, Succession, Tephra, Volcanic Ash, Volcanism, Woodiness

1. Einleitung

Vegetationsstudien auf Inseln haben unser Verständnis zur Entwicklung von Arten und Biozönosen seit Generationen geprägt. Inseln können als natürliche Laboratorien oder als

ökologische Experimente mit klaren räumlichen Grenzen angesehen werden (VITOUSEK 2002, WARREN et al. 2015, BEIERKUHNEIN 2017, WHITTAKER et al. 2017).

Im Kontrast zur Komplexität ökologischer Prozesse auf Kontinenten, wo diskrete Grenzen kaum vorliegen und vielfältige Mechanismen zum Austausch und zur Durchmischung von Lebensgemeinschaften beitragen, sind Inseln als konkrete Einheiten gut zu fassen. Diese begrenzte Komplexität hat unter anderem dazu beigetragen, eine der einflussreichsten Theorien zu entwickeln, die “Theory on Island Biogeography” (MACARTHUR & WILSON 1967). Auch in dieser Theorie dienen Inseln als ein vereinfachendes Modell um den Einfluss von Größe und Isolation terrestrischer Lebensräume auf deren Artenvielfalt abzuleiten. Die Wahrnehmung von Inseln als ein stark vereinfachtes und räumlich isoliertes System ist ein wesentlicher Grund für die immer noch wachsende Bedeutung der Inselbiogeographie als Grundlagenwissenschaft mit Implikationen für die praktische Umsetzung im Naturschutz (WHITTAKER 2000, WHITTAKER et al. 2017, MATTHEWS & TRIANTIS 2021, WHITTAKER et al. 2023).

Die Kanarischen Inseln zeichnen sich durch ihre frühzeitige botanische Erforschung aus, welche durch die Nähe zu Europa in Verbindung mit dem subtropisch geprägten Klima und der floristischen Eigenständigkeit (im Vergleich zum nahegelegenen Afrika) zu erklären ist. Sie waren Ziel zahlreicher klassischer Forschungsreisen und -aufenthalte (z. B. WEBB & BERTHELOT 1836–1850; CHRIST 1885, PITARD & PROUST 1908). Alexander VON HUMBOLDT besuchte Teneriffa auf dem Weg nach Amerika. Charles DARWIN, der mit HUMBOLDT’s Schriften vertraut und im Herzen Botaniker war, litt sicherlich Höllenqualen als er mit der Beagle in Santa Cruz de Tenerife vor Anker lag, das Schiff aufgrund der Quarantäne wegen einer Cholera-Epidemie in London aber nicht verlassen durfte (DARWIN 1839). Wer kann sagen, welchen Einfluss ein früher Aufenthalt auf dieser Insel auf die Entwicklung seiner Theorien gehabt hätte?

Die vielfältige Natur und die landschaftliche Schönheit der Kanaren verströmen einen ungebrochenen Reiz (FERNÁNDEZ-PALACIOS & MARTIN ESQUIVEL 2002, POTT et al. 2003). Über die Jahrzehnte wurden die floristischen Kenntnisse kontinuierlich verbessert (z. B. ERIKSSON et al. 1974, SANTOS GUERRA 1983, HOHENESTER & WELSS 1993, BRAMWELL 1997, MUER et al. 2016, Atlantis Datenbank), doch finden sich in abgelegenen Gebieten immer noch neue Pflanzenarten für die Wissenschaft (BEIERKUHNEIN et al. 2021). Und auch wenn die Vegetation kaum eines Archipels so gut erforscht ist (z. B. DEL ARCO AGUILAR et al. 2010, GARZÓN-MACHADO et al. 2014, DEL ARCO AGUILAR & RODRÍGUEZ DELGADO 2018), so ergeben sich dennoch immer wieder neue Fragestellungen und Herausforderungen.

2. Klima und Biodiversität

Ganz offensichtlich sind die Klimabedingungen eine wesentliche Steuergröße der Vegetation der Kanarischen Inseln (FERNÁNDEZ-PALACIOS & MARTIN ESQUIVEL 2002, POTT et al. 2003, IRL et al. 2020, HANZ et al. 2022, CUTTS et al. 2023) und dies betrifft nicht nur die vorherrschenden Lebensformen in den verschiedenen Ökosystemen, sondern auch deren Artenvielfalt und Endemismus (Abb. 1). Allerdings sollten differenzierende Fakto-

ren nicht ignoriert werden. So spielt beispielsweise die Topographie, Geländerauigkeit und damit das Mikroklima eine entscheidende Rolle für Biodiversitätsmuster (STEINBAUER & BEIERKUHNLEIN 2010) und als Standorteigenschaft für endemische Populationen (WILD-BRET DE LA TORRE & OSORIO 2000, STEINBAUER et al. 2012, IRL et al. 2015).

Mit zunehmender Meereshöhe nimmt zwar allgemein die Artenvielfalt ab, aber der prozentuale Anteil endemischer Arten an der Artenzahl nimmt ebenso zu, wie deren Beitrag zu dominanten Strukturen und Biomasse (STEINBAUER et al. 2016). Dies ist nicht direkt auf das sich mit der Höhe ändernde Klima zurückzuführen, sondern eher indirekt auf eine zunehmende ökologische Isolation mit der Meereshöhe. Es stellt sich die Frage wie stark Klimabedingungen und räumliche Isolation tatsächlich die Entwicklung von Pflanzenarten beeinflussten, und ob nicht noch weitere Steuergrößen auf die Artbildung einwirkten. Zunächst ist über historische Entwicklungen nachzudenken.

Die natürlichen Klimaschwankungen des Pleistozäns wirkten sich generell auf Kontinenten stärker aus als auf ozeanischen Inseln. Dies mag erklären, dass für einige Pflanzengattungen, wie beispielsweise *Carlina* oder *Aeonium*, die eher ursprünglichen Phyla auf den Kanaren beheimatet sind und die kontinentalen Arten teils deutlich jünger sind, sich also später von vorherigen Inselarten abgeleitet haben (MEUSEL & KÄSTNER 1990/1994, MORT et al. 2002, MESSERSCHMID et al. 2023).

Eine mögliche Erklärung für den hohen Grad an Endemismus der Kanaren könnte darin begründet sein, dass Nordafrika bis in das frühe Holozän hinein deutlich höhere Niederschlagssummen und eine entsprechende Vegetation aufwies. Diese Phase wird als 'African Humid Period' (AHP), 'Early Holocene Humid Period' (EHHP) oder 'The Green Sahara' bezeichnet (LÜNING & VAHRENHOLT 2019). Es ist somit nicht unwahrscheinlich, dass bis etwa 6000 bis 5000 Jahre vor heute geeignete Lebensräume für Arten, die aktuell nur (noch) auf den Kanaren zu finden sind, auch auf dem Festland verfügbar waren (PETIT-MAIRE et al. 1999). Hinweise auf relativ humide Bedingungen sind geomorphologische Überreste von sehr ausgedehnten Seen im Gebiet der heutigen Sahara (DRAKE et al. 2022). Sehr wahrscheinlich gab es in Nordafrika feuchtere Bedingungen als heute über mehrere Glazial/Interglazial-Zyklen hinweg, wenn auch mit deutlichen Schwankungen (ARMITAGE et al. 2007).

Belege für solche Bedingungen liefert die Biogeographie beispielsweise mit der Entdeckung einer zunächst als Unterart des bis dahin für einen Kanarenendemiten gehaltenen Drachenbaums in Maroko (*Dracaena draco* (L.) L. subsp. *ajgal* Benabid & Cuzin) (BENABID & CUZIN 1997). Inzwischen wurde diese kleine kontinentale Population zu einer eigenen Art erhoben (*Dracaena ajgal* (Benabid & Cuzin) Rivas Mart., Molero Mesa, Marfil & G.Benítez). Auch das sehr junge phylogenetische Alter der wenigen ostafrikanischen und marokkanischen *Aeonien* spricht für eine kontinentale Diversifizierung ehemals insularer Arten (MESSERSCHMID et al. 2023).

3. Kontinentale und ozeanische Inseln

Inseln und verinselte Lebensräume haben vieles gemeinsam, doch unterscheiden sie sich auch fundamental. Zunächst ist die Matrix, in der sie eingebettet sind, einerseits marin,



Abb. 1: Eindrücke der Vielfalt kanarischer Ökosysteme a) Teide mit Kanarenkiefern-Wald, b) Lorbeerwald im Garajonay Nationalpark auf La Gomera, c) *Kleinia neriifolia* Haw.auf Küstenfelsen, La Palma, d) Terrassierte Kulturlandschaft mit *Dracaena draco* (L.) L., La Palma, e) Sukkulenteustrauch mit *Euphorbia canariensis* L. und *Opuntia tuna* (L.) Mill., Teneriffa, f) Küstennaher Lavatrom mit *Astydamia latifolia* (L.f.) Baill., La Palma (Foto: C. Beierkuhnlein).

andererseits terrestrisch. Und dann ist da noch die Ähnlichkeit von Standorteigenschaften, Gestein, und Bodenbildung auf der einen Seite und die große Vielfalt in dieser Hinsicht auf der anderen. Doch ist auch zwischen Inseln und Inseln zu unterscheiden.

Unter kontinentalen Inseln verstehen wir reale Inseln, welche von verschiedensten Gesteinen auf der kontinentalen Erdkruste aufgebaut sind. Solche Inseln sind entweder direkt mit Kontinenten über den Schelf verbunden oder sie stellen eigenständige Platten dar, wie Madagaskar oder Neuseeland. Borneo, Java und Sumatra sind nur durch eine geringe Meerestiefe von benachbartem Festland getrennt und waren noch vor 20.000 Jahren miteinander sowie mit dem asiatischen Kontinent verbunden. Auch solche Inseln können aufgrund der Kollision mit ozeanischer Kruste durch Vulkanismus geprägt sein, aber nicht in ihrer Gesamtheit, sondern nur in Teilen. Ansonsten besitzen sie eine hohe Vielfalt an Gesteinen und entsprechenden Böden.

Ozeanische Inseln unterscheiden sich fundamental von solchen kontinentalen Inseln. Sie verkörpern als vulkanische Inseln auf der ozeanischen Erdkruste einen erdgeschichtlich bereits frühzeitig existierenden Lebensraumtyp, der aufgrund seiner Entstehung immer von anderen Landflächen isoliert war und von sehr tiefen Ozeanen umgeben ist. Wir können solche Vulkaninseln als einen sehr frühen terrestrischen Lebensraum ansehen. Dies steht nur scheinbar im Widerspruch zum vergleichsweise jungen Alter individueller Inseln. Auch wenn ozeanische Inseln nach der Beendigung der aktiven vulkanischen Phase einer allmählichen Abtragung ausgesetzt sind, letztlich bis auf Meeresspiegelniveau erodiert werden und schließlich im Verlauf der Meeresspiegelschwankungen des Pleistozäns auf das damalige Meeresspiegelniveau erodiert wurden, und in vielen Fällen deshalb nur noch als das untermeerische Plateau eines Guyots erhalten sind (STAUDIGL & SCHMINCKE 1984, VAN DEN BOGAARD 2017), so ist deren immerfort erfolgende Entstehung auf der ozeanischen Kruste weit über das Paläozoikum hinaus wahrscheinlich. Allerdings werden die submarinen Zeugnisse vergangener Inseln mit der Subduktion der ozeanischen Platten konstant vernichtet. Die älteste erhaltene ozeanische Kruste im westlichen Pazifik erreicht gerade jurassisches Alter (SETON et al. 2020). Lediglich im östlichen Mittelmeergebiet befindet sich ein älterer eingeklemmter Überrest ozeanischer Kruste.

Aufgrund geologischer Schwächezonen sind ozeanische Inseln oft in Archipelen aggregiert (z. B. Hawaii, Azoren, Kanaren, Kapverden), was zur Entwicklung klassischer allopatrischer Konzepte der Artbildung anregte und ihre wissenschaftliche Faszination zusätzlich befeuert. Die Kanaren, aber ebenso die Azoren, Kapverden, Hawaii und die Galapagos Inseln sind deshalb klassische Gebiete evolutionsbiologischer Forschung.

Ganz allgemein unterscheiden sich kontinentale und ozeanische Inseln folglich in vielerlei Hinsicht. Da ist zunächst die Größe beziehungsweise das Größenspektrum. Kontinentale Inseln können von erheblicher Erstreckung sein (Grönland, Madagaskar), und dann nur über konventionelle Definitionen von Kontinenten im eigentlichen Sinn unterschieden werden. Allerdings reicht ihr Spektrum bis hin zu winzigen Inseln wie Helgoland oder den Schären vor der skandinavischen Küste. Auch kann ihr Alter stark variieren und bis hunderte Millionen Jahren zurückreichen, neben aktuell entstandenen Inseln vor den Küsten von Kontinenten. Sie sind folglich kaum zu generalisieren. Ihre Biota sind schon über Millionen Jahre hinweg isoliert (Madagaskar) oder nur seit wenigen tausend Jahren (Borneo). Darüber hinaus können sie sich durch eine außerordentliche Gesteinsvielfalt auszeichnen

und sehr unterschiedliche geomorphologische Prozesse aufweisen, bis hin zur Entstehung von Faltengebirgen (Neuseeland). Ozeanische Inseln muten hingegen geradezu eintönig an, denn sie sind in der Regel vergleichbar klein, jung, und ausschließlich durch vulkanische Prozesse und anschließende Erosion geformt. Gerade aufgrund dieser begrenzten Komplexität eignen sich ozeanische Inseln besonders gut für die Grundlagenforschung.

4. Geologische Prozesse und Vulkanismus

Wir tendieren dazu, aufgrund des vorherrschenden Gesteins Basalt, vulkanische Aktivität in erster Linie mit der Freisetzung von Lava gleichzusetzen. Sukzessionsstudien konzentrieren sich oft auf exakt datierbare Lavaströme und deren Verwitterung und Vegetationsentwicklung (APLET et al. 1998, KAMIJO et al. 2002, ELIAS & DIAS 2004, IRL et al. 2019). Aber insgesamt ist die Literatur zur Regeneration von Vegetation nach Vulkanausbrüchen sehr überschaubar, und zumeist retrospektiv, was mit Sicherheitsaspekten zusammenhängt (z. B. TAGAWA et al. 1985, DEL MORAL & GRISHIN 1999, DALE et al. 2005, JONES & SCHMITZ 2009, ISHAQ et al. 2020). Schwerpunkte ökologischer Forschung liegen auf global herausragenden Ereignissen, wie den Eruptionen von Krakatau oder Mount St. Helens (TAGAWA et al. 1985, WOOD & MORRIS 1990, WHITTAKER et al. 1995, 2000, ZOBEL & ANTOS 2018).

Als Hintergrund für die Artbildung auf Inseln wurde die tektonische, vulkanologische, und rezente Geomorphodynamik bisher nur wenig beachtet (z. B. VALENTE et al. 2014). Implizit werden sowohl Artbildung (JUAN et al. 2000) als auch Aussterben von Populationen (WHITTAKER et al. 2000) mit dem Lebenszyklus von Inseln verbunden. Mit der Erweiterung der Inseltheorie zum Modell der “General Dynamic Theory” wurde diese Richtung explizit weiterverfolgt (WHITTAKER et al. 2008, BORREGAARD et al. 2017). Nach wie vor gibt es aber nur wenige ökologische Studien, die sich konkret mit der Vielfalt vulkanischer Prozesse befassen (DALE et al. 2005, LÓPEZ DE HEREDIA et al. 2014).

Der Aufbau und der Zerfall vulkanischer Inseln unterliegt einer gewissen Regelmäßigkeit (ANCOCHEA et al. 1994). Dazu gehörten massive Flankenabbrüche und Rutschungen, welche die Formen der Kanarischen Inseln entscheidend prägen (CARRACEDO et al. 1998, CARRACEDO et al. 1999, HILDENBRAND et al. 2003). Nach spätestens 5 Millionen Jahren endet die aktive Phase. Diese aufbauende Phase mit vulkanischer Aktivität ist zugleich der Zeitraum, in welchem pflanzliche Artbildung erfolgt, was sich heute über datierte Phylogenie belegen lässt (STEINBAUER et al. 2013, LENZNER et al. 2017).

Mechanismen, welche die langfristige Strukturierung und die letztendliche Abtragung von ozeanischen Inseln bewirken, sind inzwischen gut verstanden, wie beispielsweise die Rolle des jeweiligen Klimas. Auch eine frühere funktionelle Konnektivität mit benachbarten Lebensräumen, welche aktuell nur in untermeerischen Guyots angedeutet ist, ist entscheidend, um Ausbreitungsprozesse während des Pleistozäns zu verstehen (STAUDIGEL & SCHMINCKE 1984, FERNÁNDEZ-PALACIOS et al. 2011, VAN DEN BOGAARD 2017). Ähnliches gilt für die fluktuierende Flächengröße ozeanischer Inseln im Verlauf von Meeresspiegelschwankungen (WEIGELT et al. 2016). Spielt die Größe einer Insel eine Rolle für deren Artenvielfalt (TRIANTIS et al. 2012), dann stellt sich die Frage: Welche Größe? Denn während des Letzten Glazialen Maximums (LGM) und auch während der

Eiszeiten davor, lag der Meeresspiegel mehr als 100 Meter unter dem jetzigen Niveau und in der Konsequenz waren ozeanische Inseln über lange Zeiträume hinweg deutlich größer als heute.

Es sind jedoch nicht statische Rahmenbedingungen, die es im eigentlichen Sinn gar nicht gibt, sondern einzelne zeitlich limitierte Prozesse, welche die Artenvielfalt und die Lebensraumbedingungen prägen (JENTSCH & WHITE 2019, HILLEBRAND & KUNZE 2020) und einen starken selektiven Effekt im Rahmen der Artbildung besitzen. Da solche Ereignisse nur kurz andauern, tendieren wir dazu sie zu ignorieren. Vulkanische Aktivität ist hierfür ein prominentes Beispiel.

5. Tajogaite Eruption 2021 auf La Palma

Die Spalteneruption im Herbst des Jahres 2021 hatte sich durch verstärkte seismische Aktivität, also durch Bewegungen in der Erdkruste, schon einige Zeit vorher angekündigt (HILDENBRAND et al. 2003). Dennoch kam der Ausbruch am 19. September 2021 letztlich überraschend. Die Andauer bis zum 13. Dezember 2021 war mit 85 Tagen, zumindest in historischer Zeit, ungewöhnlich lang. Augenzeugenberichte zu weiteren Eruptionen auf La Palma in der Historie liegen vor (1949 San Juan; 1971 Teneguia) (HERNÁNDEZ-PACHECO & VALLS 1982, CARRACEDO et al. 2001). Neuartig war jetzt das intensive Monitoring, sowohl in situ als auch mit Hilfe der Fernerkundung. So konnte der Fortschritt der Lavaströme und die Freisetzung von Gasen und Aschen sehr gut quantifiziert werden (WEISER et al. 2022). Schon von Beginn an wurden Effekte auf Flora und Fauna exakt dokumentiert (MEDINA et al. 2021, NOGALES et al. 2022).

Eine Reihe von Kratern formte sich am westlichen Hang der „Cumbre Vieja“, wo sich im Verlauf der drei Monate dauernden aktiven Phase ein neuer Berg entwickelte, der den Namen „Tajogaite“ erhielt (Abb. 2) (LEKKAS et al. 2021, LONGPRÉ 2021). Die Bezeichnung „Cumbre Vieja“ (Alter Bergkamm) ist allerdings irreführend, weil die wiederholten Eruptionen in jüngerer Vergangenheit dem Bergrücken einen dunklen und nicht belebten Eindruck vermitteln, im Gegensatz zur vegetationsbedeckten, aber deutlich älteren „Cumbre Nueva“ in direkter Nachbarschaft. Die Serie von Lavaflüssen des Jahres 2021 überdeckte mehr als 1000 ha und zerstörte Straßen sowie hunderte Gebäude und ganze Siedlungen.

Ein großer Teil der medialen Berichterstattung fokussierte sich auf Lavaflüsse und Erdbeben. Jedoch war von Beginn an auch die Freisetzung von Aschen und Gasen bemerkenswert. Der Flughafen auf der anderen Seite der Insel in 11,5 km Entfernung musste mehrfach geschlossen werden. Es entstanden weit außerhalb der Lavaströme aschebedeckte Landschaften (Abb. 3).

Aus menschlicher Perspektive werden Vulkanausbrüche verständlicherweise vorwiegend als destruktives Ereignis wahrgenommen. Doch ist ein solcher Prozess immer auch mit der Schaffung neuen Lebensraumes verbunden. Darüber hinaus ist diese natürliche Art der Störung durch immer wiederkehrende Wiederholung eine wichtige ökologische Einflussgröße. Nicht nur auf La Palma finden sich Hinweise auf die Häufigkeit und quantitative Bedeutung solcher Ereignisse. Eine gerichtete Selektion von Pflanzeigenschaften erscheint vor diesem Hintergrund nur als eine logische Konsequenz.



Abb. 2: Die eruptive Phase des Vulkanausbruchs auf La Palma von Mitte September bis Mitte Dezember 2021 produzierte Lava, Gase, und eine große Menge pyroklastischer Aschen a) Lavafontänen und Ascheemission aus zwei Kratern (Foto Carlos Virgili). b) Lavafluss am 9. Oktober 2021 (Foto Raúl Pérez, IGME). c) Aschewolke in Richtung Westen mit Lavafontänen am 7. November 2021 (Foto IGN). d) Bis in 3,5 km Höhe reichende Aschewolke am 18. November 2021 (Foto IGN).



Abb. 3: Dunkle pyroklastische Asche prägt seit der Eruption des Tajogaite Vulkans weite Flächen im Süden der Insel La Palma. Diese Aufnahmen entstanden in ca. 2 km Entfernung vom Vulkan (Foto: C. Beierkuhnlein).

Bei ozeanischen Inseln unterscheidet sich die Art des Vulkanismus teils sehr deutlich. Der strombolianische Vulkanismus zeichnet sich durch den Auswurf großer Mengen pyroklastischen Materials unterschiedlicher Größe (Asche, Lapilli, Bomben) aus, wohingegen der hawaiianische stärker durch Lavaflüsse geprägt ist. Das pyroklastische Material kann beim Aufschlag Pflanzen direkt schädigen (NOGALES et al. 2022) oder die Vegetation einfach komplett bedecken (BEIERKUHNLEIN et al. 2023). Die vulkanische Aktivität kann lange anhaltend bis kontinuierlich sein, wie auf den Liparischen Inseln, oder nur phasenweise auftreten, wie auf La Palma.

6. Feuer und Waldbrände

Im Verlauf der letzten Jahrzehnte waren Waldbrände ein ausgeprägtes Phänomen (nicht nur) auf den Kanarischen Inseln, welche neben der Bedrohung menschlicher Interessen und der Gefahren für Leib und Leben auch als eine Gefährdung der Artenvielfalt gesehen werden (MOLINA-TERRÉN et al. 2018), auch wenn einige Ökosysteme entweder eine hohe Resilienz und gute Regenerationsmöglichkeiten aufweisen oder aufgrund ihrer hohen Feuchte nur bedingt betroffen sind. Allerdings kommt Feuer als zusätzlicher Stress zur Herbivorie durch eingeschleppte Tierarten (Kaninchen, Ziegen, Mähnschafe) noch hinzu, was insbesondere in den Hochlagen der Kanarischen Inseln mit dem dortigen hohen Anteil endemischer Arten bedenklich ist (IRL et al. 2014).

Im Verlauf der letzten Jahrzehnte waren ausgedehnte Waldbrände keine Seltenheit, allerdings waren sie in der Regel von Menschen ausgelöst. Die aktuelle Feuergeschichte des Kanarenkiefern-Waldes ist deshalb bestens bekannt, ebenso wie die Auswirkungen auf die Biodiversität (MOLINA-TERRÉN et al. 2018, WEISER et al. 2021). Waldbrände werden als Gefährdung (GARZÓN-MACHADO et al. 2012) aber auch, durch den durch sie bewirkten Stoffumsatz und die Mineralisierung der Nährstoffe aus der Nadelstreu, als Beitrag zum Erhalt dieses typischen Ökosystems angesehen (GRATZER & JENTSCH 2022).

Pinus canariensis C.Sm. ex DC. und andere weit verbreitete verholzende endemische Arten wie *Erica canariensis* Rivas Mart., Marín Osorio & Wildpret oder *Cistus symphytifolius* Lam. erscheinen als bestens an Feuer angepasst, denn sie können nach Waldbränden aus verschiedenen Pflanzenorganen erneut austreiben und somit ihre Stellung in der Pflanzengemeinschaft behaupten (CLIMENT et al. 2004).

Allerdings ist es denkbar, dass die Fähigkeit von Pflanzenarten diese extreme Einwirkung und zumeist komplette Defoliation zu überstehen ein sekundäres Ergebnis einer Anpassung an völlig andere Schädigungen sein könnte. Eine ähnliche Schädigung von pflanzlichen Organen wird durch toxische Gase bewirkt, die bei Vulkanausbrüchen freigesetzt werden. Die Eruption des Jahres 2021 auf La Palma führte keineswegs zu Waldbränden. Auch wenn die 1200°C heiße Lava durch Kiefernwald floss und Bäume direkt berührte, gingen diese nicht in Flammen auf. Sie verloren lediglich in direkter Nähe zum Lavastrom durch dessen Hitze ihre Nadeln (Abb. 4). Vulkanologen detektierten Sauerstoffmangel durch abfließendes Kohlenmonoxid in der bodennahen Luftschicht am Lavastrom.

Die großflächigen chlorotischen Verfärbungen der Wälder und teils vollständigen Nadelverluste gingen auf Schwefelgase zurück, welche in enormen Mengen ausgestoßen wur-



Abb. 4: Bemerkenswerte Resistenz von *Pinus canariensis* C.Sm. ex DC. gegenüber Hitze. a) Direkt am Lavastrom des Jahres 2021 wachsende Kanarenkiefer mit hitzegeschädigten Nadeln. Eine Entzündung fand sehr wahrscheinlich aufgrund Sauerstoffmangels nicht statt. b) Direkt in einem flachen Lavastrom stehende Kiefer, welche fünf Monate nach dem Ende der Eruption erneut austreibt (Foto: C. Beierkuhnlein).

den. In der ersten Phase der Eruption waren dies mehr als 40.000 t Schwefeldioxid pro Tag (WEISER et al. 2022). Da solche Phänomene im Verlauf der Genese ozeanischer Inseln und während der Entwicklung ihrer Vegetation als häufig anzusehen sind, ist es durchaus denkbar, dass die selektierte Fähigkeit nach komplettem Blattverlust wieder auszutreiben durch wiederholte Einwirkung toxischer Gase während der phylogenetischen Entwicklung zumindest gefördert wurde.

Überraschend ist tatsächlich, dass auf der Insel Teneriffa in Sedimentprofilen ein Anstieg von Mikroholzkohle als Hinweis auf Waldbrände erst vor ca. 2000 Jahren festzustellen ist (DE NASCIMENTO et al. 2009). Auf La Gomera beginnt der Anstieg bereits vor ca. 4000 Jahren und verstärkt sich dann vor etwa 2000 Jahren (NOGUE et al. 2013). Ein frühes menschliches Verursachen von Bränden ist damit nicht auszuschließen, denn Karthager, Phönizier und Griechen waren zu dieser Zeit bis hierhin vorgedrungen. Eine alternative Erklärung wäre ein vorheriges feuchteres Klima, welches Waldbrände unterdrückt hätte. Ein solches Klima ist im frühen Holozän für Nordafrika tatsächlich belegt. Es endete jedoch schon einige Zeit vor der Zunahme von Holzkohle in den Profilen (PETIT-MAIRE et al. 1999). In älteren Sedimentschichten ist bis zum Beginn des Holozäns nahezu keine Holzkohle nachweisbar. In jedem Fall waren Waldbrände über lange Zeiträume hinweg kein essenzielles Störungsregime und damit kaum evolutiv wirksam.

7. Inselsyndrome und Konvergenz

Inselarten sind dafür bekannt bestimmte morphologische oder ethologische Syndrome aufzuweisen, also Eigenschaften, die fehlen, beziehungsweise über evolutive Zeiträume hinweg verloren gegangen sind (Bewehrung, Scheu, Flugfähigkeit, Toxizität), weil sie nicht

benötigt wurden, oder Eigenschaften, die sich auf Inseln neu herausgebildet haben, wie Gigantismus oder Verholzung (WALLACE 1880, CARLQUIST 1974, BEIERKUHNLEIN 2007, WHITTAKER et al. 2023). Die charakteristische Abwesenheit oder das besondere artübergreifende Auftreten von bestimmten Eigenschaften ist durch die stark eingeschränkten biotischen Interaktionen zu erklären, denn Inseln sind aufgrund ihrer abgeschiedenen Lage artenarm im Vergleich zu ähnlichen kontinentalen Lebensräumen. Folglich sind potenziell verfügbare ökologische Nischen oft unbesetzt.

Antagonistische Beziehungen wie Prädation oder Herbivorie können auf Inseln nahezu völlig fehlen (MOREIRA et al. 2021), weshalb Anpassungen wie Bewehrung oder toxische Inhaltsstoffe, verloren gehen können. Neben diesen spezifischen Einschränkungen biotischer Prozesse sind auch die abiotischen Mechanismen, welche Lebenszyklen und die Morphologie von Arten beeinflussen, von besonderer Qualität. In diesem Beitrag möchte ich mich insbesondere mit der Rolle des Vulkanismus befassen.

Ein Hinweis auf das Vorliegen von über Artgrenzen hinaus allgemein wirkenden Prozessen ist die Herausbildung ähnlicher Eigenschaften in einem breiten taxonomischen Spektrum. Die Evolution konvergenter Eigenschaften, also beispielsweise ähnlicher Morphologie, ist nicht zufällig, sondern erfolgt aufgrund der Selektion erfolgreicher Schemata und Lebensformen (LENS et al. 2013). Bei Pflanzen ist auf Inseln die Tendenz zu verholzen sehr ausgeprägt. Dies betrifft selbst Gattungen und Arten deren nächste Verwandte auf dem Kontinent ausschließlich krautig sind.

Die Ausbreitung von Samen durch effiziente Vektoren (z. B. Vögel) trägt zur Durchmischung von Populationen und zur Ausbreitung zwischen Inseln bei, weshalb Pflanzenarten mit fleischigen Früchten (viele vorherrschende Arten des Lorbeerwaldes) eher Archipel-Endemiten sind, die auf mehreren Inseln vorkommen, und Arten mit weniger attraktiven Früchten eher auf einzelne Inseln beschränkt bleiben (GARCÍA-VERDUGO et al. 2014). Archipel-Endemiten (Multi-Island Endemics, MIE) sind als weniger diversifizierte Abstammungslinien nicht nur älter, sondern auch weiterverbreitet und eher dominierend in Ökosystemen. Dies sollte aber nicht dazu verleiten, die enger in ihrer Verbreitung begrenzten Insel-Endemiten (Single-Island Endemics, SIE), welche sich in der jüngeren Vergangenheit stärker differenziert haben, als ökologische „Verlierer“ zu bezeichnen (FERNÁNDEZ-PALACIOS et al. 2021).

8. Lebensformenspektren und Endemismus

Die Kanarischen Inseln sind durch eine außergewöhnlich große Zahl endemischer Pflanzenarten gekennzeichnet (BEIERKUHNLEIN et al. 2021) (Tabelle 1). Adaptive Radiation wird als gängige Erklärung für diese Vielfalt an Endemiten herangezogen, was aufgrund der geringen Artenvielfalt und unbesetzter ökologischer Nischen als Folge geographischer Isolation und jungen Inselalters verständlich ist. Die zunehmende Wahrscheinlichkeit von Speziation bei hoher Artenvielfalt (EMERSON & KOLM 2005) kann deshalb sicherlich nicht als Erklärung für den hohen Grad an Endemismus dienen (siehe auch WHITTAKER et al. 2007). Vor allem aber wird das Zusammenspiel aus biologischen Prozessen der Artbildung und der Landschaftsdynamik außer Acht gelassen (AGUILEE et al. 2013).

	Kanarische Inseln		La Palma	
Alle Gefäßpflanzenarten	2417		1162	
Lebensform = Phan./Nanophan./Cham.	804	33,26 %	309	26,59 %
endemische Arten	608	25,16 %	209	17,99 %
Single Island Endemics (SIE)	359	14,85 %	47	4,05 %
Multi Island Endemics (MIE)	249	10,30 %	162	13,94 %
verholzende Endemiten (% End. Spec.)	412	67,76 %	137	65,55 %
Single Island verholzende Endemiten (SIWE)	269	44,24 %	38	18,27 %
Multi Island verholzende Endemiten (MIWE)	143	23,52 %	99	47,37 %

Tabelle 1: Anzahl und prozentueller Anteil verholzender Pflanzenarten an der Flora der Kanarischen Inseln und für die Insel La Palma (basierend auf der FloCan Checklist BEIERKUHNLEIN et al. 2021, ergänzt) (SIE = Single Island Endemics; MIE = Multi Island Endemics, SIWE = Single Island Woody Endemics, MIWE = Multi Island Woody Endemics).

Für alle Gefäßpflanzen, aber auch innerhalb der Lebensformen, nimmt der Anteil endemischer Arten an der Flora der Inseln innerhalb des Archipels von Ost nach West zu. Die geringsten Artenzahlen und den geringsten Anteil an endemischen Arten weisen die Farne auf, was durch die effiziente Ausbreitung dieser Pflanzen zu erklären ist. Ähnliches gilt für die anemogamen und oft auch anemochoren Gräser, welche einen großen Anteil nicht-heimischer Arten aufweisen. Deutlich artenreicher sind die krautigen Arten mit etwa der Hälfte der gesamten Flora. Besonders herauszustellen sind aber die strauchigen Arten mit 565 Vertretern, wovon ein großer Teil endemisch ist. In den westlichen Inseln können dies mehr als 50 % sein. Vor allem aber finden sich in dieser Gruppe sehr viele Insel-Endemiten. Bei den Bäumen überrascht der hohe Anteil nicht-heimischer Arten, welche als vorwiegend ornamentale Pflanzen etabliert wurden. Allerdings verhalten sich nur wenige Baumarten invasiv (Abb. 5).

Lebensformen werden unter ökologisch-evolutiven Kriterien in Bezug zu Artbildung und Biodiversitätsmustern gebracht (MÉDAIL et al. 2019, IRL et al. 2020, KLIMES et al. 2022). Die Mechanismen der Artbildung sind vielfältig und schließen aufgrund der engen Verwandtschaft insulärer Taxa auch hybridogene Prozesse mit ein. Die Gattung *Echium* umfasst aktuell laut "Plants of the World Online" (17.12.2023) 68 akzeptierte Arten (plus 5 akzeptierte Hybriden), 31 *Echium*-Arten sind verholzend, und 25 davon endemisch auf den Kanarischen Inseln, die anderen 6 verholzenden Endemiten sind von Madeira und den Kapverden. World Flora Online erkennt (17.12.2023) 73 Arten an, wobei es einige Abweichungen zu „Plants of the World Online“ gibt.

Bei der Gattung *Aeonium* ist eine ständige Überarbeitung zu konstatieren. Bei „Plants of the World Online“ sind 36 Arten akzeptiert, mit zwei Arten in Ostafrika, zwei auf Madeira und einer auf den Kapverden, also der Majorität der Arten endemisch auf den Kanaren. Zusätzlich sind 55 Hybride anerkannt (!), im Wesentlichen von den Kanaren (Plants of the World Online). Bei World Flora Online (17.12.2023) sind 86 Arten aner-

kannt (darunter mehr als 50, die vor kurzem noch als Hybride klassifiziert waren). Auch hier gibt es Abweichungen der anerkannten Arten zu Plants of the World Online. Sowohl die große Anzahl von Hybriden als auch die teils abweichende Auffassung zur Taxonomie sind ein Hinweis auf aktuelle Artbildungsprozesse, welchen wir uns nur schrittweise in unserem Verständnis annähern.

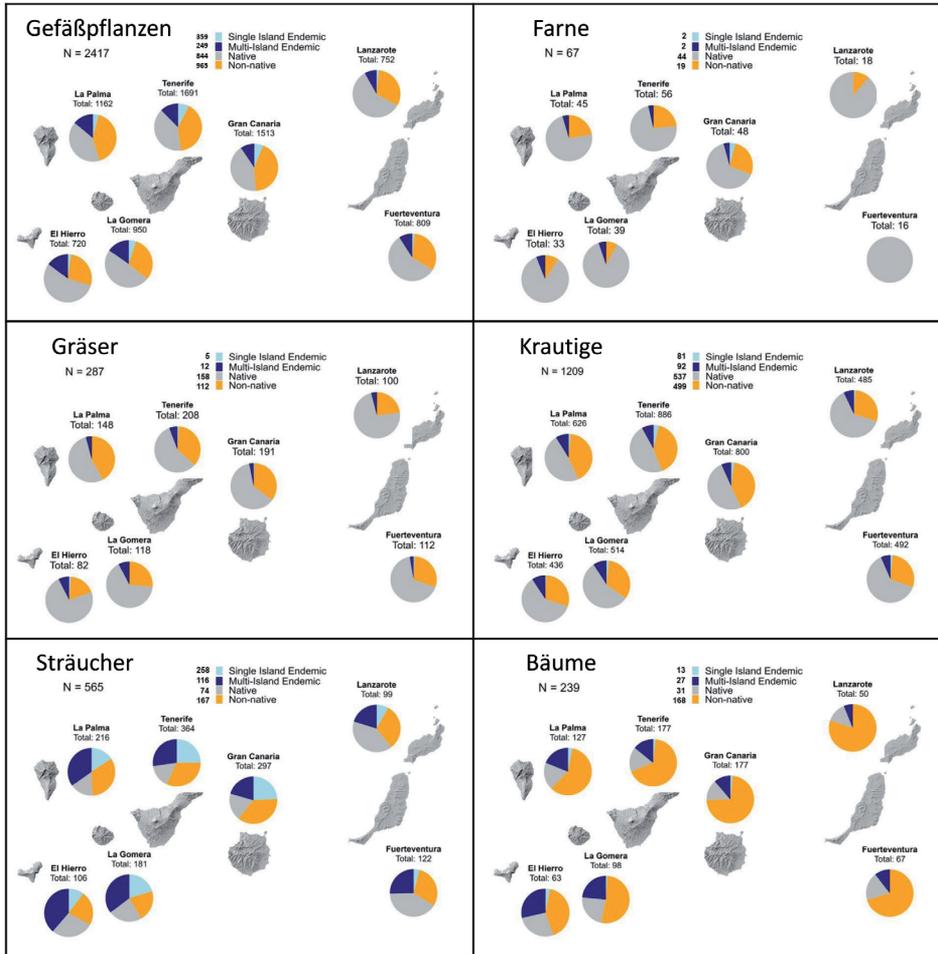


Abb. 5: Artenvielfalt und Endemismus für alle Pflanzenarten und für pflanzliche Lebensformen der Kanarischen Inseln. Der Anteil endemischer Arten nimmt nach Westen hin zu, wo sich die jüngeren, allerdings auch die topographisch stärker differenzierten Inseln befinden. Die meisten Farnarten sind heimisch, es gibt nur wenige Endemiten. Auch bei den Gräsern findet sich nur ein geringer Anteil endemischer Arten und ein erheblicher Anteil nicht-heimischer Arten. Dieser nimmt bei den krautigen Arten noch weiter zu. Völlig anders ist das Bild bei den zahlreichen strauchigen Arten, wo ein erheblicher Anteil endemisch ist. Aufgrund vieler eingeführter Baumarten unterscheidet sich diese Lebensform von der auch zahlenmäßig größeren Gruppe der Sträucher. Artenlisten wurden auf Grundlage der FloCan Checklist (BEIERKUHNEIN et al. 2021) zusammengestellt.

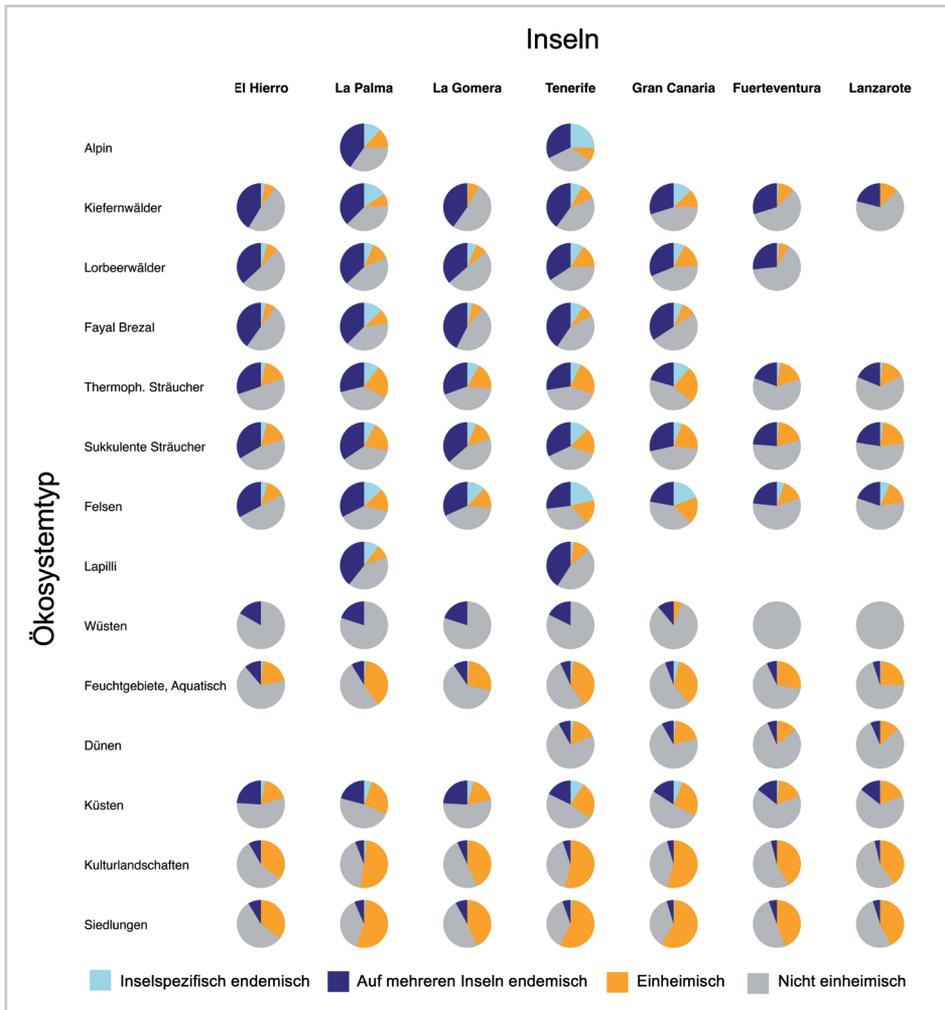


Abb. 6: Anteil endemischer, einheimischer und nicht heimischer Pflanzenarten am Artenspektrum kanarischer Ökosysteme auf der Grundlage von der FloCan Checklist von BEIERKUHNEIN et al. (2021). Nicht überraschend ist, dass Kulturlandschaften und Siedlungen einen hohen Anteil endemischer Arten aufweisen. Bemerkenswert ist der sehr hohe Anteil von Archipel-Endemiten in Wäldern und Gehölzen. Die alpine Stufe und Felsgesellschaften zeichnen sich durch einen besonders hohen Anteil von Endemiten aus, die nur auf einer einzelnen Insel vorkommen (nach BEIERKUHNEIN 2023, verändert).

Endemismus ist eine generelle Eigenschaft von Inseln (GRANT 1998, BALDWIN 2019). Dieses Phänomen wird gemeinhin über räumliche, funktionelle und ökologische Isolation erklärt (STEINBAUER et al. 2016, NÜRK et al. 2020, HOBHOM et al. 2021). Aufgrund dieser Tatsache tragen Inseln weit überproportional zur globalen Biodiversität bei (KIER et al. 2009). Jede Insel ist in gewisser Weise biologisch einzigartig und deshalb von hoher Schutzwürdigkeit. Räumliche Muster von Endemismus sind sowohl im gesamten

Kanarischen Archipel (REYES-BETANCORT et al. 2008) als auch auf einzelnen Inseln gut untersucht und verstanden (NEZADAL et al. 1999, IRL et al. 2017, WILDBRET DE LA TORRE & MARTIN OSORIO 2000).

Die Kanarischen Inseln sind eines der Untersuchungsgebiete, wo Artbildung und Verholzung besonders stark Hand in Hand gehen. Fallstudien zu unterschiedlichen Taxa liegen vor, wie beispielsweise zu *Sonchus* (KIM et al. 1996), *Echium* (BÖHLE et al. 1996), *Aeonium* (JORGENSEN & OLESEN 2001), *Sideritis* (BARBER et al. 2002), *Pericallis* (SWENSON & MANNS 2003), *Cheirolophus* (VITALES et al. 2014) und *Euphorbia* (ARNEST et al. 2021). All diese Taxa zeigen eine bemerkenswerte Radiation, die teils als "explosiv" bezeichnet wird (VITALES et al. 2014). Eine große Zahl verholzter endemischer Arten ist die Folge.

Diesen Endemismus allein über räumliche Isolation zu erklären, greift offensichtlich zu kurz, denn er ist mit konkreten morphologischen Merkmalen verknüpft. Ökologische Selektion fördert die Emergenz bestimmter Eigenschaften, welche unter den gegebenen Bedingungen ein erfolgreiches Überleben und Reproduktion versprechen. Folglich entspricht das regelhafte Muster kanarischer Endemiten dem Konzept der ökologischen Artbildung (SCHLUTER 2009, SCHOENER 2011, NOSIL 2012), in welchem ökologische und evolutionäre Dynamik miteinander verknüpft werden.

Pflanzliche Artbildung wird zwar durch räumliche Isolation gefördert, aber sie erfolgt in der Matrix einer Pflanzengemeinschaft (BEIERKUHNEIN 2023). Betrachtet man den Anteil endemischer Arten an verschiedenen Ökosystemen, so zeigt sich ein deutliches Muster (Abb. 6). Nicht verwunderlich ist der hohe Anteil endemischer Arten und der geringe Anteil nicht-heimischer Arten oberhalb der Waldgrenze im alpinen Bereich aufgrund der ökologischen Distanz zu vergleichbaren Lebensräumen auf dem Festland (STEINBAUER et al. 2012, STEINBAUER et al. 2016). Der Unterschied in der Bedeutung endemischer Arten zwischen den Wald- und Strauchformationen der tieferen Stufen im Vergleich zu Kulturlandschaften und Siedlungen ist sehr markant, wenn auch durch menschliche Überprägung gut verständlich. Wüsten, Dünen und Feuchtgebiete sollen aufgrund ihrer geringen Fläche und starken Überprägung nicht im Detail bewertet werden. Herauszustellen ist jedoch der hohe Anteil an Insel-Endemiten in Felsgesellschaften und der hohe Anteil an endemischen Arten auf jungen Lapillifeldern (welche insbesondere auf Teneriffa noch einer genaueren Betrachtung unterzogen werden sollten).

9. Selektion von verholzenden Arten

Das Verholzen von Arten auf Inseln, deren nächstverwandte Spezies auf dem Kontinent krautig sind, ist ein generelles und über Familien hinaus reichendes Phänomen mit klarem Schwerpunkt bei dikotylen Pflanzen (BANCROFT 1930, DULIN & KIRCHOFF 2010, LENS et al. 2013, GÓIS-MARQUES et al. 2020). Monokotyle sind zur eigentlichen Holzbildung nicht befähigt, können allerdings ähnliche überirdische Dauerstrukturen entwickeln (z. B. *Dactylis smithii* Link). Auch Palmen, wie *Phoenix canariensis* H. Wildpret, bilden eine Ausnahme.

Wie bei so vielen ökologischen Sachverhalten, so hat DARWIN (1859) zu diesem Thema bereits eine Erklärung versucht, auch wenn diese aus heutiger Sicht wenig überzeugt: „Ferner besitzen Inseln oft Bäume oder Büsche aus Ordnungen, welche anderwärts nur

Kräuter enthalten [...] und eine krautartige Pflanze, welche auf einem Continente keine Aussicht auf Erfolg bei der Concurrnz mit vielen vollständig entwickelten Bäumen hat, kann, wenn sie bei ihrer ersten Ansiedelung auf einer Insel nur mit anderen krautartigen Pflanzen in Concurrnz tritt, leicht durch immer höher strebenden und jene überragenden Wuchs ein Übergewicht über dieselben erlangen. So wird die natürliche Zuchtwahl die Höhe krautartiger Pflanzen, aus welcher Ordnung sie immer sein mögen, oft etwas vergrößern und dieselben erst in Büsche und endlich in Bäume zu verwandeln geneigt sein.“ (historische deutsche Übersetzung von Victor CARUS 1876). Immerhin hat Darwin mit seinen Aussagen über mehr als 150 Jahre hinweg einen diesbezüglichen wissenschaftlichen Diskurs angeregt.

Aktuell werden die Ursachen dieses Phänomens vor einem phylogenetischen und klimatologischen Hintergrund diskutiert (NÜRK et al. 2019, HOOFT VAN HUYSDUYNEN et al. 2021, ZIZKA et al. 2022). Die Klimate von Inseln zeichnen sich durch eher ausgeglichene Bedingungen aus. Die marine Matrix bewirkt eine gewisse Konstanz von Feuchte und Temperatur, welche durch Meeresströmungen, atmosphärische Zirkulation und Windregime, Strahlungshaushalt sowie durch das Relief modifiziert wird.

Solche Bedingungen fördern die Existenz langlebiger verholzender Arten und damit die Entwicklung von Wäldern und Strauchland als Vegetationsformation ganz unabhängig von primärer (anzestraler) oder sekundärer (Insel-) Verholzung. Bereits auf dem Kontinent verholzte Arten werden diesen Habitus kaum ablegen, auch wenn sie sich durch genetische Isolation über längere Zeit hin zu neuen Arten entwickeln. Es stellt sich aber die Frage, ob derartige klimatische Bedingungen dazu ausreichen, um aus krautigen Arten sekundär verholzte neue Arten entstehen zu lassen (DULIN & KIRCHHOFF 2010, LENS et al. 2013, NÜRK et al. 2019, ZIZKA et al. 2022).

Kürzlich haben wir einen zusätzlichen Mechanismus vorgestellt, welcher die Förderung verholzter Pflanzen durch die Selektion entsprechender Individuen innerhalb von Populationen erklären kann (BEIERKUHNLEIN et al. 2023) (Abb. 7). Aufgrund der Befunde im Gelände nach der aktuellen Aschedeposition auf der Insel La Palma finden wir, dass krautige Arten generell ab einer Aschenmächtigkeit von mehr als 10 cm nicht überleben. In einer experimentellen Studie wurde gezeigt, dass die Samenbank bei einer derartigen Überdeckung mit Asche nicht aktiviert werden kann. Keimlinge schaffen es nicht diese Schicht zu durchdringen (MEDINA et al. in prep.). Allerdings kann die Samenbank unter vulkanischer Tephra bis zu 60 Jahre nach der Deposition noch lebensfähig sein (WHITTAKER et al. 1995). Die Etablierung neuer Samen auf der Tephra-Oberfläche hängt nicht nur von der Entfernung zu Quellpopulationen, sondern auch von Bodenentwicklung und Nährstoffverfügbarkeit ab (WOOD & MORRIS 1990).

Bemerkenswert ist, dass schon bei geringer Aschenmächtigkeit Individuen von gemeinhin als krautig („acaulescent“) angesehenen Arten (z. B. *Bituminaria bituminosa* (L.) C.H.Stirt. und *Lotus campylocladus* Webb & Berthel.) die Tendenz zur Verholzung zeigen und entsprechend selektiert werden. Zwergsträucher überstehen auch etwas stärkere Bedeckung mit Asche, strauchige Arten bis zu einem Meter, und Bäume selbstredend deutlich mehr. Nach Beendigung des Ascheregens können sich nur jene Individuen reproduzieren, welche das Ereignis insofern überstanden haben, als sie noch aus der neuen Bodenoberfläche herausragen (Abb. 8).

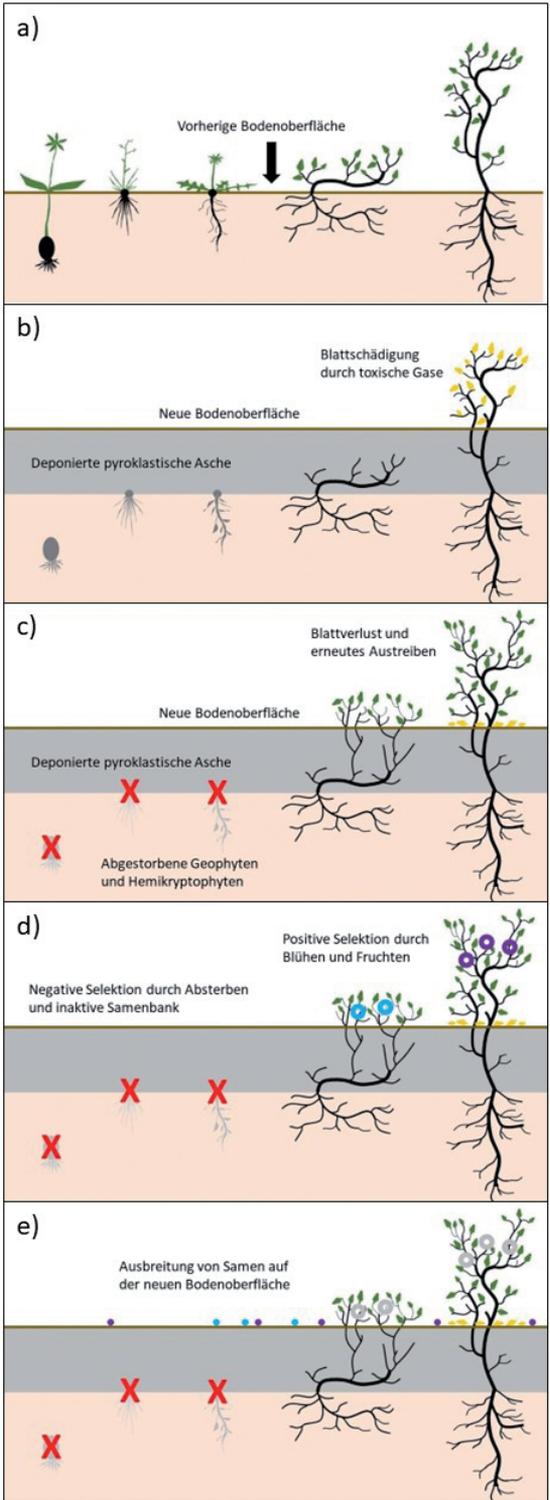


Abb. 7: Konzeptionelles Schema zur Selektion verholzender Pflanzenarten durch die Deposition pyroklastischer Asche im Verlauf von Vulkanausbrüchen auf ozeanischen Inseln.

a) Lebensformenspektrum vor einem Ausbruch,

b) Aschedeposition und Einwirkung toxischer Gase auf die bestehende Vegetation,

c) Überdeckung kleinwüchsiger krautiger Arten, Deaktivierung der Samenbank und erneutes Austreiben von Sträuchern und Bäumen,

d) Blühen und Reproduktion verbleibender Arten,

e) Ausbreitung von Diasporen auf der neuen Bodenoberfläche (Verändert nach BEIERKUHNLIN et al. 2023).



Abb. 8: a) *Bituminaria bituminosa* (L.) C.H. Stirt (links) wird in den meisten Florenwerken der Mittelmeerregion als Hemikryptophyt geführt. Auf vulkanischer Asche tendiert die Art dazu an der Basis zu verholzen. b) Der auf den Kanaren endemische *Lotus campylocladus* Webb & Berthel. (rechts) wird ebenfalls in internationalen Datenbanken als krautig geführt. Auch bei dieser ausdauernden und prostraten Art finden sich an der Basis verholzte Individuen (Foto: C. Beierkuhnlein).

Dieses theoretische Konzept birgt eine überraschende Ähnlichkeit mit dem prozessorientierten Lebensformenkonzept von RAUNKIAER (1907). In seinem Konzept geht es ebenfalls um die Lage der Überdauerungsknospen bezogen auf die Bodenoberfläche und zusätzlich auf die Höhe der Schneedecke während einer für das Pflanzenwachstum ungünstigen Jahreszeit. Auch wenn die saisonale Regelmäßigkeit und die temporale Einwirkung von Frost grundlegend andere Mechanismen verkörpern, so stellt doch die Lage der Überdauerungsorgane bezogen auf eine (neue) Bodenoberfläche eine gewisse Vergleichbarkeit her.

Zwar treten vulkanische Depositionsereignisse nicht in der Regelmäßigkeit von Jahreszeiten auf, aber sie sind auf ozeanischen Inseln keineswegs selten, jedenfalls bezogen auf evolutionäre Zeitskalen. Bei langlebigen Arten kann sich eine solche Einwirkung innerhalb ihres individuellen Lebenszyklus vielfach wiederholen. So hat der sogenannte “Patriarch”, ein 1050 Jahre altes Individuum von *Juniperus cedrus* Webb & Berthel. im Teide National Park auf Teneriffa, wie man dendrochronologisch zeigen kann, mehrere Ausbrüche überlebt (GARCÍA-CERVIGON et al. 2019).

Über Millionen Jahre und viele Generationen werden spezifische Eigenschaften von Individuen durch Störungsereignisse herausgeschält (JENTSCH & WHITE 2019). Experimentelle Studien und Modelle lassen darauf schließen, dass die Erholung von Lebensgemeinschaften nach derartigen Pulsen signifikant sein kann, aber von der Anpassung an spezifische Ereignisse und deren Qualität abhängt (HILLEBRAND & KUNZE 2020). Ganz allgemein wird zeitlich begrenzten Störungen eine wachsende Bedeutung in Ökologie und Vegetationskunde beigemessen (JENTSCH & WHITE 2019, WOHLGEMUTH et al. 2019).

Noch ist die Forschung zu solchen Störungen stark auf menschliche Einflüsse oder auf großflächige Ökosysteme, wie den borealen Wald, fokussiert (JONES & SCHMITZ 2009). Vergleichsweise seltene und lokale Ereignisse, wie der Ausbruch des Mount St. Helens

oder von Krakatau, werden mitunter als Singularitäten abgetan. Doch sollte man die grundlegende Bedeutung solcher Ereignisse nicht unterschätzen (WHITTAKER et al. 2000). Auch wenn geologische und erdgeschichtliche Prozesse zunehmend in der Inselbiogeographie Beachtung finden (STEINBAUER et al. 2013, BORREGAARD et al. 2017), so werden die verschiedenen Facetten des Vulkanismus bisher zu sehr ignoriert.

Verständlicherweise werden hochwüchsige Pflanzen mit stabilem verholztem Gewebe und einer ausgeprägten Borke weniger stark durch vulkanische Aschedeposition beeinträchtigt als niedrigwüchsige Arten mit krautigem Wuchs (ZOBEL & ANTOS 2018). Allerdings können sich solche Eigenschaften über wiederholte Selektion entsprechender Individuen auch allmählich herausbilden, wenn sie nicht schon, wie bei den Koniferen, in einer initialen Population vorhanden waren („ancestral woodiness“).

Die Effekte der Aschenablagerungen des Jahres 2021 reichen von einem kaum wahrnehmbaren feinen Schleier im Norden bis hin zu deutlichen Veränderungen des Reliefs in direkter Nähe des Kraters. Im Gegensatz zur hangabwärts fließenden Lava sind auch Hangbereiche am Oberhang über den an der Flanke des Berges gelegenen Krater stark verändert. Dort wo sich die Asche auf mehrere Meter auftürmt, ragen nur noch die Baumspitzen des ehemaligen Kanarenkiefern-Waldes aus der Fläche (Abb. 9).

Etwas weiter entfernt fehlt die komplette Strauchschicht des Waldes. Erst in einer Entfernung von etwa einem Kilometer sind vermehrt Sträucher zu finden. Offensichtlich gibt es Grenzen für das Überleben eines solchen Ereignisses, und nur Pflanzen mit einer stabili-



Abb. 9: a) Etwa 3 m mächtige frische Aschelagen 1 km südwestlich des Tajogaite Kraters. b) Bei dieser Aschemächtigkeit verbleiben lediglich die Baumspitzen der Kanarenkiefern. Aufgrund des semiariden Klimas im Lee der Insel erreicht jedoch kaum noch Feuchtigkeit den in mehreren Metern Tiefe gelegenen Wurzelhorizont dieser Bäume (Foto: C. Beierkuhnlein).

len Morphologie, welche aus den Ablagerungen herausragen, haben eine Chance zu überleben. Im semi-ariden Klima ist zusätzlich zu bedenken, dass eine sehr mächtige Aschedecke auf einem früheren Bodenhorizont den geringen Niederschlag bindet, so dass dieser die Wurzeln etablierter Pflanzen in teils mehreren Metern Tiefe nicht mehr erreicht, was zu deren Absterben führen kann.

10. Historische Aschedeposition und deren Vegetation

Die wiederholte Ablagerung substanzieller Mengen vulkanischer Aschen auf den Kanaren zeigt sich in anthropogenen Hanganschnitten und an Kliffs entlang der Küsten. Die Aschelagen unterscheiden sich dabei stark im Hinblick auf ihre Mächtigkeit, auch wenn sich diese zumeist in der Dimension weniger Meter bewegen (Abb. 10). Frühe indigene Bevölkerung nutzte diese weit verbreiteten grabbaren Tephra-Schichten für die Anlage von Höhlenbehausungen.

Auch in der Caldera de Taburiente auf La Palma sind die Wechsellagerungen zwischen Basaltdecken und Tephra-Schichten gut zu erkennen. Bedenkt man die ehemalige Höhe des Schildvulkans, dann ergeben sich tausende von Ereignissen seit der Entstehung der Insel vor ca. 1,8 Millionen Jahren (GUILLOU et al. 2001), also im Verlauf der Evolution



Abb. 10: Auf allen Inseln der Kanaren sind mächtige Lagen von Tephra weit verbreitet, welche je nach dem Grad der Verwitterung und der Beeinflussung durch aufliegende Laven unterschiedlich stark oxidiert sein können. (a,b,c La Palma, d La Gomera) (Foto: C. Beierkuhnlein).

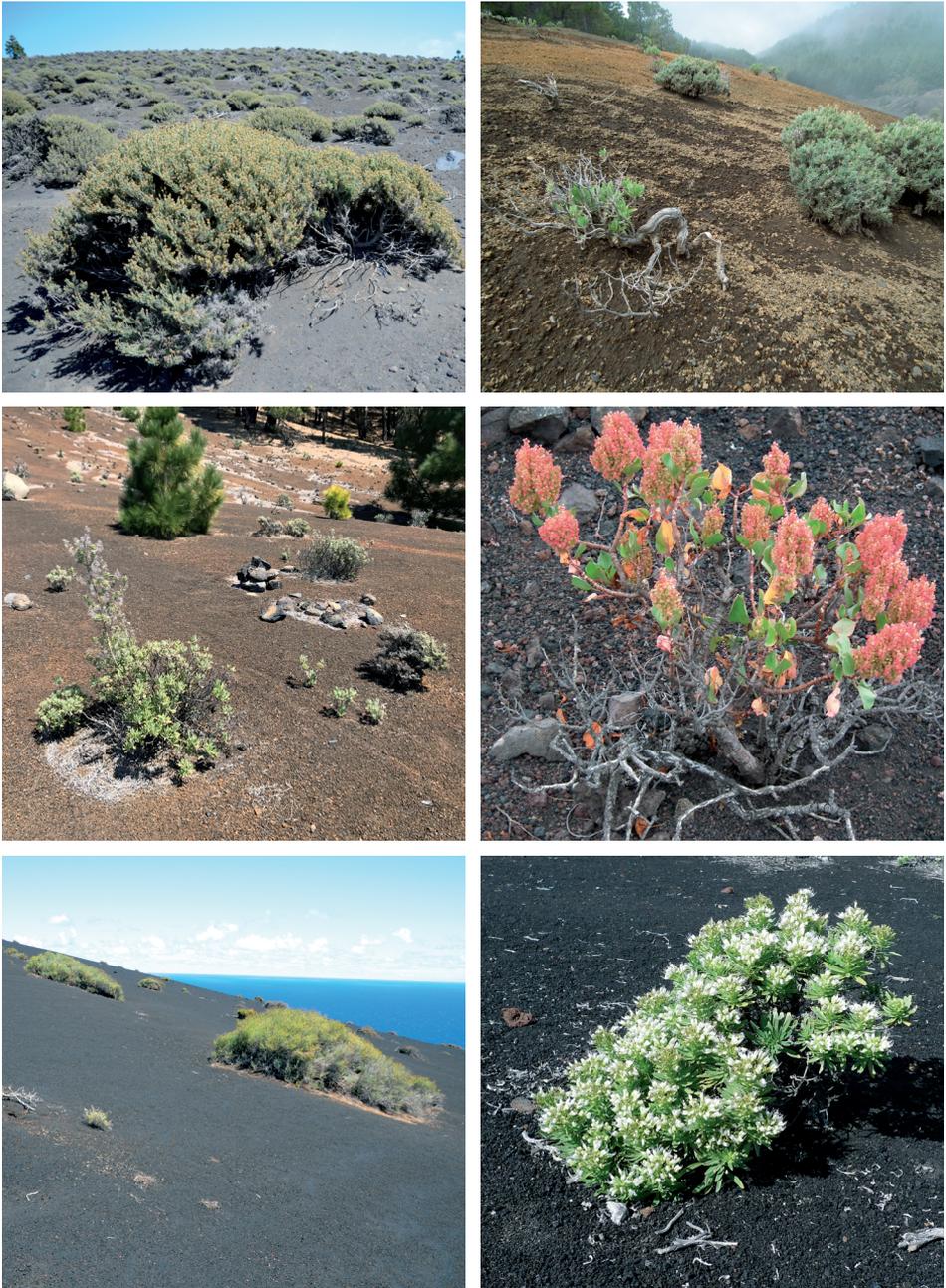


Abb. 11: Vegetation auf in historischer Zeit entstandener Tephra beziehungsweise Lapilli entlang des Bergrückens Cumbre Vieja auf La Palma. Endemische Arten herrschen vor wie a) *Plantago webbii* Barneoud (MIE) at 1890 m asl; b) *Pteroccephalus porphyranthus* Svent. (SIE) at 1600 m asl; c) *Bystropogon origanifolius* L'Hér. (MIE) at 1420 m asl; d) *Rumex lunaria* L. (MIE) at 600 m asl; e) *Schizogyne sericea* (L.f.) DC. (MIE) at 250 m asl; f) *Echium brevirame* Sprague & Hutch. (SIE) at 100 m asl. (MIE = Multi Island Endemic; SIE = Single Island Endemic) (Foto: C. Beierkuhnlein).



Abb. 12: Während und nach Niederschlagsphasen treten auf alter Tephra nicht-endemische und kurzlebige Therophyten in Erscheinung. a) *Tuberaria guttata* (L.) Fourr.; b) *Rumex bucephalophorus* L. c) Auf der frischen Asche des Jahres 2021 haben sich diese Arten noch nicht eingefunden. Lediglich an Hanganschnitten, wo die vorherige Bodenoberfläche und die entsprechende Samenbank freigelegt ist, ist ein Band annueller Arten, hier mit *Wahlenbergia lobelioides* (L.f.) Link zu erkennen (Foto: C. Beierkuhnlein).

aktueller Arten (MESSERSCHMID et al. 2023). Solche Ascheablagerungen, welche nicht verholzende Arten komplett überdeckten, waren folglich eher die Regel als die Ausnahme, und dies nicht nur auf La Palma, sondern auf allen Kanarischen Inseln (und auch auf anderen ozeanischen Inseln). Anhand des aktuellen Ereignisses kann darauf geschlossen werden, dass frühere Eruptionen noch deutlich mehr pyroklastisches Material förderten.



Abb. 13: Auf einzelnen aus der deponierten jungen Tephra herausragenden Felsen finden sich Restpopulationen von Pflanzenarten. Von hier aus kann die Wiederbesiedlung der vulkanischen Asche auch durch kurzlebige Arten erfolgen. Auch wenn die Samenbank unterhalb der Aschelagen noch lebensfähig sein mag, so kann diese nicht von Keimlingen durchdrungen werden (Foto: C. Beierkuhnlein).

Vom nördlichen Hauptvulkan im älteren Bereich der Insel La Palma wurden diese Lagen flächendeckend und immer wieder erneut über die Insel verteilt.

In historischer Zeit, also im Verlauf der letzten Jahrhunderte, waren auf der Insel La Palma Vulkane lediglich entlang des Rückens der Cumbre Vieja aktiv, also im südlichen Teil. Über historische Quellen sind zahlreiche Eruptionen genau datiert. Aus dieser vulkanischen Aktivität resultieren weitläufige Lapilli-Felder entlang des südlichen Bergrückens in Höhen zwischen 400 und 1900 Metern. Sie weisen nur eine geringe Vegetationsbedeckung auf, ein Hinweis, dass die Sukzession dort nur sehr langsam vonstattengeht. In der Nähe der natürlichen Baumgrenze kommen auf diesen Flächen vorwiegend endemische Zwergsträucher vor, wie *Plantago webbii* Barnéoud oder *Pterocephalus porphyranthus* Svent., welche große lokale Populationen bilden (Abb. 11).

In mittleren Lagen werden diese Lapilli-Felder von endemischen Sträuchern wie *Rumex lunaria* L. oder *Bystropogon origanifolius* L'Hér. besiedelt. Hangabwärts werden diese zunehmend ergänzt durch stammsukkulente Arten wie *Euphorbia lamarckii* Sweet oder *Kleinia neriifolia* Haw.. In Küstennähe finden sich auf Aschefeldern dann salztolerante Arten wie *Echium brevirame* Sprague & Hutch. sowie blattsukkulente Arten wie *Astydamia latifolia* (L.f.) Baill. oder *Aeonium davidbramwellii* H.Y.Liu. Nur *Astydamia* kommt als nicht-endemische perennierende heimische Art auch an marokkanischen und mauretanischen Küsten vor. Alle anderen Arten sind Archipel- oder Insel-Endemiten.

Nur direkt nach Niederschlägen gesellen sich einige nicht-endemische Therophyten hinzu, wie *Wahlenbergia lobelioides* (L.f.) Link, *Rumex bucephalophorus* L. oder *Tuberaria guttata* (L.) Fourr. (Abb. 12). Nach der Vollendung ihres kurzen Lebenszyklus gehen sie in die Samenbank ein, bis zum Eintreffen der nächsten günstigen Witterung. Werden die Flächen erneut von Asche bedeckt, kann die Samenbank nicht mehr reaktiviert werden, sondern es muss eine Besiedlung von außerhalb erfolgen, was Zeit benötigt. Allerdings können selbst Mikrostandorte wie einzelne Felsen als „safe sites“ für das lokale Überleben von Populationen auch kurzlebiger Arten wirken (Abb. 13). Ähnliches wurde in japanischen Vulkangebieten beobachtet (TITUS & TSUYUZAKI 2003).

11. Die Vorteile Stickstoff-fixierender Pflanzen

Die Eigenschaften vulkanischer Asche als Grundlage für Bodenbildung und Pflanzenernährung sind durchaus komplex (ALONSO-GONZALEZ et al. 2021). Vulkanische Böden enthalten essenzielle Spurenelemente aber auch toxische Stoffe (ALONSO GONZALEZ et al. 2021). Sie können erhebliche Mengen an Kohlenstoff binden und damit die Nährstoffverfügbarkeit verbessern (UGOLINI & DAHLGREN 2002). Pyroklastische Aschen stellen potenziell ein breites Spektrum von Nährstoffen bereit, welche aber auf jungen Vulkaninseln nur teils pflanzenverfügbar sind. Wenn hinreichend Zeit für Verwitterung und Bodenbildung besteht, wie in vielen kontinentalen Vulkangebieten, dann ist vulkanisches Material die Grundlage der fruchtbarsten Böden (UGOLINI & DAHLGREN 2002). Unter humiden Bedingungen wird die Entwicklung von locker gelagerten fruchtbaren und gut durchwurzelbaren Andosolen gefördert. Unter ariden bis semi-ariden Verhältnissen, wie sie im Lee



Abb. 14: Nach dem Waldbrand des Jahres 2016 bildete *Lotus campylocladus* Webb & Berthel subsp. *hillebrandii* (Christ) Sandral & D.D. Sokoloff umgehend üppige Teppiche. Bei ausreichendem Niederschlag kann diese stickstofffixierende Leguminose rasch eine große Biomasse aufbauen und die durch den Waldbrand verfügbaren Nährstoffe effizient nutzen. Ähnliches geschah nach der Deposition geringer Mengen vulkanischer Asche in ausreichender Entfernung zum Krater (Foto: C. Beierkuhnlein).

der Kanareninseln vorliegen, erfolgt die Entwicklung stark verzögert, und dies gilt insbesondere dann, wenn durch Eruptionen immer wieder neue Aschelagen deponiert werden.

Was vulkanischen Aschen fehlt sind pflanzenverwertbare Stickstoffverbindungen. Symbiontisch mit Stickstoff-fixierenden Bakterien lebende Pflanzen wie Leguminosen oder auch *Myrica faya* Aiton können diese Einschränkung ausgleichen, sobald der Boden mit ihren Symbionten inokuliert ist (ISHAQ et al. 2020). Kommt dann noch Niederschlag hinzu, so bildet sich in Kürze ein üppiger, aber oft kurzlebiger Teppich von Fabaceae auf dem sonst nahezu kahlen Waldboden der Kanarenkiefern-Wälder (Abb. 14).

Für die Kanarischen Inseln sind 219 Pflanzenarten der Fabaceae dokumentiert. Das entspricht in etwa 9 % der gesamten Flora (BEIERKUHNLEIN et al. 2021). Etwas weniger als die Hälfte dieser Arten sind nicht-heimisch, von den heimischen ist mehr als die Hälfte verholzend, und zahlreiche dieser Arten sind endemisch (Tabelle 2). Zieht man Infrataxa wie Subspezies hinzu, dann erhöht sich der Beitrag endemischer Pflanzen nochmals deutlich. Und es kommen noch weitere Stickstoff-fixierende Arten aus anderen Familien hinzu.

	Kanarische Inseln					La Palma				
	All	SIE	%	MIE	%	All	SIE	%	MIE	%
Alle Arten der Fabaceae	219	28	12,8	21	9,6	101	4	4,0	13	12,9
Einheimische Fabaceae	127	28	22,04	21	16,5	63	4	6,3	13	20,6
Verholzende Fabaceae	70	18	25,7	15	21,4	24	4	16,7	9	37,5
Davon baumförmig	35	3	8,6	6	17,1	18	2	11,1	6	33,3
Davon strauchförmig	22	8	34,8	5	21,7	4	1	25,0	2	50,0
Davon Zwergsträucher	13	7	53,8	4	30,8	2	1	50,0	1	50,0
Einheimisch = native (native + SIE + MIE); Verholzend = woody (Tree + Shrub + Dwarfshrub)										

Tabelle 2: Innerhalb der Familie Fabaceae ist ein großer Teil der Arten eingeschleppt, doch sind diese vorwiegend krautig und kurzlebig. Unter den heimischen Arten gibt es eine einen großen Anteil an verholzten Arten, wovon fast die Hälfte endemisch ist (basierend auf der FloCan Checklist BEIERKUHNLEIN et al. 2021) (SIE = single-island endemic; MIE = multi-island endemic).

Auch wenn Stickstoff-fixierende Bakterien eine wesentliche Voraussetzung für die erfolgreiche Entwicklung von symbiontisch mit ihnen lebenden Pflanzen, wie Leguminosen, sind, so mutet es doch seltsam an, dass sie auf Inseln eine Limitierung darstellen sollten, denn sie verfügen über eine effiziente Ausbreitung. Ein makroökologischer Vergleich zwischen Inseln und terrestrischen Lebensräumen im Hinblick auf den Anteil mutualistisch Stickstoff-fixierender Pflanzenarten (DELAVALAUX et al. 2022) darf nicht alle ozeanischen Inseln der Welt mit Savannen der südlichen Hemisphäre und subtropischen Trockenge-

bieten vergleichen, wo Leguminosen aufgrund ihres Vorteils eines optimierten Wasserhaushalts vorherrschen, und andererseits die gesamte boreale Zone, große Teile der temperaten Zone und alle kontinentalen Inseln ignorieren. Zumindest für die Kanaren liegt der Anteil von mutualistisch Stickstoff-fixierenden Pflanzenarten (BEIERKUHNLIN et al. 2021) deutlich über dem kontinentalen Mittel von ca. 8% (DELAUVAUX et al. 2022). Allerdings ist es verständlich, dass extrem isolierte ozeanische Inseln (>4000 km Distanz zum Festland) tatsächlich weniger mikrobielle Partner für Stickstoff-fixierende Pflanzenarten aufweisen. Dies ist jedoch nicht auf deren vulkanische Entstehung, sondern rein auf die geographische Isolation zurückzuführen.

12. Diskussion

Die ausgeprägte Topografie verbunden mit steilen unzugänglichen Hängen und starken klimatischen Gradienten ist eine Hauptursache für die faszinierende Vielfalt der kanarischen Flora, der Pflanzengemeinschaften und Ökosysteme. Weite Landstriche sind entweder gar nicht zugänglich oder nicht für menschliche Nutzung geeignet. Die günstigen Klimabedingungen der „Glücklichen Inseln“ tun ihr übriges.

Vulkanische Aktivität erfolgt, zumindest aus menschlicher Perspektive, in größeren Abständen und zeitlich limitiert. Der Beitrag zur Entstehung der Inseln, ihres Reliefs und der Böden ist offensichtlich, doch wurde bisher die Dynamik und die Vielfalt vulkanischer Prozesse im Hinblick auf Artbildung und Endemismus weitgehend ignoriert. Vor allem die Rolle toxischer Gase sowie die Ablagerung pyroklastischen Materials über weite Teile der Inseln wurde wenig beachtet. Über evolutive Zeitskalen hinweg, sind solche Ereignisse jedoch äußerst häufig, zumindest in den ersten Jahrhunderttausenden bis Millionen Jahren der Entstehung ozeanischer Inseln.

Aktuell wird die Vegetation der Kanaren zunehmend durch den Klimawandel gefährdet (HARTER et al. 2015). Existenziell ist die Ausgeglichenheit der Klimabedingungen in der Passatzone. Zunehmend treten jedoch Abweichungen wie Dürreperioden auf. Für eine endemische Vegetation, welche durch klimatische Konstanz geprägt ist, ist eine solche Entwicklung durchaus bedrohlich.

Daneben bedroht der ständige Verbiss durch eingeführte herbivore Säugetiere, vor allem invasive Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758), jene endemische Arten, die keinerlei Schutzmechanismen ausbilden konnten. Auch konkurrenzstarke invasive Pflanzenarten, wie *Cenchrus setaceus* (Forssk.) Morrone, sind zunehmend problematisch für die auf kleine Flächen begrenzten endemischen Pflanzenarten (WALENTOWITZ et al. 2019).

Bemerkenswert ist die große Zahl nicht-heimischer Baumarten, welche als Zier- und Nutzpflanzen eingeführt wurden und sich teils mit dauerhaften Populationen etablieren konnten, wie dies bei der Esskastanie, *Castanea sativa* Mill., der Fall ist (DEVKOTA et al. 2020). Dennoch ist die ausdauernde Vegetation der Kanaren, im Vergleich mit anderen ozeanischen Inseln, noch relativ wenig von invasiven Arten geprägt. Nicht-heimische Arten bleiben noch weitgehend auf die Siedlungen, Straßenränder und Kulturlandschaften beschränkt. Ausnahmen sind das aggressiv sich ausbreitende *Cenchrus setaceus*, sowie in schattigen Wäldern *Ageratina adenophora* (Spreng.) R.M.King & H.Rob. und *Ageratina*

riparia (Regel) R.M.King & H.Rob.. In den Tieflagen finden sich verschiedene Opuntien und Agaven sowie *Nicotiana glauca* Graham.

Schon lange wird auf die zunehmende Bedrohung der kanarischen Lebensräume durch menschliche Eingriffe aufmerksam gemacht (PARSONS 1981). Heute wird dem Naturschutz zwar vor allem im Hinblick auf einen sanften Tourismus eine wachsende Bedeutung beigemessen und große Teile der Inseln sind als Schutzgebiete ausgewiesen, doch mangelt es an personeller Ausstattung der Naturschutzbehörden und an der Umsetzung konkreter Maßnahmen zum Erhalt der einmaligen Flora und Vegetation (CAUJAPÉ-CASTELLS et al. 2010, IRL et al. 2017, WHITTAKER et al. 2023).

Zusammenfassung

Inseln dienen seit langem als natürliche Experimente und Modellsysteme für vegetationskundliche und biogeographische Forschung. Grundlegende Prozesse der Artbildung und der Organisation von Lebensgemeinschaften können hier untersucht werden. Aufgrund ihrer großen Ähnlichkeit sind ozeanische Inseln von vulkanischer Genese, wie die Kanaren, am besten für solche Forschung geeignet. Über evolutionäre und erdgeschichtliche Zeitskalen hinweg waren solche Inseln wiederholten Eruptionen ausgesetzt. Strombolianischer Vulkanismus herrscht vor, der neben Lava auch pyroklastisches Material (Aschen, Lapilli, Tephra) und toxische Gase produziert. Aktiver Vulkanismus kann folglich die Vegetation über weit größere Bereiche hinweg beeinflussen als lediglich durch einen Lavafluss. Die Selektion spezifischer Anpassungen und Pflanzeigenschaften, welche ein Überleben und anschließende Reproduktion unter solchen Bedingungen ermöglichen, ist ein Prozess, der letztlich auch die Artbildung und Endemismus fördert. Nach der aktuellen Eruption des Tajagoite Vulkans am Hang der Cumbre Vieja auf der Insel La Palma konnte man beobachten, dass Kräuter und Gräser auf den neuen Aschelagen großflächig fehlten, sobald eine Mächtigkeit von etwa 20 cm erreicht war. Die meisten verholzenden Arten regenerierten sich, obwohl sie durch die Einwirkung schwefelhaltiger Gase stark geschädigt waren. Viele waren schon nach kurzer Zeit erneut in Vollblüte. Derartige Selektion von niedrigen Gehölzen war bis zu einer Aschentiefe von einem Meter zu beobachten. Bemerkenswerterweise handelt es sich dabei fast ausschließlich um endemische Arten der Insel oder des Archipels. Hieraus kann abgeleitet werden, dass die Ablagerung vulkanischer Asche, als ein charakteristisches Phänomen vulkanischer Inseln eine Selektion hin zur Förderung verholzender Arten bewirkt. Dies kann eine zusätzliche Erklärung für das Vorherrschen von Gehölzen unter den endemischen Pflanzenarten dieser Inseln dienen, aber auch von globaler Bedeutung für ozeanische Inseln sein. Nach der aktiven Phase des Vulkanismus sind es die biotischen Interaktionen in Lebensgemeinschaften, welche Eigenschaften wie Verholzung oder Stickstofffixierung erhalten. Auf der Grundlage einer aktualisierten Checklist für die Kanarischen Inseln zeige ich, dass verholzende Arten und verholzende Stickstoff-fixierer überdurchschnittlich zur Flora dieses Archipels beitragen. Die Bedeutung solcher Arten wächst mit der Natürlichkeit der Lebensbedingungen, was als Hinweis dahingehend gesehen werden kann, dass langfristige evolutionäre Prozesse (noch immer) bedeutsamer sind als menschliche Einflüsse.

Literatur

- AGUILEE, R., D. CLAESSEN & A. LAMBERT (2013): Adaptive radiation driven by the interplay of eco-evolutionary and landscape dynamics. – *Evolution* 67: 1291–1306.
- ALONSO GONZALEZ, P., E. PARGA-DANS, P. ARRIBAS BLÁZQUEZ, O. PÉREZ LUZARDO, M.L. ZUMBADO PEÑA, M.M. HERNÁNDEZ GONZÁLEZ, et al. (2021): Elemental composition, rare earths and minority elements in organic and conventional wines from volcanic areas: The Canary Islands (Spain). – *PLoS ONE* 16(11): e0258739.
- ANCOCHEA, E., F. HERNÁN, A. CENDRERO, J.M. CANTAGREL, J. FÚSTER, E. IBARROLA & J. COELLO (1994): Constructive and destructive episodes in the building of a young oceanic island, La Palma, Canary Islands, and genesis of the Caldera de Taburiente. – *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 60 (3): 243–262.
- APLET, G.H., R.F. HUGHES & P.M. VITOUSEK (1998): Ecosystem development on Hawaiian lava flows: biomass and species composition. – *Journal of Vegetation Science* 9: 17–26.
- ARMITAGE, S.J., N.A. DRAKE, S. STOKES, A. EL-HAWAT, M.J. SALEM, K. WHITE, P. TURNER & S.J. MCLAREN (2007): Multiple phases of North African humidity recorded in lacustrine sediments from the Fazzan Basin, Libyan Sahara. – *Quaternary Geochronology* 2: 181–186.
- ARNEST, A., C.-D. TRISTAN, O. MAURIN, M. MILLAN, C. EDELIN & K.W. TOMLINSON (2021): Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. – *New Phytologist* 231 (33): 1278–1295.
- BALDWIN, B.G. (2019): A new look at phenotypic disparity and diversification rates in island plant radiations. – *New Phytologist* 224: 8–10.
- BANCROFT, H. (1930): Arborescent habit in angiosperms. A review (continued). – *New Phytologist* 29: 227–275.
- BARBER, J.C., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, K.G. TURNER & R.K. JANSEN (2002): Origin of Macaronesian *Sideritis* L. (Lamioideae: Lamiaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequence datasets. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 293–306.
- BEIERKUNHLEIN, C. (2007): *Biogeographie*. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- BEIERKUNHLEIN, C. (2017): Inseln als globale Versuchsanordnungen und natürliche Laboratorien der Vegetationsökologie. – *Berichte der Reinhold-Tüxen Gesellschaft* 29: 39–51.
- BEIERKUNHLEIN, C. (2023): Speciation happens in company – not in isolation. – npj biodiversity submitted.
- BEIERKUNHLEIN, C., A. WALENTOWITZ & W. WELSS (2021): FloCan – A revised checklist for the flora of the Canary Islands. – *Diversity* 13: 480. + 257 S. Supplement.
- BEIERKUNHLEIN, C., M. NOGALES, R. FIELD, O.R. VETAAS, A. WALENTOWITZ, F. WEISER, R. STAHLMANN, M. GUERRERO-CAMPOS, A. JENTSCH, F.M. MEDINA & A. CHIARUCCI (2023): Volcanic ash deposition as a selection mechanism towards woodiness. – *npj Biodiversity* 2: 14.

- BENABID, A. & F. CUZIN (1997): Populations de dragonnier (*Dracaena draco* L. ssp. *ajgal* Benabid et Cuzin) au Maroc: valeurs taxonomique, biogéographique et phytosociologique. – C. R. Acad. Sci. Paris, Serie III 320: 267–277.
- BÖHLE, U.R., H.H. HILGER & W.F. MARTIN (1996): Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). – Proceedings of the National Academy of Sciences 93: 11740–11745.
- BORREGAARD, M.K., I.R. AMORIM, P.A.V. BORGES, J.S. CABRAL, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. FIELD, L.R. HEANEY, H. KREFT, T.J. MATTHEWS, J.M. OLESEN, J. PRICE, F. RIGAL, M.J. STEINBAUER, K.A. TRIANTIS, L. VALENTE, P. WEIGELT & R.J. WHITTAKER (2017): Oceanic island biogeography through the lens of the general dynamic model: assessment and prospect. – Biological Reviews 92: 830–853.
- BRAMWELL, D. (1997): Flora de las Islas Canarias. Rueda.
- CARLQUIST, S. (1974): Island Biology. Columbia University Press, New York.
- CARRACEDO, J. C., S. DAY, H. GUILLOU, E. RODRÍGUEZ BADIOLA, J.A. CANAS & F. J. PÉREZ TORRADOS (1998): Hotspot volcanism close to a passive continental margin: the Canary Islands. – Geological Magazine 135: 591–603.
- CARRACEDO, J.C., S.J. DAY, H. GUILLOU & P. GRAVESTOCK (1999): Later stages of volcanic evolution of La Palma, Canary Islands: Rift evolution, giant landslides, and the genesis of the Caldera de Taburiente. – Geological Society of America Bulletin 111: 755–768
- CARRACEDO, J. C., E.R. BADIOLA, H. GUILLOU, J. DE LA NUEZ & F. J. PÉREZ TORRADOS (2001): Geology and volcanology of La Palma and El Hierro, Western Canaries. – Estudios Geológicos 57: 175–273.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., A. TYE, D.J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA, A. SAKAI, K. BEAVER, W. LOBIN, F.F.B. VINCENT, M. MOURA, R. JARDIM, et al. (2010): Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. – Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12: 107–130.
- CHRIST, H. (1885): Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. – Engler's Botanische Jahrbücher 6.
- CLIMENT, J., R. TAPIAS, J.A. PARDOS & L. GIL (2004): Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). – Plant Ecology 171: 185–196.
- CUTTS, V., D.M. HANZ, M.P. BARAJAS-BARBOSA, F. SCHRODT, M.J. STEINBAUER, C. BEIER-KUHNLEIN, et al. (2023): Links to rare climates do not translate into distinct traits for island endemics. – Ecology Letters 26: 504–515.
- DALE, V.H., J. DELGADO-ACEVEDO & J. MACMAHON (2005): Effects of modern volcanic eruptions on vegetation. – In: MARTI, J. & G.J. ERNST (Hrsg.): Volcanoes and the Environment. Cambridge University Press, Cambridge, 227–248.
- DARWIN, C. (1839): Voyage of the Beagle. The Narrative of the Voyages of H.M. Ships Adventure and Beagle Vol. 3.
- DARWIN, C. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- DE NASCIMENTO, L., K.J. WILLIS, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R.J. WHITTAKER (2009): The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). – Journal of Biogeography 36: 499–514.

- DEL ARCO AGUILAR, M.J., R. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, V. GARZÓN-MARCHADO & B. PIZARRO-HERNÁNDEZ (2010): Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. – *Biodiversity and Conservation* 19: 3089–3140.
- DEL ARCO AGUILAR, M.J. & O. RODRÍGUEZ DELGADO (2018): *Vegetation of the Canary Islands*. Springer, Cham.
- DEL MORAL, R. & S.Y. GRISHIN (1999): Volcanic disturbances and ecosystem recovery. – *Ecosystems of Disturbed Ground* 5: 137–160.
- DELAVAUX, C.S., P. WEIGELT, S.M. MAGNOLI, et al. (2022): Nitrogen-fixing symbiotic bacteria act as a global filter for plant establishment on islands. – *Communications Biology* 5: 1209.
- DEVKOTA, R.S., R. FIELD, A. WALENTOWITZ, F.M. MEDINA, O. VETAAS, A. CHIARUCCI, F. WEISER, A. JENTSCH & C. BEIERKUHNLEIN (2020): Assessing the potential replacement of Laurel Forest by a novel ecosystem in the steep terrain of an oceanic island. – *Remote Sensing* 12: 4013.
- DRAKE, N.A., I. CANDY, P. BREEZE, S.J. ARMITAGE, N. GASMI, J.L. SCHWENNINGER, D. PEAT & K. MANNING (2022): Sedimentary and geomorphic evidence of Saharan megalakes: A synthesis. – *Quaternary Science Reviews* 276: 107318.
- DULIN, M.W. & B.K. KIRCHOFF (2010): Paedomorphosis, secondary woodiness, and insular woodiness in plants. – *The Botanical Review* 76: 405–490.
- ELIAS, R.B. & E. DIAS (2004): Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). – *Journal of Vegetation Science* 15: 331–338.
- EMERSON, B.C. & N. KOLM (2005): Species diversity can drive speciation. – *Nature* 434: 1015–1017.
- ERIKSSON, O., A. HANSEN & P. SUNDING (1974): *Flora of Macaronesia: Checklist of Vascular Plants*. – *Sommerfeltia*: Umea.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & J.L. MARTIN ESQUIVEL (2002): *Naturaleza de las Islas Canarias*, Sta. Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO, J.D. DELGADO, E. GARCÍA-DEL-REY, J.R. ARÉVALO & R.J. WHITTAKER (2011): A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. – *Journal of Biogeography* 38 (2): 226–246.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., R. OTTO, M.K. BORREGAARD, H. KREFT, J.P. PRICE, M.J. STEINBAUER, P. WEIGELT & R.J. WHITTAKER (2021): Evolutionary winners are ecological losers among oceanic island plants. – *Journal of Biogeography* 48 (9): 2186–2198.
- GARCÍA-CERVIGÓN, A.I., M. GARCÍA-HIDALGO, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, V. ROZAS, G. SANGÜESA-BARRERA & J.M. OLANO (2019): The Patriarch: a Canary Islands juniper that has survived human pressure and volcanic activity for a millennium. – *Ecology* 100: e02780.
- GARCÍA-VERDUGO, C., B.G. BALDWIN, M.F. FAY & J. CAUJAPÉ-CASTELS (2014): Life history traits and patterns of diversification in oceanic archipelagos: a meta-analysis. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 174: 334–348.
- GARZÓN-MACHADO, V., M.J. DEL ARCO AGUILAR, F. GONZÁLEZ & P.L. PÉREZ DE PAZ (2012): Fire as a threatening factor for endemic plants of the Canary Islands. – *Biodiversity and Conservation* 21: 2621–2632.

- GARZÓN-MACHADO, V., R. OTTO & M.J. DEL ARCO AGUILAR (2014): Bioclimatic and vegetation mapping of a topographically complex oceanic island applying different interpolation techniques. – *International Journal of Biometeorology* 58: 887–899.
- GÓIS-MARQUES, C.A., L. DE NASCIMENTO, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. MADEIRA & M. MENEZES DE SEQUEIRA (2020): Tracing insular woodiness in giant *Daucus* (s.l.) fruit fossils from the Early Pleistocene of Madeira Island (Portugal). – *Taxon* 68 (6): 1314–1320.
- GRANT, P.R. (1998): *Evolution on Islands*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- GRATZER, G. & A. JENTSCH (2022): Adaptation to disturbance. – In: WOHLGEMUTH, T., A. JENTSCH & R. SEIDL (Hrsg.): *Disturbance Ecology*. Springer, Cham, 117–139.
- GUILLOU, H., J.C. CARRACEDO & R.A. DUNCAN (2001): K–Ar, 40Ar–39Ar ages and magnetostratigraphy of Brunhes and Matuyama lava sequences from La Palma Island. – *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 106: 175–194.
- HANZ, D. M., V. CUTTS, M.P. BARAJAS-BARBOSA, A. ALGAR, C. BEIERKUHNEIN, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. FIELD, H. KREFT, M.J. STEINBAUER, P. WEIGELT, & IRL, S.D.H. (2022): Climatic and biogeographical drivers of functional diversity in the flora of the Canary Islands. – *Global Ecology and Biogeography* 31: 1313–1331.
- HARTER, D.E.V., S.D.H. IRL, B. SEO, M.J. STEINBAUER, R.G. GILLESPIE, K.A. TRIANTIS, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS & C. BEIERKUHNEIN (2015): Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands – Projections, implications and current knowledge. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17 (2): 160–183.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, A. & M.C. VALLS (1982): The historic eruptions of La Palma Island (Canarias). – *Arquipelago* 3: 83–94.
- HILDENBRAND, A., P.-Y. GILLOT, V. SOLER & P. LAHITTE (2003): Evidence for a persistent uplifting of La Palma (Canary Islands), inferred from morphological and radiometric data. – *Earth and Planetary Science Letters* 210: 277–289.
- HILLEBRAND, H. & C. KUNZE (2020): Meta-analysis on pulse disturbances reveals differences in functional and compositional recovery across ecosystems. – *Ecology Letters* 23 (3): 575–585.
- HOBÖHM, C., M. MORO-RICHTER, & C. BEIERKUHNEIN (2021): Distribution and Habitat Affinity of Endemic and Threatened Species – Global Assessment. – In: HOBÖHM, C. (Hrsg) *Perspectives for Biodiversity and Ecosystems*. Springer Professional, Cham, 233–277.
- HOHENESTER, A. & W. WELSS (1993): *Exkursionsflora für die Kanarischen Inseln. Mit Ausblicken auf ganz Makaronesien*. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- HOOFT VAN HUYSDUYNEN, A., S. JANSSENS, V. MERCKX, R. VOS, L. VALENTE, A. ZIZKA, M. LARTER, B. KARABAYIR, D. MAASKANT, Y. WITMER, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, L. DE NASCIMENTO, R. JAÉN-MOLINA, J. CAUJAPÉ CASTELLS, Á. MARRERO-RODRÍGUEZ, M. DELARCO & F. LENS (2021): Temporal and palaeoclimatic context of the evolution of insular woodiness in the Canary Islands. – *Ecology and Evolution* 11 (7): 12220–12231.
- IRL, S.D.H., M.J. STEINBAUER, J. MESSINGER, G. BLUME-WERRY, Á. PALOMARES-MARTÍNEZ, C. BEIERKUHNEIN & A. JENTSCH (2014): Burned and devoured—Introduced herbivores, fire, and the endemic flora of the high-elevation ecosystem on La Palma, Canary Islands. – *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 46: 859–869.

- IRL, S.D.H., D.E.V. HARTER, M.J. STEINBAUER, D. GALLEGO PUYOL, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, A. JENTSCH & C. BEIERKUHNEIN (2015): Climate vs. topography–spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. – *Journal of Ecology* 103: 1621–1633.
- IRL, S.D.H., A.H. SCHWEIGER, F.M. MEDINA, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, D.E.V. HARTER, A. JENTSCH, A. PROVENZALE, M.J. STEINBAUER & C. BEIERKUHNEIN (2017): An island view of endemic rarity – environmental drivers and consequences for nature conservation. – *Diversity and Distributions* 23 (10): 1132–1142.
- IRL, S.D.H.; A.H. SCHWEIGER, S. HOFFMANN, C. BEIERKUHNEIN, H. HARTMANN, T. PICKEL & A. JENTSCH (2019): Spatiotemporal dynamics of plant diversity and endemism during primary succession on an oceanic-volcanic island. – *Journal of Vegetation Science* 30: 587–598.
- IRL, S.D.H., A. OBERMEIER, C. BEIERKUHNEIN & M.J. STEINBAUER (2020): Climate controls plant life-form patterns on a high-elevation oceanic island. – *Journal of Biogeography* 47: 2261–2273.
- ISHAQ, R.M., K. HAIRIAH, I. ALFIAN & M. VAN NOORDWIJK (2020): Natural regeneration after volcanic eruptions: resilience of the non-legume nitrogen-fixing tree *Parasponia rigida*. – *Frontiers in Forests and Global Change* 3: 562303.
- JENTSCH, A. & P. WHITE (2019): A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. – *Ecology* 100 (7): e02734.
- JONES, H.P. & O.J. SCHMITZ (2009): Rapid recovery of damaged ecosystems. – *PLoS ONE* 4: e5653.
- JORGENSEN, T.H. & J.M. OLESEN (2001): Adaptive radiation of island plants: Evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4 (1): 29–42.
- JUAN, C., B.C. EMERSON, P. OROMI & G.M. HEWITT (2000): Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. – *Trends in Ecology and Evolution* 15 (3): 104–108.
- KAMIJO, T., K. KITAYAMA, A. SUGAWARA, S. URUSHIMICHI & K. SASAI (2002): Primary succession of the warm-temperate broad-leaved forest on a volcanic island, Miyake-jima, Japan. – *Folia Geobotanica* 37: 71–91.
- KIER, G., H. KREFT, T.G. LEE, W. JETZ, P.L. IBISCH, C. NOWICKI, J. MUTKE & W. BARTHOLOTH (2009): A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (23): 9322–9327.
- KIM, S.C., D.J. CRAWFORD, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA (1996): A common origin for woody *Sonchus* and five related genera in the Macaronesian islands: Molecular evidence for extensive radiation. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 7743–7748.
- KLIMES, A., I. ŠÍMOVÁ, A. ZIZKA, A. ANTONELLI & T. HERBEN (2022): The ecological drivers of growth form evolution in flowering plants. – *Journal of Ecology* 110: 1525–1536.
- LENS, F., N. DAVIN, E. SMETS & M. DEL ARCO (2013): Insular woodiness on the Canary Islands: A remarkable case of convergent evolution. – *International Journal of Plant Sciences* 174 (7): 992–1013.

- LENZNER, B., R. WEIGELT, H. KREFT, C. BEIERKUHNLIN & M. STEINBAUER (2017): The general dynamic model of island biogeography revisited at the level of major flowering plant families. – *Journal of Biogeography* 44: 1029–1040.
- LONGPRÉ, M.A. (2021): Reactivation of Cumbre Vieja volcano. – *Science* 374: 1197–1198.
- LÓPEZ DE HEREDIA, U., R. LÓPEZ, C. COLLADA, B.C. EMERSON & L. GIL (2014): Signatures of volcanism and aridity in the evolution of an insular pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch). – *Heredity* 113: 240–249.
- LÜNING, S. & F. VAHRENHOLT (2019): Holocene Climate Development of North Africa and the Arabian Peninsula. – In: BENDAOU, A., Z. HAMIMI, M. HAMOUDI, S. DJEMAI & B. ZOHEIR (Hrsg.): *The Geology of the Arab World – An Overview*. Springer Geology. Springer, Cham, 507–546.
- MACARTHUR, R. & E.O. WILSON (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- MATTHEWS, T.J. & K.A. TRIANTIS (2021): Island biogeography – *Current Biology* 31 (19): R1201–R1207.
- MÉDAIL, F., A.-C. MONNET, D. PAVON, T. NIKOLIC, P. DIMOPOULOS, G. BACCHETTA, J. ARROYO, Z. BARINA, M.C. ALBASSATNEH, G. DOMINA, B. FADY, V. MATEVSKI, S. MIFSUD & A. LERICHE (2019): What is a tree in the Mediterranean Basin hotspot? A critical analysis. – *Forest Ecosystems* 6: 17.
- MEDINA, F.M., A. ACEVEDO & M. NOGALES (2021): Notas preliminares sobre la afección del volcán a la flora y vegetación de La Palma (octubre 2021). – *Conservación Vegetal* 25: 54–55.
- MEDINA, F.M., M. GUERRERO-CAMPOS, G. HERNÁNDEZ-MARTÍN, T. BOULESTEIX, F. WEISER, A. JENTSCH, C. BEIERKUHNLIN, P. MARRERO, V. CHANO & M. NOGALES (2023): Seed bank and ashfall: The resetting effect caused by the recent Tajogaite volcano eruption in the Canary pine forest (La Palma). – in prep.
- MESSERSCHMID, T.F.E., S. ABRAHAMNYK, A. BANARES-BAUDET, M.A. BRILHANTE, U. EGGI, P. HÜHN, J.W. KADEREIT, P. DOS SANTOS, J.M. DE VOS & G. KADEREIT (2023): Inter- and intra-island speciation and their morphological and ecological correlates in *Aeonium* (Crassulaceae), a species-rich Macaronesian radiation. – *Annals of Botany* 131 (4): 697–721.
- MEUSEL, H. & A. KÄSTNER (1990/1994): *Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln*. Vol. I, 294 S., Vol. II, 657 S. – Springer, Wien, New York.
- MOLINA-TERRÉN, D.M., D.L. FRY, F. GRILLO, A. CARDIL & S.L. STEPHENS (2018): Fire history and management of *Pinus canariensis* forests on the western Canary Islands Archipelago, Spain. – *Forest Ecology and Management* 382: 184–192.
- MOREIRA, X., L. ABDALA-ROBERTS, B. CASTAGNEYROL, J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. CRUZ-GUEDES, B. LAGO-NÚÑEZ, M. VICENS-FORNÉS & C. GARCÍA-VERDUGO (2021): A phylogenetically controlled test does not support the prediction of lower putative anti-herbivore leaf traits for insular woody species. – *Journal of Biogeography* 49 (22): 274–285.
- MORT, M.E., D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA (2002): Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. – *Systematic Botany* 27: 271–288.

- MUER, T., H. SAUERBIER & F. CABRERA CALIXTO (2016): Die Farn- und Blütenpflanzen der Kanarischen Inseln. Markgraf Publishers: Weikersheim.
- NEZADAL, W., R. LINDACHER & W. WELSS (1999): Lokalandemiten und Phytodiversität der westkanarischen Inseln La Palma und La Gomera. – *Feddes Repertorium* 110: 19–30.
- NOGALES, M., M. GUERRERO-CAMPOS, T. BOULESTEIX, N. TAQUET, C. BEIERKUHNEIN, R. CAMPION, S. FAJARDO, N. ZURITA, M. ARECHAVALA, R.A. GARCÍA, F. WEISER & F.M. MEDINA (2022): The fate of terrestrial biodiversity during an oceanic island volcanic eruption. – *Scientific Reports* 12 (1): 19344.
- NOGUE, S., L. DE NASIMENTO, J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R.J. WHITTAKER & K. WILLIS (2013): The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. – *Journal of Ecology* 101: 368–377.
- NOSIL, P. (2012): *Ecological Speciation*. Oxford, UK, Oxford University Press.
- NÜRK, N.M., G.W. ATCHISON & C.E. HUGHES (2019): Island woodiness underpins accelerated disparification in plant radiations. – *New Phytologist* 224: 518–531.
- NÜRK, N.M., H.P. LINDER, R.E. ONSTEIN, M.J. LARCOMBE, C.E. HUGHES, L.P. FERNÁNDEZ, P.M. SCHLÜTER, L. VALENTE, C. BEIERKUHNEIN, V. CUTTS, M.J. DONOGHUE, E.J. EDWARDS, R. FIELD, S.G.A. FLANTUA, S. HIGGINS, A. JENTSCH, S. LIEDE-SCHUMANN & M.D. PIRIE (2020): Diversification in evolutionary arenas – Assessment and synthesis. – *Ecology and Evolution* 10: 6163–6182.
- PARSONS, J.J. (1981): Human influences on the pine and Laurel Forests of the Canary Islands. – *Geographical Review* 71: 253–271.
- PETIT-MAIRE, N., P. BOUYASSE, J.L. DE BEAULIEU, N.G. BOULTON, M. IRIONDO, P. KERSHAW, O. LISITSYNA, T. PARTRIDGE, U. PFLAUMANN, M. SARNTHEIN, H. SCHULZ, J. SOONS, B. VAN VLIET-LANOË, B. YUAN, Z. GUO, M. VAN DER ZIJP, I. ATALAY, C. KUZUCUOGLU, A.M. LEZINE, Z. ZHUO, S. PORTER & J. RUNGE (1999): Cartes des environnements du monde pendant les deux derniers extrêmes climatiques: 1- Le dernier maximum glaciaire (ca 18000 +/- 1000 ans B.P); 2- L'optimum holocène (ca 8000 +/- 1000 ans B.P). – Commission de la carte géologique du monde, France.
- PITARD, J. & L. PROUST (1908): Les Îles Canaries. Flore de l'Archipel. 503 S. – Paris.
- POTT, R., J. HÜPPE & W. WILDPRET DE LA TORRE (2003): Die Kanarischen Inseln— Natur- und Kulturlandschaften. 320 S. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- RAUNKJÆR, C. (1907): Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. 132 S. – Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag, København and Kristiania.
- REYES-BETANCORT, J.A., A. SANTOS-GUERRA, I.R. GUMA, C.J. HUMPHRIES & M.A. CARINE (2008): Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands endemic flora. – *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65: 25–45.
- SANTOS GUERRA, A. (1983): Vegetación y flora de La Palma. 348 S. – Santa Cruz de Tenerife.
- SCHLUTER, D. (2009): Evidence for ecological speciation and its alternative. – *Science* 323: 737–741.
- SETON, M., R.D. MÜLLER, S. ZAHIROVIC, S. WILLIAMS, N.M. WRIGHT, J. CANNON, J.M. WHITTAKER, K.J. MATTHEWS & R. MCGIRR (2020): A global data set of present-day oceanic crustal age and seafloor spreading parameters. – *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 21: e2020GC009214.

- SCHOENER, T.W. (2011): The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. – *Science* 331: 426–429.
- STAUDIGEL, H. & H.U. SCHMINCKE (1984): The Pliocene seamount series of La Palma/ Canary Islands. – *Journal of Geophysical Research* 89: 11195–11215.
- STEINBAUER, M.J. & C. BEIERKUHNLEIN (2010): Characteristic pattern of species diversity on the Canary Islands. – *Erdkunde* 64 (1): 57–71.
- STEINBAUER, M.J., R. OTTO, A. NARANJO-CIGALA, C. BEIERKUHNLEIN & J.-M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2012): Increase of island endemism with altitude–speciation processes on oceanic islands. – *Ecography* 35: 23–32.
- STEINBAUER, M.J., K. DOLOS, R. FIELD, B. REINEKING & C. BEIERKUHNLEIN (2013): Re-evaluating the general dynamic theory of oceanic island biogeography. – *Frontiers of Biogeography* 5 (3): 185–194.
- STEINBAUER, M.J., R. FIELD, J.-A. GRYTNES et al. (2016): Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. – *Global Ecology and Biogeography* 25: 1097–1107.
- SWENSON U. & U. MANNS (2003): Phylogeny of *Pericallis* (Asteraceae): A total evidence approach reappraising the double origin of woodiness. – *Taxon* 52: 533–546.
- TAGAWA, H., E. SUZUKI, T. PARTOMIHARDJO & A. SURIADARMA (1985): Vegetation and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. – *Vegetatio* 60: 131–145.
- TITUS, J.H., S. & S. TSUYUZAKI (2003): Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. – *Ecological Research* 18: 91–98.
- TRIANSTIS, K.A., F. GUILHAUMON & R.J. WHITTAKER (2012): The island species-area relationship: biology and statistics. – *Journal of Biogeography* 39: 215–231.
- UGOLINI, F.C. & R.A. DAHLGREN (2002): Soil development in volcanic ash. – *Global Environmental Research* 6: 69–81.
- VALENTE, L.M., R.S. ETIENNE & A.B. PHILLIMORE (2014): The effects of island ontogeny on species diversity and phylogeny. – *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20133227.
- VAN DEN BOGAARD, P. (2017): The origin of the Canary Island Seamount Province – New ages of old seamounts. – *Scientific Reports* 3: 2107.
- VIRGILI, C. (2022): La Palma Zoom 2.1. 304 S. – Editorial Risck.,
- VITALES, D., T. GARNATJE, J. PELLICER, J. VALLÈS, A. SANTOS-GUERRA & I. SANMARTIN (2014): The explosive radiation of *Cheirolophus* (Asteraceae, Cardueae) in Macaronesia. – *BMC Evolutionary Biology* 14: 118.
- VITOUSEK, P. M. (2002): Oceanic islands as model systems for ecological studies. – *Journal of Biogeography* 29 (5–6): 573–582.
- WALENTOWITZ, A., S.D.H. IRL, A.J. ACEVEDO RODRÍGUEZ, Á. PALOMARES-MARTÍNEZ, V. VETTER, B. ZENNARO, F.M. MEDINA & C. BEIERKUHNLEIN (2019): Graminoid invasion in an insular endemism hotspot and its protected areas. – *Diversity* 11 (10): 192.
- WALLACE, A.R. (1880): *Island Life or the Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates*. MacMillan & Co., London.

- WARREN, B.H., D. SIMBERLOFF, R.E. RICKLEFS et al. (2015): Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. – *Ecology Letters* 18 (2): 200–217.
- WEBB, P.B. & S. BERTHELOT (1836–1850): *Histoire naturelle des Iles Canaries*. – *Phytographia Canariensis*. 1403 S. – Paris, 1836–1850.
- WEIGELT, P., M.J. STEINBAUER, J.S. CABRAL & H. KREFT (2016): Late Quaternary climate change shapes island biodiversity. – *Nature* 532: 99–102.
- WEISER, F., A. SAUER, D. GETTUEVA, R. FIELD, R. S.D.H. IRL, O. VETAAS, A. CHIARUCCI, S. HOFMANN, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. OTTO, A. JENTSCH, A. PROVENZALE & C. BEIERKUHNEIN (2021): Impacts of forest fire on understory species diversity in Canary Pine ecosystems on the island of La Palma. – *Forests* 12: 1638.
- WEISER, F., E. BAUMANN, A. JENTSCH, F.M. MEDINA, M. LU, M. NOGALES & C. BEIERKUHNEIN (2022): Impact of volcanic sulfur emissions on the pine forest of La Palma, Spain. – *Forests* 13 (2): 299.
- WHITTAKER, R.J. (2000): Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions? – *Global Ecology and Biogeography* 9: 75–85.
- WHITTAKER, R.J., T. PARTOMIHARDJO & S. RISWAN (1995): Surface and buried seed banks from Krakatau, Indonesia: implications for the sterilization hypothesis. – *Biotropica* 27: 346–354.
- WHITTAKER, R.J., R. FIELD & T. PARTOMIHARDJO (2000): How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau. – *Journal of Biogeography* 27: 1049–1064.
- WHITTAKER, R.J., R.J. LADLE, M.B. ARAÚJO, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.D. DELGADO & J.R. AREVALO (2007): The island immaturity – speciation pulse model of island evolution: an alternative to the ‘diversity begets diversity’ model. – *Ecography* 30: 321–327.
- WHITTAKER, R.J., K.A. TRIANTIS & R.J. LADLE (2008): A general dynamic theory of oceanic island biogeography. – *Journal of Biogeography* 35: 977–994.
- WHITTAKER, R.J., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, T.J. MATTHEWS, M.K. BORREGAARD & K.A. TRIANTIS (2017): Island Biogeography: Taking the long view of nature’s laboratories. – *Science* 357: 1054–1059.
- WHITTAKER, R.J., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS & T.J. MATTHEWS (2023): *Island Biogeography – Geo-environmental Dynamics, Ecology, Evolution, Human Impact, and Conservation*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- WILDBRET DE LA TORRE, W. & V.E. MARTIN OSORIO (2000): Biodiversität der Kanarischen Inseln am Beispiel der Insel Fuerteventura. – *Ber. d. Reinh.-Tüxen Ges.* 12: 253–262.
- WOHLGEMUTH, T., A. JENTSCH & R. SEIDL (2019): *Störungsökologie*. Haupt Verlag, Bern.
- WOOD, D.M. & W.F. MORRIS (1990): Ecological constraints to seedling establishment on the Pumice Plains, Mount St. Helens, Washington. – *American Journal of Botany* 77: 1411–1418.
- ZIZKA, A., R.E. ONSTEIN, R. ROZZI, P. WEIGELT, H. KREFT, M. STEINBAUER, H. BRUELHEIDE & F. LENS (2022): The evolution of insular woodiness. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119 (37): e2208629119.
- ZOBEL, D.B. & J.A. ANTOS (2018): Forest understory buried by volcanic tephra: Inertia, resilience, and the pattern of community redevelopment. – In: CRISAFULLI, C. & V.

DALE (Hrsg.): Ecological Responses at Mount St. Helens: Revisited 35 years after the 1980 Eruption. Springer, New York, 113–125.

Internetquellen

Atlantis Datenbank: www.biodiversidadcanarias.es/biota/

Plants of the World Online: powo.science.kew.org

World Flora Online: www.worldfloraonline.org

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein

Universität Bayreuth, Lehrstuhl für Biogeographie

Universitätsstraße 30, 95440 Bayreuth

Carl.Beierkuhnlein@uni-bayreuth.de