



universität  
wien

# MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

## **„Biologische Invasionen und ihre Auswirkungen auf insulare Ökosysteme: Das Beispiel Guam“**

verfasst von / submitted by

**Birgit Kaiserlehner, BA**

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

**Master of Arts (MA)**

Wien, 2018 / Vienna, 2018

Studienkennzahl lt. Studienblatt /

A 066 805

degree programme code as it appears on

the student record sheet:

Studienrichtung lt. Studienblatt /

Masterstudium Globalgeschichte und

degree programme as it appears on

Global Studies

the student record sheet:

Betreut von / Supervisor:

ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Friedrich Edelmayer, MAS

Ich möchte mich bei meinem Betreuer Prof. Mag. Dr. Friedrich Edelmayer, MAS für seine Unterstützung bedanken. Ferner gilt mein Dank meiner Mutter Ernestine, die mir mit Rat und Tat zur Seite stand. Ich widme diese Masterarbeit meinem Freund Patrick.

# Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung.....	5
II. Grundlagen .....	12
1. Biologische Invasionen: Definitionen und Begriffe.....	12
a) Die vielfältige Benennung fremder Spezies.....	12
b) Das Problem der Grenzziehung zwischen „heimischen“ und „fremden“ Arten .....	14
c) Der Vorwurf eines ökologischen Nativismus .....	16
2. Dynamiken und Hypothesen der Invasionsbiologie.....	20
3. Ein historischer Überblick über biologische Invasionen.....	23
4. Globale Muster von Biodiversität und biologischen Invasionen .....	28
5. Das aktuelle Massenaussterben .....	30
III. Biologische Invasionen auf Inseln .....	33
1. Das Aufgabengebiet der Inselbiogeografie .....	33
2. Meilensteine in der Geschichte der Inselbiogeografie .....	34
3. Inseln und Isolation .....	42
4. Insulare Vulnerabilität.....	45
IV. Die Insel Guam .....	54
1. Lokalisation.....	54
2. Historischer Überblick .....	55
V. Veränderungen der Inselbiota im Laufe der Zeit .....	57
1. Erste Transformationen .....	57
2. Biologische Invasionen aus der Zeit der spanischen Kolonialherr- schaft .....	58
3. Biologische Invasionen des 20. und 21. Jahrhunderts .....	64
4. Biologische Invasionen in marinen Lebensräumen .....	67

5. Die Flora Guams .....	69
VI. „The snake that ate Guam“: Die Invasion der Braunen Nachtbaum-	
natter.....	72
1. Geschichte einer Einwanderung und ihrer Entdeckung .....	72
2. Modifikation der Braunen Nachtbaumnatter auf Guam.....	79
3. Mutualismus zwischen Braunen Nachtbaumnattern und anderen	
invasiven Arten.....	81
4. Guams Avifauna: Rückgänge und Verluste durch das Auftreten der	
<i>Boiga irregularis</i> .....	82
5. Konsequenzen für das ökologische Gleichgewicht.....	89
a) Flughunde und der Verlust tierischer Pflanzenbestäuber.....	89
b) Auswirkungen auf Insekten und Spinnen .....	92
6. Wirtschaftliche Auswirkungen und direkte Gefahren für Menschen....	93
7. Aktuelle Situation und Bekämpfung .....	94
VII. Derzeitige US-Politik im Hinblick auf biologische Invasionen .....	99
VIII. Conclusio.....	102
IX. Literaturverzeichnis .....	108
X. Internetquellen.....	131
XI. Abstract .....	134
XII. Eidesstattliche Erklärung .....	135



# I. Einleitung

Amerikanische Grauhörnchen (*Sciurus carolinensis*) verdrängen Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) in Großbritannien, Waschbären (*Procyon lotor*) breiten sich von ihrer ursprünglichen Heimat Nordamerika nach Europa und Asien aus, und europäische Zebrauscheln (*Dreissena polymorpha*) verändern die Ökosysteme der großen amerikanischen Seen. Biologische Invasionen gehören zu den größten Gefahren unserer Zeit. Schätzungsweise 27.000 Spezies gehen jedes Jahr verloren.<sup>1</sup> Neben Lebensraumverlust und Veränderungen des Klimas sind invasive Spezies die häufigste Ursache für die Verarmung von Flora und Fauna. Seit dem Auftreten des Menschen auf der Erde wurde der Aussterbeprozess enorm beschleunigt. Menschen haben in den letzten 15.000 Jahren durch die Abtragung biogeografischer Barrieren zu einem großen Artensterben beigetragen.<sup>2</sup> Insbesondere die letzten Jahrhunderte brachten eine neue Dynamik, verbunden mit ständig steigenden menschlichen Bewegungsströmen. Durch den weltweiten Trend der Vernetzung und dem damit einhergehenden Verlust der Isolation werden vielfältige und regional unterschiedliche Umweltsysteme zunehmend durch einfachere, homogenere ersetzt. Vor allem Inseln sind durch einen großen Artenverlust gekennzeichnet, der immer häufiger von invasiven Spezies verursacht wird. Gleichzeitig zählen sie zu den Orten, an denen die Auswirkungen des Menschen auf natürliche Ökosysteme am stärksten sichtbar werden.

Meine Masterarbeit beschäftigt sich aufgrund dieser aktuellen Bedrohungen mit biologischen Invasionen und ihren Auswirkungen auf insulare Ökosysteme, und zwar anhand der Pazifikinsel Guam, die ein Paradebeispiel für die Auswirkungen invasiver Spezies abgibt.

Der erste Hauptteil der Arbeit ist den Grundlagen gewidmet, denn ohne sie fällt ein Verständnis des gesamten Themenkomplexes schwer. Daher werden Beg-

---

<sup>1</sup> Edward O. Wilson, Diversity of Life (Cambridge / MA 1992). Zit. nach: Dov F. Sax, Steven D. Gaines, Species Invasions and Extinction. The Future of Native Biodiversity on Islands. In: Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, Vol. 105, Nr. 1 (2008), 11490-11497; 11491.

<sup>2</sup> Mark van Kleunen, Wayne Dawson, Franz Essl u.a., Global Exchange and Accumulation of Non-Native Plants. In: Nature 525 (2015), 100-103; 100.

riffe und Definitionen der Invasionsbiologie vorgestellt. Zunächst ist dabei auf die Vielfältigkeit der Benennung fremder Spezies einzugehen. Die verschiedenen Termini sind immer mit Konnotationen verbunden, sodass es auch in der Invasionsbiologie keine vollständige Wertfreiheit gibt. Dies zeigt sich auch in der Frage der Grenzziehung zwischen fremden und heimischen Arten. Zu entscheiden, ob eine Spezies in einem Gebiet „natürlich“ vorkommt oder nicht, ist nicht einfach, genauso wenig wie festzulegen, ab wann eine Art irgendwo als heimisch gilt. Diese Problematik soll daher erläutert werden, bevor in einem weiteren Unterkapitel dem Grund nachgegangen wird, warum Wissenschaftlern, die sich mit invasiven Spezies beschäftigen, gerade in jüngerer Zeit häufig eine ökologisch-nativistische Gesinnung vorgeworfen wird. Die Kritik kommt aus den verschiedensten Richtungen und vermutet in der Bekämpfung fremder Arten einen versteckten Rassismus.

Danach präsentiere ich ausgewählte Dynamiken und Hypothesen aus dem Feld der Invasionsbiologie. Dabei werden nur einige wenige, vor allem im Hinblick auf das Thema der Masterarbeit bedeutende, Erklärungsmodelle für die Einwanderung fremder Spezies angeführt.

Als nächstes wollen wir uns in einem kurzen historischen Überblick veranschaulichen, wie die Zahl biologischer Invasoren im Laufe der Menschheitsgeschichte immer weiter zunahm. Innovationen in den verschiedensten Bereichen ermöglichten es den Menschen, über die Jahrhunderte hinweg den gesamten Globus zu besiedeln. Infolgedessen erhöhte sich die Zahl eingeführter Arten vor allem in den letzten fünf Jahrhunderten enorm. Der dadurch gewonnene Reichtum, etwa an fremden Lebensmitteln, steht in großem Widerspruch zum Verlust einzigartiger Umweltsysteme samt ihrer Spezies.

Da in der Invasionsbiologie ununterbrochen von „Biodiversität“ gesprochen wird, soll im nächsten Abschnitt zuerst geklärt werden, was genau darunter überhaupt zu verstehen ist, denn der Begriff umfasst mehr als bloß die Vielfalt der Arten. Danach werden wir uns ansehen, wie die Biodiversität global verteilt ist und welche Muster sie aufweist. Damit in Verbindung steht auch das Vorkommen invasiver Arten, die in verschiedenen Weltteilen ebenfalls ungleich verbreitet sind. An dieser Stelle werden wir bereits sehen, dass Inseln überproportional häufig fremde Spezies beherbergen.

Auch das folgende Kapitel, das sich mit dem aktuellen Artensterben beschäftigt, wird zeigen, dass auf Inseln die Aussterbensraten exorbitant hoch sind, und dies, obwohl Inseln viel weniger Fläche einnehmen als die kontinentalen Landmassen.

Im nächsten großen Teil der Arbeit betrachten wir nun das Problem der biologischen Invasionen auf Inseln genauer. Den Einstieg in diesen Themenbereich bildet die Besprechung des Aufgabengebietes der Inselbiogeografie. Sie unterscheidet sich von der kontinentalen Biogeografie in einigen Punkten, und diese Forschungsrichtung ist essentieller Bestandteil der wissenschaftlichen Beschäftigung mit Inseln. Ausgehend von den Anfängen der Inselbiogeografie im 19. Jahrhundert werden geschichtliche Wendepunkte aufgezeigt. Die „Reise“ beginnt bei Charles Darwin, dessen Beobachtungen auf den Galapagosinseln einen wesentlichen Beitrag zu seiner Evolutionstheorie leisteten, führt vorbei an dem „Vater“ der Inselbiogeografie, Alfred Russel Wallace, und landet bei wichtigen Forschungsbeiträgen des 20. Jahrhunderts.

In meiner Masterarbeit sind ozeanische Inseln der Gegenstand der Untersuchung, dennoch soll in Kürze beschrieben werden, was alles als eine Insel definiert werden kann, bevor die insulare Isolation beziehungsweise ihre Überwindung thematisiert werden. Denn auch ohne menschliches Zutun gibt es für Organismen zahlreiche Wege und Möglichkeiten, selbst entfernte Inseln zu erreichen.

Als nächstes wenden wir uns sodann der Vulnerabilität von Inseln zu. Die Verletzlichkeit insularer Gebiete im Hinblick auf eindringende Arten ist im Gegensatz zu kontinentalen Landflächen bemerkenswert. Wie bereits besprochen wurde, verlieren Inseln einen großen Teil ihrer heimischen Spezies und werden andererseits in großer Zahl von invasiven Arten bevölkert. Für diese Ungleichmäßigkeit sollen Erklärungsansätze geliefert werden. Dabei zeigen sich zum Teil divergierende Ansichten in der Wissenschaft, etwa in Bezug auf die Frage, ob Inseln eine inhärente Fragilität aufweisen, oder welche anderen Faktoren auszumachen sind, die für die prekäre Lage insularer Ökosysteme verantwortlich sein könnten. Zudem werden insulare Besonderheiten, wie etwa der Gigantismus, der Zwergwuchs sowie der Endemismus vorgestellt. Sie verdeut-

lichen, wie wichtig es ist, die einzigartigen Ökosysteme von Inseln zu schützen.

Besonders pazifische Inseln sind von Verlusten der einheimischen Natur und von biologischen Invasionen betroffen, weshalb sich Guam im westpazifischen Ozean als zu untersuchende Region anbietet. Die in dem vorhergehenden Abschnitt gezogenen Schlüsse zu den speziellen Invasionsrisiken auf Inseln sind hier anwendbar, sodass sich Guam in die Muster insularer Invasibilität sehr gut einfügt, obgleich es sich um ein Extrembeispiel destruktiver Kräfte durch invasive Arten handelt.

Zur Orientierung soll als erstes eine kurze Lokalisation der kleinen Insel erfolgen, die etwa geografische, demografische und politische Fakten vermitteln soll. Ein kurzer historischer Überblick, der von der Zeit der ersten Besiedlungen über die mehr als drei Jahrhunderte währende spanische Herrschaft bis zur amerikanischen Ära führt, ist ebenfalls erforderlich, um den darauffolgenden Teil, der sich mit der Veränderung von Guams Inselbiota im Laufe der Zeit beschäftigt, zu verstehen.

Die Zeitspanne der Betrachtung biologischer Invasoren auf Guam erstreckt sich über einen langen Zeitraum, von den Anfängen vor etwa zweieinhalb Millionen Jahren bis zur Gegenwart. Während sich jedoch die Zahl eindringender Arten in den ersten Jahrtausenden in Grenzen hielt, führte die Ankunft spanischer Seefahrer im 16. Jahrhundert zu einem rapiden Anstieg fremder Tiere und Pflanzen. Viele dieser invasiven Spezies sind heute wichtiger Bestandteil des Speiseplans oder des Lebensgefühls der Einheimischen. Sehr häufig sind sie jedoch schädlich für die ursprüngliche Flora und Fauna. Einige der damals bewusst oder unbewusst importierten Tiere und die etwaigen Probleme, die sie verursachen, werden hier vorgestellt, bevor wir uns einen Überblick über Invasionen des 20. und 21. Jahrhunderts verschaffen.

Bislang noch weniger beachtet, aber kein minderes Problem stellen fremde Arten in marinen Lebensräumen dar. Guam ist hier durch die Seehäfen und die damit einhergehenden Störungen des natürlichen Meereslebens ebenfalls besonders gefährdet, auch wenn genauere Daten noch ausstehen. Aus diesem Grund wird es an dieser Stelle eine allgemeinere Übersicht über die Bedrohung mariner Biotope durch invasive Organismen geben.

Der Fokus meiner Betrachtung liegt auf den tierischen Eindringlingen auf Guam. Ein sehr knapp gehaltener Abschnitt soll jedoch deutlich machen, dass auch die insulare Flora im Laufe der Inselgeschichte erheblich verändert wurde.

Bei den einzelnen Kapiteln, in denen nicht-heimische Arten auf Guam präsentiert werden, gilt es zu beachten, dass mein Ziel nicht darin besteht, eine komplette Liste aller auf Guam invasiven Spezies zu liefern, sondern einige Arten exemplarisch hervorzuheben und ihre Auswirkungen auf Natur und Mensch in mehr oder weniger ausführlicher Art und Weise darzustellen. Anhand dieser Beispiele sollen die vielfältigen möglichen Invasionswege und die oftmals weitreichenden Konsequenzen eingeschleppter Spezies verdeutlicht werden. Außerdem möchte ich dadurch aufzeigen, dass die verschiedensten Lebensräume auf Guam durch eingeschleppte Arten beträchtliche Veränderungen erfahren haben.

Ein eigener Hauptteil wird der destruktivsten invasiven Spezies auf Guam, der Braunen Nachtbaumnatter, gewidmet. Im Zuge des Zweiten Weltkrieges in geringer Zahl als blinder Passagier auf die Insel gebracht, verbreitete sich die Schlange in den folgenden Jahrzehnten erfolgreich und eroberte nahezu die gesamte Landfläche Guams. Bis Anfang der 80er-Jahre blieb die Invasion zu einem großen Teil unbemerkt beziehungsweise wurde ihr wenig Beachtung geschenkt. Erst durch die Beobachtung drastischer Rückgänge bei einheimischen Vogelarten und die damit einhergehenden wissenschaftlichen Studien zur Ursachensuche rückte die Braune Nachtbaumnatter als möglicher „Übeltäter“ zunehmend in den Fokus. Die Geschichte dieser Invasion und ihrer relativ späten Entdeckung werden im ersten Kapitel dieses Hauptteils geschildert.

Die Braune Nachtbaumnatter konnte auf Guam nur deshalb so erfolgreich werden, weil sie sich ihrem neuen Umfeld anpasste und genetische Veränderungen durchmachte. Diese Modifikation ist Gegenstand des nächsten Kapitels, bevor wir uns ansehen, wie andere invasive Tiere die Erfolgsgeschichte der Schlangen erst ermöglichten, denn ohne Wechselbeziehungen zu anderen fremden Spezies hätte sich die Reptilienpopulation auf Guam niemals so stark vergrößern können.

Da die Auswirkungen der invasiven Natter auf Guams Vogelwelt äußerst dramatisch waren, wird darauf gesondert eingegangen. Die Schlangen werden für die Ausrottung fast aller waldbewohnenden Vögel verantwortlich gemacht. Zwei Spezies überleben nur mehr in Gefangenschaft, und die noch vorhandenen Vogelbestände auf Guam sind nach wie vor durch die Reptilien gefährdet. Der Zustand einzelner Arten wird deshalb in dieser Sektion dargestellt, bevor wir uns die Konsequenzen für das gesamte ökologische Gleichgewicht der Insel genauer ansehen. Nicht nur Vögel wurden von den Schlangen in großer Zahl gejagt, sondern auch Fledertiere und Echsen. Für den Rückgang der heimischen Flughunde sind mehrere Ursachen auszumachen, jedoch war auch hier die Braune Nachtbaumnatter ein entscheidender Faktor. Das Verschwinden der pflanzenbestäubenden Vögel und Fledertiere hatte auch dramatische Auswirkungen auf die Flora Guams. Zudem erleichterte es die Ausbreitung von Spinnen und Insekten.

Ebenso sind in einem weiteren Schritt Auswirkungen auf Menschen, sei es wirtschaftlicher oder gesundheitlicher Natur, zu thematisieren. Bissverletzungen, Verluste an Haus- und Nutztieren sowie Stromausfälle durch Schlangen verursachen hohe Kosten.

Nach diesen Ausführungen ist es an der Zeit, Maßnahmen zur Bekämpfung der Nattern auf Guam vorzustellen. Trotz einiger Kontroll- und Ausrottungsprogramme ist es bislang nur bedingt gelungen, die Schlangenpopulation einzudämmen. Diverse Bekämpfungsmaßnahmen, die bisher Anwendung fanden, ihren jeweiligen Erfolg sowie den derzeitigen Stand der Dinge werde ich in diesem Teil der Arbeit besprechen.

Schlussendlich wird noch ein Blick auf die derzeitige US-Politik im Hinblick auf biologische Invasionen geworfen. Als Außengebiet der Vereinigten Staaten betreffen die einzelnen Gesetzgebungen auch Guam. Ohne hier zu weit vorgeifen zu wollen, kann gesagt werden, dass es bis dato zu wenig nationale Maßnahmen gibt, die ein effektives Vorgehen gegen invasive Arten ermöglichen würden.

Das Ziel der abschließenden Conclusio ist es nicht, auf sämtliche Abschnitte der Masterarbeit nochmals einzugehen, sondern einige wichtige Aspekte hervorzuheben und zu rekapitulieren. Insbesondere sollen die Situation Guams

und, darüberhinausgehend, zukünftige Gefahren biologischer Invasionen auf globaler Ebene und auf Guam beleuchtet werden. Dabei darf auch ein kritischer Blick auf das Management invasiver Arten auf der Insel nicht fehlen.

## II. Grundlagen

### 1. Biologische Invasionen: Definitionen und Begriffe

#### a) Die vielfältige Benennung fremder Spezies

Biologische Invasion meint die Ausbreitung von Organismen in Habitate, in denen sie ursprünglich nicht heimisch sind. Dies kann ein natürlicher Vorgang, oder, was heute überwiegt, menschlich verursacht sein. In der Literatur existiert eine Vielzahl an Begriffen für Arten, die sich fern ihrer Heimat verbreiten. Die Termini werden oft synonym verwendet und willkürlich untereinander ausgetauscht, obwohl sie nicht immer genau dasselbe meinen.

Man muss sich jedoch stets vor Augen halten, dass Begriffe und Konzepte immer mehr beinhalten als bloße Definitionen aus dem Wörterbuch.<sup>3</sup> Interpretationen und symbolische Bedeutungen spielen immer eine Rolle; auch in der Wissenschaft ist eine völlig wertfreie, objektive Sprache ein Ding der Unmöglichkeit. Da man aber selbstverständlich nicht ohne Begriffe und Konzepte auskommt, ist Präzision wichtig.<sup>4</sup> Gerade in der Invasionsbiologie werden einige Termini verwendet, die als problematisch bezeichnet werden können und daher der genaueren Betrachtung bedürfen.

Inzwischen haben sich einige Studien explizit mit den in der Invasionsbiologie gebräuchlichen Begriffen beschäftigt. In einer dieser Studien werden etwa 32 Adjektive aufgelistet, die die englischsprachige Literatur über invasive Spezies häufig benutzt.<sup>5</sup> Die Autoren betonen jedoch, dass dies keine abschließende Aufzählung ist.<sup>6</sup> In ähnlicher Weise werden in einem anderen Artikel die gebräuchlichsten Begriffe und Konzepte in der Invasionsbiologie aufgezählt und bewertet.<sup>7</sup> Arten, die außerhalb ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes auftreten, werden sehr häufig als „invasiv“ bezeichnet; im angloamerikanischen

---

<sup>3</sup> Jannike Falk-Petersen, Thomas Bøhn, Odd Terje Sandlund, On the Numerous Concepts in Invasion Biology. In: *Biological Invasions*, Vol. 8, Nr. 6 (2006), 1409-1424; 1410.

<sup>4</sup> Falk-Petersen, Bøhn, Terje Sandlund, Concepts, 1410.

<sup>5</sup> Robert I. Colautti, Hugh J. MacIsaac, A Neutral Terminology to Define 'Invasive' Species. In: *Diversity and Distributions*, Vol. 10, Nr. 2 (2004), 135-141.

<sup>6</sup> Colautti, MacIsaac, Neutral Terminology, 136.

<sup>7</sup> Falk-Petersen, Bøhn, Terje Sandlund, Concepts.

Sprachraum spricht man meist von „invasive alien species“, abgekürzt IAS. Als Synonym taucht der Begriff der „nicht-(ein)heimischen Spezies“, im Englischen „nonindigenous species“, kurz NIS, auf. In Europa werden diese Arten auch „Neobiota“ genannt. Der Begriff kommt aus dem Griechischen und bedeutet übersetzt „neues Leben“. „Biota“ bezeichnet dabei alle Lebewesen der Umwelt. Genauer unterschieden wird bei den „Neobiota“ noch zwischen tierischen Invasoren, die „Neozoen“, also „neue Tiere“ genannt werden, und pflanzlichen Eindringlingen, den „Neophyten“, zu Deutsch „neue Pflanzen“. Des Öfteren ist in der Literatur auch von „fremden“, „exotischen“, „eingeführten“, „importierten“, „etablierten“ oder „naturalisierten“, also eingebürgerten Arten die Rede.<sup>8</sup>

Manche Termini, wie Unkraut („weed“), Schädling („pest“) beziehungsweise schädliche Art („noxious species“) oder Plage („nuisance“) können den Eindruck erwecken, dass sämtliche nicht-heimischen Arten seien per se schlecht, während im Umkehrschluss alle heimischen Spezies gut seien. Oft wird ignoriert, dass auch native Arten Schäden anrichten können.

Die oben genannten Begriffe weisen bereits sehr deutlich auf vermeintliche oder echte negative Auswirkungen ortsfremder Arten hin. Dabei stehen die Effekte für die menschliche Umwelt im Fokus. Welche Spezies Menschen als schädlich sehen und welche Auffassung sie von invasiven Arten haben, ist historisch und gesellschaftlich hoch variabel und hängt auch von wirtschaftlichen Interessen ab.<sup>9</sup> Bei der Verwendung einiger Begriffe tut man somit gut daran, Vorsicht walten zu lassen und genau zu definieren, welche Art von Schädling eine Spezies ist, und für wen genau.<sup>10</sup> Schadet die Art Tieren, Pflanzen oder Menschen? Sind nur manche Gruppen, etwa Bauern betroffen? Bei genauerer Betrachtung kann die Schädlichkeit eingegrenzt werden, ohne Generalisierungen anzustellen. Denn tatsächlich gilt: *“One person’s pest is often another’s livelihood or joy.”*<sup>11</sup>

---

<sup>8</sup> Vgl. Colautti, Maclsaac, Neutral Terminology, 136.

<sup>9</sup> Falk-Petersen, Bøhn, Terje Sandlund, Concepts, 1416.

<sup>10</sup> Ebd.

<sup>11</sup> Charles R. Warren, Perspectives on the ‘Alien’ versus ‘Native’ Species Debate. A Critique of Concepts, Language and Practice. In: Progress in Human Geography, Vol. 31, Nr. 4 (2007), 427-446; 430.

Im Allgemeinen sollten daher, auch in Bezug auf invasive Arten, die uns in dieser Arbeit interessieren, Dämonisierungen vermieden werden. Ein erster Schritt kann sein, anzuerkennen, dass keine Art von sich aus invasiv ist, sondern nur in Bezug auf ein bestimmtes Umfeld zu einem bestimmten Zeitpunkt.<sup>12</sup> Invasive Spezies in einem Gebiet sind heimische Spezies in einem anderen Gebiet.<sup>13</sup> Es muss also klar sein, dass, wenn man von einer invasiven Art spricht, stets individuelle Populationen gemeint sind, und nicht die ganze Spezies.<sup>14</sup>

### **b) Das Problem der Grenzziehung zwischen „heimischen“ und „fremden“ Arten**

Zu bestimmen, welche Arten an einem bestimmten Ort heimisch sind und welche nicht, ist oft ein schwieriges Unterfangen. Eine klare Grenze, die das Ursprüngliche vom Veränderten trennt, kann nicht gezogen werden.<sup>15</sup> Konsens scheint in der Wissenschaft lediglich darüber zu herrschen, dass der „entscheidende Moment“ in einer Zeit zu finden ist, in der ein Umfeld noch „natürlich“ war, also bevor Menschen signifikant in die Umwelt eingriffen. Die Modifikation der Natur durch menschliche Kräfte geschah überall zu unterschiedlichen Zeiten, daher werden auch für unterschiedliche Regionen verschiedene Momente festgelegt. Die Grenzziehung ist trotzdem sehr willkürlich. Während manche Wissenschaftler den Beginn in die „Moderne“ setzen, für außereuropäische Gebiete etwa in die Zeit der Kolonisation, betonen andere, dass auch „vormoderne“ Menschen erheblichen Einfluss auf die sie umgebende Umwelt hatten. In der „westlichen Hemisphäre“ gelten üblicherweise jene Arten als „eingeführt“, die nach 1492 an fremde Orte transportiert wurden<sup>16</sup>, obwohl bereits zuvor viele Translokationen von Arten stattgefunden haben. Um diesem Umstand gerecht zu werden, verwendet man in der europäischen Literatur die Termini „Archäobiota“ für sämtliche Organismen, beziehungsweise „Archäo-

---

<sup>12</sup> Warren, *Species Debate*, 431.

<sup>13</sup> Colautti, Maclsaac, *Neutral Terminology*, 136.

<sup>14</sup> Ebd., 139.

<sup>15</sup> Vgl. im Folgenden Warren, *Species Debate*, 431.

<sup>16</sup> Mark A. Blumler, *Invasive Species, in Geographical Perspective*. In: Andrew C. Millington, Mark A. Blumler, Udo Schickhoff (Hg.), *The SAGE Handbook of Biogeography* (London u.a. 2011), 510-527; 510.

zoen“ und „Archäophyten“ für die Pflanzen und Tiere, die vor Kolumbus‘ Ankunft in Amerika in neue Gebiete transportiert wurden. Somit stellt das Jahr 1492 „eine Art Zeitenwende in der Invasionsbiologie“ dar. Nicht immer kann jedoch genau gesagt werden, ob eine Spezies vor oder nach 1492 in neue Gebiete eingeführt wurde.

Hinzu kommt, dass es keine objektiven Kriterien für die Entscheidung gibt, wie lange eine Spezies an einem Ort leben muss, um als „natürlich“ angesehen zu werden.

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich durch den Klimawandel.<sup>17</sup> Wenn Arten Regionen kolonisieren, deren Umwelt für sie durch klimatische Bedingungen bewohnbar wird, so wie es Spezies immer getan haben, sind sie dann „alien invaders“, weil der Klimawandel anthropogen ist, oder handelt es sich um native Arten, die einfach ihr Verbreitungsgebiet ausdehnen?

Diese und ähnliche Fragestellungen zeigen, dass biologische Invasionen nicht nur ein komplexes biologisches, sondern auch ein gesellschaftliches und ethisches Dilemma darstellen.<sup>18</sup> An dieser Stelle tauchen auch moralische Überlegungen auf, ob Menschen, die ja selbst nahezu überall auf der Welt invasiv sind, andere Invasoren verfolgen dürfen, ohne sich selbst anprangern zu müssen.<sup>19</sup> Da sich der Mensch laut wissenschaftlichen Erkenntnissen in Afrika entwickelte, kann er demnach auf allen anderen Kontinenten sowie in Afrika außerhalb des Ursprungsgebietes als „invasiv“ gelten.<sup>20</sup> Weil sich Menschen oft nicht an Ökosysteme adaptieren, sondern ihr Umfeld verändern beziehungsweise zerstören, um es den eigenen Bedürfnissen anzupassen, stellt sich die Frage, ob Menschen als schädliche Invasoren zu bewerten sind.<sup>21</sup>

---

<sup>17</sup> Vgl. im Folgenden Warren, *Species Debate*, 435.

<sup>18</sup> Vgl. Brendon M. H. Larson, *An Alien Approach to Invasive Species. Objectivity and Society in Invasion Biology*. In: *Biological Invasions*, Vol. 9, Nr. 8 (2007), 947-956; 948.

<sup>19</sup> Warren, *Species Debate*, 434.

<sup>20</sup> Mark Woods, Paul V. Moriarty, *Strangers in a Strange Land. The Problem of Exotic Species*. In: *Environmental Values*, Vol. 10, Nr. 2 (2001), 163-191; 177.

<sup>21</sup> Woods, Moriarty, *Strangers*, 177.

### c) Der Vorwurf eines ökologischen Nativismus

Wie bereits angedeutet wurde, finden in der Invasionsbiologie zahlreiche Begriffe Verwendung, die innerhalb der Wissenschaft nicht unumstritten sind. Der Biologe Mark Davis etwa lehnt, obwohl er ein Buch mit dem Titel „Invasion Biology“<sup>22</sup> veröffentlichte, den Terminus „Invasion“ im Feld der Biologie aufgrund seiner militärischen Konnotation ab.<sup>23</sup>

Uneinigkeit herrscht auch in der Frage, ob nur problematische Arten oder alle nicht-heimischen Spezies als „invasiv“ zu bezeichnen sind.<sup>24</sup> Während viele Organisationen die Bezeichnung ausschließlich für Arten verwenden, die Schäden verursachen<sup>25</sup>, wird der Begriff in dieser Arbeit auf sämtliche fremden Spezies angewandt.

Gerade in jüngerer Zeit wird Forschern und Theoretikern, die sich mit invasiven Arten beziehungsweise deren Bekämpfung beschäftigen, vermehrt eine ökologisch-nativistische Einstellung vorgeworfen. Die Kritik kommt dabei aus allen Richtungen, etwa aus dem Feminismus<sup>26</sup>, der Geschichte, der Philosophie, der Soziologie, und anderen Gebieten.<sup>27</sup> Die Sprache der Invasionsbiologie, so der Vorwurf, weise erhebliche Parallelen zur Politik auf und sei untrennbar mit Rassismus und Xenophobie verbunden.<sup>28</sup> Am Öko-Nativismus, so Kritiker, klebe der Makel der „Bioxenophobie“.<sup>29</sup> Ängste vor Überfremdung oder Unterwanderung durch Neophyten und Neozoen<sup>30</sup> würden beängstigende Parallelen aufweisen: Die Ähnlichkeit des Diskurses über fremde Arten zu dem über menschliche Immigranten sei nicht von der Hand zu weisen. Sowohl hier als auch da spreche man von ökonomischen Verlusten durch die „Neuankömmlinge“, die sich außerdem unkontrolliert „vermehren“ und so die „heimische“

---

<sup>22</sup> Mark A. Davis, *Invasion Biology* (Oxford 2009).

<sup>23</sup> Davis, *Invasion Biology*, 3.

<sup>24</sup> Ebd., 4.

<sup>25</sup> Ebd.

<sup>26</sup> Vgl. Banu Subramaniam, *The Aliens Have Landed! Reflections on the Rhetoric of Biological Invasions*. In: *Meridians: Feminism, Race, Transnationalism*, Vol. 2, Nr. 1 (2001), 26-40.

<sup>27</sup> Daniel Simberloff, *Confronting Introduced Species. A Form of Xenophobia?* In: *Biological Invasions*, Vol. 5, Nr. 3 (2003), 179-192; 181.

<sup>28</sup> Vgl. etwa Subramaniam, *Aliens*; Jonah H. Peretti, *Nativism and Nature. Rethinking Biological Invasion*. In: *Environmental Values*, Vol. 7, Nr. 2 (1998), 183-192; Warren, *Species Debate*, insbes. 435.

<sup>29</sup> Warren, *Species Debate*, 435.

<sup>30</sup> Vgl. Bernhard Kegel, *Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen* (Zürich<sup>2</sup>1999), 10.

Gesellschaft schädigen würden.<sup>31</sup> Banu Subramaniam, Pflanzenbiologin und Professorin für Frauen-, Gender- und Sexualitätsstudien, kritisiert, dass sowohl bei menschlichen als auch tierischen und pflanzlichen Immigranten die angebliche „enorme Fruchtbarkeit“ hervorgehoben werde. Damit verbreite man Angst vor der „Vermischung“ von „Rassen“ und dem Entstehen von Hybriden. Wanderungen von Tieren und Pflanzen, so Subramaniam, beschreibe man mit ähnlichen Metaphorismen wie die menschliche Migration, nämlich als unwillkommen und illegal. Heimische Arten, unter ihnen auch Menschen, würden als Opfer hingestellt, die durch „Aliens“ aus dem Feld geschlagen werden. Der vor allem in der englischsprachigen Literatur über invasive Arten verbreitete Begriff des „Alien“ ist überhaupt einer großen Kritik ausgesetzt. Er kann auf Menschen und auch auf andere Lebewesen zutreffen. Der Terminus, der im Science-Fiction-Genre weite Verbreitung hat, wird auch auf nicht-menschliche Lebensformen übertragen. In beiden Fällen habe man es mit fremden Kräften („Außerirdischen“) zu tun, die die Kontrolle über die Welt an sich reißen wollen.<sup>32</sup>

Der Vorwurf, wonach der ökologische Nativismus in Verbindung mit (neo-)nationalsozialistischen Ideen von „Reinheit“ und „Beschmutzung“ stehe, wird damit begründet, dass im früheren Nazi-Deutschland nicht nur der Ruf nach menschlicher „rassischer Unverdorbenheit“ und Überlegenheit laut war, sondern auch versucht wurde, die Landschaft von „fremden“ Elementen zu „reinjigen“<sup>33</sup>, und, insbesondere in der Hortikultur, die Bepflanzung mit „deutschen“ Spezies propagiert wurde.<sup>34</sup> Durch eine Diskurs-Überlappung sei nun die politische Ideologie in die „vegetative Politik“ eingedrungen. In der heutigen Zeit, in der man eigentlich die Überwindung solcher „völkischer“ Aspekte anstrebe, sei es nur logisch, diese Agenda auch auf die Natur auszudehnen. So stellt der Gesellschafts- und Wissenschaftskritiker Jonah Peretti die provokative Frage, warum eine friedvolle Koexistenz, die als gutes Ziel in einer menschlichen

---

<sup>31</sup> Vgl. im Folgenden Subramaniam, *Aliens*, 30-33.

<sup>32</sup> Peter Coates, Editorial Postscript. The Naming of Strangers in the Landscape. In: *Landscape Research*, Vol. 28, Nr. 1 (2003), 131-137; 133 f.

<sup>33</sup> Simberloff, *Confronting Introduced Species*, 181.

<sup>34</sup> Vgl. im Folgenden Warren, *Species Debate*, 435 f.

multikulturellen Gesellschaft gelte, nicht auch für andere Organismen möglich sei.<sup>35</sup>

Subramaniam ist überdies der Ansicht, der Kampf gegen fremde Tier- und Pflanzenarten sei das Symptom für eine Kampagne, die Ängste über wirtschaftliche, gesellschaftliche, politische und kulturelle Veränderungen fälschlicherweise auf „Fremde“ und „Außenseiter“ als Sündenböcke übertrage.<sup>36</sup>

Dagegen ist der Biologe und Ökologe Daniel Simberloff der Meinung, dass eine wachsende Gemeinschaft von Kritikern gerade zu einem Zeitpunkt, an dem Politik, Wissenschaft und Öffentlichkeit die Wirkmächtigkeit eingeführter Arten zu erfassen scheinen, Versuche, invasive Arten zu kontrollieren, als versteckte Form von Nativismus, Rassismus und Xenophobie attackieren.<sup>37</sup> Nicht nur Simberloff ist der Meinung, dass der Schutz und teils auch die Bevorzugung heimischer Arten, genauso wie die Bemühungen um indigene Völker gerechtfertigt sind.<sup>38</sup> Ned Hettinger, der sich auf Umweltethik und -ästhetik spezialisiert hat, glaubt, dass die meisten biologischen Nativisten nicht von einer Superiorität der heimischen Arten ausgehen.<sup>39</sup> Die Behauptung, sie seien xenophob, lasse ihre Bewunderung für die ansässige Flora und Fauna außer Acht. Die Opposition gegen fremde Spezies könne durchaus rational und lobenswert sein. Auch der Biologe und Wissenschaftspublizist Bernhard Kegel sieht es als problematisch, Menschen, die vor fremden Tierarten warnen, automatisch als „rassistisch“ zu bezeichnen.<sup>40</sup> Invasive Tiere und Pflanzen sollten nicht mit menschlichen Immigranten gleichgesetzt werden. Zudem verweist Kegel auf die Problematik der radikalen Tierschutzbewegung, die den Schutz invasiver Arten fordert, und zwar auch dann, wenn sie schädlich sind. Zur Debatte, ob die Bekämpfung invasiver Arten berechtigt ist und ob die Invasionsbiologie zu eng mit öko-nativistischen Ideen verknüpft ist, ließen sich ganze Bücher schreiben, und es würde definitiv den Rahmen dieser Masterarbeit sprengen, tief in die Materie einzudringen. Es kann aber wohl festgehalten werden, dass man den Wunsch nach Erhaltung heimischer Arten positiv als

---

<sup>35</sup> Peretti, *Nativism and Nature*, 190.

<sup>36</sup> Subramaniam, *Aliens*, 34.

<sup>37</sup> Simberloff, *Confronting Introduced Species*, 181.

<sup>38</sup> Ned Hettinger, *Exotic Species, Naturalisation, and Biological Nativism*. In: *Environmental Values*, Vol. 10, Nr. 2 (2001), 193-224; 215 f.

<sup>39</sup> Vgl. im Folgenden Hettinger, *Biological Nativism*, 219.

<sup>40</sup> Vgl. im Folgenden Kegel, *Tramp*, 306.

„ökologischen Patriotismus“ sehen kann, der unter Umständen in Rassismus übergehen kann.<sup>41</sup> Die Förderung nativer Spezies hat viele Gründe, die ökologischer, wirtschaftlicher, moralischer und ästhetischer Natur sein können.<sup>42</sup> Nicht zu vergessen ist, dass der Schutz der einheimischen Biota eine wichtige Rolle für die menschliche Identität spielen kann, die sich in jeder Region in Verbundenheit mit ihrem Umfeld und ihren Arten entwickelt.<sup>43</sup>

Der wissenschaftliche Diskurs über invasive Spezies ist dann anfällig für xenophobe Töne, wenn er sich an einer moralischen Hierarchie von heimischen über fremde Arten festmacht.<sup>44</sup> Die Aufrechterhaltung eines dogmatischen, dualistischen Paradigmas, das nativen Spezies den Stempel des „Guten“ und nicht-heimischen den des „Bösen“ aufdrückt, scheint laut dem Umweltwissenschaftler Charles Warren weder tragbar noch zielführend zu sein.<sup>45</sup> Ebenso sollte ihm zufolge eine unreflektierte Vermischung gesellschaftlicher und natürlicher Welten vermieden werden: Obschon Mensch und Natur nicht klar voneinander zu trennen sind, müssten wir uns selbst aus dem Rahmenkonzept nehmen. Der eigenen, menschlichen Spezies den Status als „heimisch“ oder „fremd“ zu geben und ständig Vergleiche der gesellschaftlichen Politik mit der Natur zu ziehen, wirke, so Warren, destabilisierend auf die Invasionsbiologie und verdecke mögliche negative Auswirkungen, die von manchen invasiven Spezies ausgehen können.

Diese Überlegungen gilt es im Hinterkopf zu behalten, wenn in der vorliegenden Arbeit, zunächst wertfrei, von invasiven Arten die Rede ist.

---

<sup>41</sup> Warren, *Species Debate*, 435.

<sup>42</sup> Ebd., 430.

<sup>43</sup> Hettinger, *Biological Nativism*, 217 f.

<sup>44</sup> Warren, *Species Debate*, 436.

<sup>45</sup> Vgl. im Folgenden Warren, *Species Debate*, 436 f.

## 2. Dynamiken und Hypothesen der Invasionsbiologie

Invasion ist ein enorm komplexer Prozess mit vielen Variablen.<sup>46</sup> Zur Erläuterung von Invasionsdynamiken hat die Invasionsbiologie in den vergangenen Jahrzehnten eine Vielzahl von Erklärungsansätzen und Hypothesen geliefert. Einige von ihnen sollen hier exemplarisch kurz vorgestellt werden, da sie für das Verständnis der in der Arbeit besprochenen Invasionsbeispiele von Bedeutung sein können. Dabei muss man aber stets im Auge behalten, dass jeder Ansatz seine Grenzen hat und innerhalb der Wissenschaft umstritten ist.

Laut der von dem Biologen Mark Williamson und Kollegen definierten „Zehnerregel“<sup>47</sup> werden sich von hundert eingeführten Arten nur fünf bis fünfzehn in der Wildnis etablieren, und von diesen wird beziehungsweise werden wiederum nur eine oder zwei bedeutenden Schaden verursachen.<sup>48</sup> Diese Regel ist allerdings nur eine grobe Richtlinie und kein Gesetz.

Zur Erklärung sei gesagt, dass Spezies dann als „etabliert“ gelten, wenn sie sich in ihrem neuen Lebensraum fortpflanzen und somit selbst erhalten können. Viele fremde Spezies können sich gut an eine neue Umgebung anpassen, aber Invasion ist kein einseitiger Prozess: Auch heimische Arten können als Reaktion auf neue Konkurrenten eine rapide Evolution durchmachen.<sup>49</sup> Die Hybridisierung, also die Vermischung fremder und einheimischer Spezies kann zur Quelle neuer Variationen und zum Ursprung neuer Spezies werden<sup>50</sup>, bedeutet aber selbstverständlich auch den Verlust von Arten. Das Verschwinden von Spezies wird im Deutschen nur mit dem unspezifischen Terminus „Ausrottung“ beschrieben, während etwa im Englischen sinnvollerweise zwischen „Extinction“ und „Extirpation“ unterschieden wird. Meint der erste Begriff den Verlust einer ganzen Art, so beschreibt der zweite das Verschwinden einer

---

<sup>46</sup> Jason van Driesche, Roy van Driesche, *Nature Out of Place. Biological Invasions in the Global Age* (Washington, D.C. 2000), 99.

<sup>47</sup> Vgl. etwa Mark Williamson, K. C. Brown, *The Analysis and Modelling of British Invasions*. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Vol. 314, Nr. 1167 (1986), 505-522; Mark Williamson, *Explaining and Predicting the Success of Invading Species at Different Stages of Invasions*. In: *Biological Invasions*, Vol. 8, Nr. 7 (2006), 1561-1568.

<sup>48</sup> van Driesche, *Nature*, 91.

<sup>49</sup> Harold A. Mooney, Elsa E. Cleland, *The Evolutionary Impact of Invasive Species*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 98, Nr. 10 (2001), 5446-5451; 5447.

<sup>50</sup> Mooney, Cleland, *Evolutionary Impact*, 5448.

Spezies in einem bestimmten geografischen Gebiet, während sie andernorts noch überlebt.

Wie in jeder Wissenschaft stellen sich auch in der Invasionsbiologie zahlreiche Fragen, die man zu beantworten versucht. So beschäftigt die Frage, warum biologische Invasionen einige Gebiete mehr betreffen als andere, die Forschung schon seit geraumer Zeit. Paläontologische Daten legen nahe, dass Austauschprozesse von Arten oft einseitig oder zumindest sehr asymmetrisch waren, und zwar von Gebieten mit mehr Artenreichtum zu Gebieten mit weniger Arten.<sup>51</sup> Eine Erklärung hierfür könnte sein, dass Spezies aus vielfältigeren Systemen möglicherweise bessere Wettbewerbsfähigkeiten haben, resultierend aus evolutionärer Innovation.<sup>52</sup> Gebiete mit einer vielfältigeren Tier- und Pflanzenwelt weisen tendenziell größere Areale mit verfügbarem Lebensraum auf, der auch von größeren Populationen eingenommen werden kann. Dies führt zu einer höheren genetischen Vielfalt, die ein größeres Potential für die natürliche Selektion bietet, um die Effizienz der Ressourcennutzung zu maximieren.

Ebenso ist die Frage, durch welche Faktoren Invasionen begünstigt werden, ein zentrales Thema in der Invasionsbiologie. Eines der häufigsten Erklärungsmodelle ist die „Enemy Release Hypothesis“. Sie besagt, dass die Abwesenheit natürlicher Feinde in einem neuen Lebensraum die Etablierung fremder Spezies erleichtert. Invasoren lassen ihre Konkurrenten in der alten Heimat zurück. Durch das spätere Hinzukommen neuer invasiver Feinde kann dennoch die Verbreitung der Art reduziert werden. Außerdem kann es auch sein, dass heimische Arten Jagd auf die Neankömmlinge machen.<sup>53</sup>

Einen Versuch zur Erklärung der Invasionsanfälligkeit mancher Regionen bietet dagegen die „fluktuierende Ressourcen-Hypothese“.<sup>54</sup> Ihr zufolge werden Einwanderungen erleichtert, wenn Ressourcen verfügbar werden, entweder durch Hinzufügung einer Ressource, oder wenn existierende Ressourcen frei-

---

<sup>51</sup> John J. Stachowicz, David Tilman, Species Invasions and the Relationship between Species Diversity, Community Saturation, and Ecosystem Functioning. In: Dov F. Sax, John J. Stachowicz, Steven D. Gaines (Hg.), Species Invasions. Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography (Sunderland / MA 2005), 41-64; 52.

<sup>52</sup> Vgl. im Folgenden Stachowicz, Tilman, Ecosystem Functioning, 53.

<sup>53</sup> Davis, Invasion Biology, 48.

<sup>54</sup> Mark A. Davis, J. Philip Grime, Ken Thompson, Fluctuating Resources in Plant Communities. A General Theory of Invasibility. In: Journal of Ecology, Vol. 88 (2000), 528-534.

gemacht werden, beispielsweise durch Vegetationszerstörung. Dieser Punkt ist wichtig für die vorliegende Arbeit, wenn davon die Rede sein wird, dass Guam aufgrund einer „gestörten“ Natur nahezu perfekte Bedingungen für fremde Arten bietet.

Eine Vorhersage darüber, welche Spezies sich in fremden Lebensräumen etablieren können, ist zwar schwierig zu treffen, jedoch gibt es bestimmte Charakteristiken, die „guten Invasoren“ zugeschrieben werden. Tiere oder Pflanzen, die rasch mutieren und sich im evolutionären Sinn verändern, scheinen oft die besten Mechanismen zur Verbreitung zu haben.<sup>55</sup> Eine Art, die sich nicht ändern kann, kann sich auch nicht schnell an die neue Umwelt anpassen; diese Spezies könnte innerhalb weniger Generationen ausgelöscht werden.<sup>56</sup> Invasive Arten haben zudem mehr Überlebenschancen, wenn sie keine spezifischen Präferenzen hinsichtlich ihrer Nahrung und ihres Lebensraumes haben. Im Umkehrschluss sind Spezies, die ein ziemlich präzises Set an Konditionen benötigen, wenig erfolgreiche Invasoren. Auch die Braune Nachtbaumnatter, auf die wir später eingehen werden, fügt sich in dieses Muster, denn sie ist nicht anspruchsvoll in der Wahl ihrer Beute und passt sich in flexibler Weise den verschiedensten Naturräumen an.

Bei Pflanzen dürften jene Arten die größten Chancen haben, die durch andere Organismen bestäubt werden können, im Notfall aber auch selbstbestäubend sind.<sup>57</sup> Während nämlich die Selbstbestäubung für eine rasche Verbreitung vorteilhaft ist, führt sie langfristig zu Inzucht und Defekten, vor allem bei kleinen Inselformationen.<sup>58</sup>

Die Erforschung biologischer Invasionen wird nicht zuletzt dadurch erschwert, dass eine geraume Zeit vergehen kann, bis sich negative Auswirkungen zeigen. Invasive Arten können über Jahre hinweg auf ziemlich kleine Populationen beschränkt bleiben, was als „Verzögerungszeit“ bezeichnet wird.<sup>59</sup> Daher wissen wir auch häufig nicht Bescheid über unbeabsichtigte Introduktionen, bis die Populationszahlen explodieren.

---

<sup>55</sup> Sherwin J. Carlquist, *Island Life. A Natural History of the Islands of the World* (New York 1965), 106 f.

<sup>56</sup> Carlquist, *Island Life*, 106 f.

<sup>57</sup> Ebd., 267.

<sup>58</sup> Ebd., 266 f.

<sup>59</sup> Vgl. etwa Jeffrey A. Crooks, *Lag Times and Exotic Species. The Ecology and Management of Biological Invasions in Slow-Motion*. In: *Ecoscience*, Vol. 12, Nr. 3 (2005), 316-329.

### 3. Ein historischer Überblick über biologische Invasionen

Expansion ist ein Merkmal des Lebens. Pflanzen und Tiere erkunden zwangsläufig immer neue Lebensräume, denn Stillstand kann den Tod bedeuten.<sup>60</sup> Deshalb halten sich nur wenige Spezies ausschließlich dort auf, wo sie entstanden sind.<sup>61</sup> Arten erweitern, verkleinern und verändern ihre geografische Verbreitung. Diese natürlichen Dynamiken ergeben sich aus dem Zusammenspiel von Ökologie und Evolution, aus der Veränderung der physischen Geografie und des Klimas. Im Laufe der Zeit führen diese Dynamiken zur Entwicklung regionaler und lokaler Ökosysteme. Die natürlichen Barrieren, die einzelne Umweltsysteme nun voneinander trennen, werden zu Instrumenten der Evolution.<sup>62</sup> Sie ermöglichen Lebensgemeinschaften die Entwicklung evolutionärer Antworten auf die jeweiligen Gegebenheiten.<sup>63</sup> Für Jahrtausende führten natürliche Barrieren so zur Ausbildung einzigartiger Spezies und Ökosysteme. Jedoch sind biologische Invasionen an sich nichts Neues; kein Ort der Welt war jemals gänzlich isoliert. Die Verschiebung von Landmassen führt seit frühester Zeit zu Translokationen von Organismen. Das Auseinanderbrechen des letzten „Superkontinents“ Pangäa vor etwa 150 Millionen Jahren und die Entwicklung getrennter Landmassen hatten die Ausbildung eines größeren Artenreichtums zur Folge, denn auf einzelnen Kontinenten und Landteilen können sich mehr verschiedene Ökosysteme und Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen bilden als auf einem einzigen zusammenhängenden Landgebilde. Treffen isolierte Umweltsysteme, die sich evolutionär unterschiedlich entwickelt haben, durch geologische Veränderungen nach langer Zeit wieder aufeinander, kommt es zur Konfrontation von nun stark voneinander abweichenden Arten. Während des späten Pliozäns vor etwa 2,8 bis 2,7 Millionen Jahren führte beispielsweise die Bildung der Landbrücke, des Isthmus von Panama, zwischen Nord- und Südamerika zum sogenannten „Großen Amerikanischen Faunenaustausch“. Während es sich hier aber um natürliche Veränderungen handelt, hat sich seit

---

<sup>60</sup> Kegel, Tramp, 7.

<sup>61</sup> Vgl. im Folgenden Dov F. Sax, Steven D. Gaines, John J. Stachowicz, Introduction. In: Sax, Stachowicz, Gaines (Hg.), *Species Invasions*, 1-7; 1.

<sup>62</sup> Chris Bright, *Life Out of Bounds. Bioinvasion in a Borderless World* (London 1999), 19.

<sup>63</sup> Bright, *Bioinvasion*, 19.

dem Auftreten der Menschen und ihrem Einwirken die Zahl der Invasionen stark erhöht.

Zu Anfang der Menschheitsgeschichte stand die Bewegung zu Fuß im Vordergrund.<sup>64</sup> Nur wenige Tiere oder Pflanzen konnten daher auf Wanderungen mitgenommen werden; die Frachtkapazität war gering. Doch nach und nach verließen Menschen ihren ursprünglichen Lebensraum in Afrika und wurden zu Invasoren, was fundamentale Umweltveränderungen nach sich zog. Tier- und Pflanzenarten waren auf die menschliche Präsenz nicht vorbereitet, und viele von ihnen konnten dem Wettbewerbsdruck nicht standhalten. In dieses Bild passt, dass der geringste Artenverlust in jenem afrikanischen Gebiet zu beklagen ist, indem sich Tiere und Menschen nebeneinander entwickelten und so aneinander gewöhnt waren.<sup>65</sup>

Bereits im Neolithikum transportierten Menschen Tiere, Getreide und Pflanzen und entwickelten sich so allmählich zur katastrophalsten invasiven Art.

Trotzdem blieben die Umweltsysteme bis vor etwa 700 Jahren von einheimischen Arten dominiert.<sup>66</sup> Zwar richteten Menschen bereits zuvor Zerstörungen an, aber was übrigblieb, war zum größten Teil heimisch. Die frühere Langsamkeit der Bewegungen bedeutete, dass nur die widerstandsfähigsten Arten Transporte überlebten. Willentlich wurden vor allem landwirtschaftliche Pflanzen und Holz über weite Entfernungen befördert. Vor allem der Transport von Waldprodukten barg dabei immer ökologische Risiken durch das Mitführen von Schädlingen.<sup>67</sup> Der überregionale Handel beschränkte sich unter anderem durch die hohen Transportkosten zumeist auf „wertvolle“ Materialien wie Gewürze oder Luxusgewebe.

Größere Veränderungen traten durch das Segelzeitalter um 1300 ein.<sup>68</sup> Gesegelt war man schon lange davor, doch nun wurden bessere Technologien entwickelt. Ein tieferes Verständnis der Windverhältnisse, der Bau stabilerer Schiffe sowie der Zugriff auf Hilfsmittel wie Kompass und Sternenkarte intensivierte und beschleunigte Handelsbeziehungen zwischen weiten Distanzen.

---

<sup>64</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, Nature, 45.

<sup>65</sup> van Driesche, Nature, 50.

<sup>66</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, Nature, 51 f.

<sup>67</sup> Bright, Bioinvasion, 160.

<sup>68</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, Nature, 51 f.

Die „Entdeckung“ Amerikas 1492 durch Christoph Kolumbus und die daran anschließenden Handelsbeziehungen zwischen „Alter“ und „Neuer Welt“ führten zu Prozessen des Austauschs von Tieren, Pflanzen und Krankheitserregern in einem zuvor nicht gekanntem Ausmaß. Wurden Spezies zuvor vor allem zwischen benachbarten Ökosystemen ausgetauscht, geschah dies nun auf einer globaleren Ebene. Diese Vorgänge und die daraus resultierenden ökologischen Veränderungen bezeichnete der US-amerikanische Historiker Alfred Crosby 1972 als „Columbian Exchange“.<sup>69</sup> Menschen stellten dabei das offensichtlichste Transfer-Element dar<sup>70</sup>, und durch die neuen Handelsrouten ab dem Ende des 15. Jahrhunderts transportierten sie auch verstärkt Nahrungsmittel, Pathogene und geistliches Gedankengut. Der „Kolumbianische Austausch“ war bekanntlich ein unausgeglichener, da vor allem die Pflanzen, Tiere und Menschen Amerikas durch die Eindringlinge der „Alten Welt“ negativ beeinflusst wurden, was zu zahlreichen Ausrottungen führte.

Dabei wurden nicht nur Krankheiten unbeabsichtigt verbreitet, sondern auch hunderte andere Organismen. Das bekannteste Beispiel ist die aus Süd- und Ostasien stammende Hausratte (*Rattus rattus*), die auch als „Schiffsratte“ bezeichnet wird, da sie durch den Schiffstransport weltweit verbreitet wurde. Sie zerstreute sich in alle Richtungen und übertrug zahlreiche Krankheiten, wie etwa die Beulenpest oder Typhus.

Neben Kulturpflanzen wurden zunehmend auch Blumen, die die Gärten verschönern und das Auge erfreuen sollten, transportiert. Zudem fanden unbewusst beförderte Samen, die sich etwa in Kleiderfalten, in Dung oder in Erdklumpen versteckten, schnelle Verbreitung.<sup>71</sup> Auch Tiere, ob bewusst oder unbewusst an fremde Orte gebracht, transportierten Grassamen etwa in ihrem Fell, in den Hufen oder Krallen.<sup>72</sup>

Zu ungeplanten Invasionen trug außerdem die damals übliche Praktik bei, Sand und Erde als Ballast auf Schiffen zu transportieren und am Zielhafen abzula-

---

<sup>69</sup> Vgl. Alfred W. Crosby, *The Columbian Exchange. Biological and Cultural Consequences of 1492* (Westport 1972).

<sup>70</sup> Crosby, *Exchange*, 212.

<sup>71</sup> Ebd., 73.

<sup>72</sup> Friedrich Edelmayer, *Der globale Transfer von Pflanzen und Tieren in der Neuzeit*. In: Friedrich Edelmayer, Sven Tost (Hg.), *Flora und Fauna im globalen Kontext – eine Transfergeschichte*. In Memoriam Markus Cerman (*Historische Sozialkunde* 4, Wien 2015), 27-36; 32.

den, um Platz für die Fracht auf dem Rückweg zu schaffen.<sup>73</sup> In Sand und Erde befanden sich sowohl Insekten als auch Pflanzensamen, die sich sodann weiterverbreiten konnten.

Wanderungen von Arten über ihre natürlichen Verbreitungsgebiete hinaus wurden auch durch die Erschließung von Verkehrswegen ausgelöst. Die Eröffnung des Suez-Kanals 1869 führte etwa zur Verbindung des Roten Meeres mit dem Mittelmeer. Seither gelangten Hunderte marine Spezies in erster Linie vom Roten Meer ins Mittelmeer und fanden neue Lebensräume.<sup>74</sup>

Ab Mitte des 19. Jahrhunderts wurde es jedoch auch zur Mode, bewusst „exotische“ Spezies in großer Zahl einzuführen. Schon seit frühesten Zeiten waren fremde Arten gebracht worden, um Menschen zu unterhalten, zu erstaunen und sie zu heilen.<sup>75</sup> Die Zurschaustellung weitgereister Tier- und Pflanzenarten diente zudem der Herrschaftsrepräsentation.<sup>76</sup>

Die Einfuhr fremder Spezies sollte nun in einem geregelten Rahmen geschehen. 1854 kam es in Paris zur Gründung der ersten Akklimatisationsgesellschaft durch den Zoologen Isidore Geoffroy Sainte-Hilaire. Er vertrat die Ansicht, Einbürgerung meine, einer Art die nötigen Veränderungen anzuzüchten, die sie zum Überleben in einem neuen Umfeld brauche.<sup>77</sup> Daher kommt die Bezeichnung der „Akklimatisation“. Möglichst „interessante“ oder „exotische“ Tier- und Pflanzenarten sollten die Attraktivität der heimischen Flora und Fauna erhöhen. Ab nun wurde das bisherige unsystematische Einführen fremder Spezies organisiert, und zahlreiche weitere Akklimatisationsgesellschaften wurden in vielen Ländern ins Leben gerufen.<sup>78</sup>

Im 20. Jahrhundert ließ dieser Trend wieder nach; dafür wurden etwa fremde Säugetierarten bewusst freigelassen. Andere Tiere entkommen auch heute noch aus Pelztierfarmen<sup>79</sup>, werden aus religiösen Gründen freigelassen, fliehen aus

---

<sup>73</sup> van Driesche, *Nature*, 56.

<sup>74</sup> Vgl. etwa Bella S. Galil, Ferdinando Boero, Marnie L. Campbell u.a., ‘Double Trouble’. The Expansion of the Suez Canal and Marine Bioinvasions in the Mediterranean Sea. In: *Biological Invasions*, Vol. 17, Nr. 4 (2015), 973-976.

<sup>75</sup> Marcus Hall, Editorial. The Native, Naturalized and Exotic – Plants and Animals in Human History. In: *Landscape Research*, Vol. 28, Nr. 1 (2003), 5-9; 5.

<sup>76</sup> Edelmayer, *Transfer*, 33.

<sup>77</sup> Edward Tenner, *Die Tücken der Technik. Wenn Fortschritt sich rächt* (Frankfurt a. M. 1997). Zit. nach: Kegel, *Tramp*, 63.

<sup>78</sup> Kegel, *Tramp*, 64.

<sup>79</sup> Ebd., 76 f.

Zoos, Zirkussen und Tierversuchslaboren<sup>80</sup> oder werden von Tierschutzaktivisten aus solchen befreit. Zudem werden immer exotischere Tiere als Haustiere angepriesen und dann, aufgrund schwieriger Haltungsbedingungen, oft einfach ausgesetzt.

Eine noch größere Herausforderung stellen die unbewusst eingeführten Spezies dar. In der heutigen Zeit existieren um ein Vielfaches mehr Möglichkeiten zur unbeabsichtigten Verbreitung von Arten, und wir haben es in allen Weltregionen mit einer schier endlosen Präsenz invasiver Pflanzen und Tiere zu tun. Insbesondere seit den letzten Jahrhunderten haben natürliche Barrieren ihre ökologische Realität verloren und wir Menschen haben ein künstliches Pangäa geschaffen.<sup>81</sup>

Natürlich dürfen wir aber nicht vergessen, dass es in der Natur menschlicher Kulturen liegt, ihre Umgebung aktiv zu modifizieren, um eine für sie ansprechende Umwelt zu schaffen.<sup>82</sup> Der Speiseplan eines großen Teils der Weltbevölkerung besteht vor allem seit dem „Kolumbianischen Austausch“ aus eingeführten Arten.<sup>83</sup> Der Anbau von Kartoffeln und Kakao in Afrika, Weizen und Sojabohnen in Amerika, Tomaten und Mais in Europa sowie Ölpalmen und Chili in Asien ist heute eine Selbstverständlichkeit. Die Einfuhr fremder Spezies, ob zur Nahrungsaufnahme oder aus anderen Gründen, ist ein essentieller Teil menschlichen Wohlbefindens und regionaler Kulturen auf der ganzen Welt. Das Leben der Menschen wurde durch ihren Zugang zu einem größeren Anteil der globalen Biodiversität enorm bereichert. Die Land- und Forstwirtschaft, die Hortikultur und viele andere Bereiche hängen heute von Arten ab, die in verschiedenen Erdteilen heimisch sind. Zahlreiche eingeführte Arten wurden im Laufe der Zeit zu Bestandteilen regionaler Kulturen. Invasive Spezies sind somit tief in die Struktur des modernen Lebens verwoben.

---

<sup>80</sup> Christina M. Romagosa, Contribution of the Live Animal Trade to Biological Invasions. In: João Canning-Clode (Hg.), *Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions* (Warschau u.a. 2015), 116-134; 120 f.

<sup>81</sup> Bright, *Bioinvasion*, 19.

<sup>82</sup> Jeffrey A. McNeely, As the World Gets Smaller, the Chances of Invasion Grow. In: *Euphytica*, Vol. 148, Nr. 1 (2006), 5-15; 9.

<sup>83</sup> Vgl. im Folgenden McNeely, *World Gets Smaller*, 6-9.

Andererseits wissen wir, dass jede Landmasse, die von Menschen kolonisiert wurde, kurz darauf ein Artensterben erlebte.<sup>84</sup> Dies ist kein Zufall, kann doch der Mensch selbst als biologischer Invasor gesehen werden, der heimische Organismen neuen Gefahren aussetzt.<sup>85</sup>

In der heutigen Zeit, die mehr als jede andere Epoche vom Menschen geprägt ist und treffenderweise vom Meteorologen Paul Crutzen als „Anthropozän“ bezeichnet wurde<sup>86</sup>, sollten wir uns diesen Umstand umso mehr verdeutlichen.

#### **4. Globale Muster von Biodiversität und biologischen Invasionen**

Ein in der Invasionsbiologie wie auch der Biologie im Allgemeinen häufig vorkommender Begriff ist der der Biodiversität. Schlicht gesagt ist damit die Vielfalt des Lebens gemeint.<sup>87</sup> Die Elemente der Biodiversität sind dabei genetische Vielfalt, Vielfalt der Organismen sowie ökologische Vielfalt.<sup>88</sup> Meistens wird die Biodiversität jedoch in Bezug auf die Artenvielfalt gemessen.<sup>89</sup> Auch die Definition der Biodiversität ist wertegeladen, und es wird suggeriert, dass biologische Vielfalt per se gut sei.<sup>90</sup> So kann etwa das Roden eines Waldes und die anschließende Bepflanzung der entsprechenden Fläche mit verschiedenen Gemüsesorten dazu führen, dass nun mehr Spezies als zuvor das Gebiet bevölkern. Ob dies jedoch wünschenswert und sinnvoll die nachhaltige Entwicklung betreffend ist, steht auf einem anderen Blatt. Dieser Gedanke spielt auch eine bedeutende Rolle in dieser Arbeit, wenn man bedenkt, dass eingeführte Arten zwar oft den regionalen Artenreichtum erhöhen, dies aber auf Kosten anderer wichtiger Umweltfaktoren geht.

---

<sup>84</sup> Tim M. Blackburn, Kevin J. Gaston, Biological Invasions and the Loss of Birds on Islands. Insights into the Idiosyncrasies of Extinction. In: Sax, Stachowicz, Gaines (Hg.), Species Invasions, 85-110; 104.

<sup>85</sup> Blackburn, Gaston, Loss of Birds, 104, 87.

<sup>86</sup> Vgl. etwa Will Steffen, Paul J. Crutzen, John R. McNeill, The Anthropocene. Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature? In: *Ambio*, Vol. 36, Nr. 8 (2007), 614-621.

<sup>87</sup> Kevin J. Gaston, John I. Spicer, Biodiversity. An Introduction (Oxford 2004), 3.

<sup>88</sup> Gaston, Spicer, Biodiversity, 5.

<sup>89</sup> Ebd., 12.

<sup>90</sup> Ebd., 4.

Die globale Verteilung der Biodiversität konzentriert sich auf die Tropen, das heißt, dass von den Polen in Richtung Äquator eine Zunahme der Vielfalt festzustellen ist.<sup>91</sup> Zudem sind „alte“ Habitate artenreicher als „junge“. Je länger die letzte ökologische Katastrophe zurückliegt, desto wahrscheinlicher ist eine größere Vielfalt. Als nächstes ist zu sagen, dass geteilte Landschaften mehr Arten hervorbringen. Inselarchipele und andere segmentierte Habitate sind somit fruchtbare Plätze für die Bildung von Spezies. Auch ein vielfältiger Standort, der etwa eine Variation in Topografie und Bodentypen bietet, fördert Biodiversität. Artenvielfalt ist darüber hinaus selbstverstärkend: Vielfalt stimuliert eine weitere Zunahme der Diversität. So erlaubt die Existenz vieler Pflanzenarten etwa das Auftreten von pflanzenfressenden Insekten. Das nächste erkennbare Muster ist wiederum besonders in Bezug auf Inseln interessant: Isolierte Räume tendieren dazu, mehr einzigartige Arten zu beherbergen. In sehr abgegrenzten Habitaten wie auf Inseln leben eher mehr „außergewöhnliche“ Arten, obwohl dort nicht zwingend mehr Spezies als an anderen Orten beheimatet sind.

Die Verteilung der Biodiversität auf der Erde wurde 2017 in einer Studie untersucht.<sup>92</sup> Ein Team von Wissenschaftlern erstellte eine weltweite Datenbank und Landkarten mit dem Vorkommen verschiedener Tier- und Pflanzengruppen (Gefäßpflanzen, Ameisen, Spinnen, Vögel, Fische, Amphibien, Reptilien und Säugetiere) außerhalb ihrer natürlichen Verbreitung. Das Untersuchungsgebiet umfasste 609 Regionen, davon waren 186 Inseln oder Archipele und 423 Festlandregionen.<sup>93</sup> Die Studie zeigt eindeutig, dass Hotspot-Regionen für etablierte invasive Arten quer durch die taxonomischen Gruppen überwiegend Inseln sind. Dabei beherbergen wärmere Inselregionen mehr fremde Arten als kühleren. Bestätigt wird auch, dass Inseln, die weiter von kontinentalen Landmassen entfernt sind, tendenziell mehr fremde Arten aufweisen. Allgemein haben laut der Untersuchung größere Gebiete einen höheren Reichtum an gebietsfremden Arten, ebenso wie Regionen mit größerem Bruttoinlandsprodukt pro Kopf und höherer Bevölkerungsdichte. Viele ökonomisch unabhängige Inselstaaten sind

---

<sup>91</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, Nature, 35.

<sup>92</sup> Wayne Dawson, Dietmar Moser, Mark van Kleunen u.a., Global Hotspots and Correlates of Alien Species Richness Across Taxonomic Groups. In: Nature Ecology and Evolution, Vol. 1 (2017), 1-7.

<sup>93</sup> Vgl. im Folgenden Dawson, Moser, van Kleunen u.a., Global Hotspots, 1 f.

tropisch und erhalten häufig ein großes Maß an ausländischen Importen, was ihre Fülle eingeschleppter Spezies erklärt. Die meisten nicht-tropischen Inseln sind dagegen Teile größerer Festlandstaaten mit vermutlich beschränktem Auslandshandel und daher weniger gefährdet.

Unsere Beispielinsel Guam ist zwar kein unabhängiger Staat, aber eine tropische Insel, die in regem Handelsaustausch mit vielen Nationen steht, was zahlreichen fremden Spezies Tür und Tor öffnet.

## 5. Das aktuelle Massenaussterben

Über 90% aller Spezies, die jemals auf der Erde existierten, sind ausgestorben.<sup>94</sup> Aussterben ist ein natürlicher Prozess. So wie Individuen sterben, tun es auch Arten. Zwar ist das Verschwinden von Spezies ein natürlicher Bestandteil des Lebens auf unserem Planeten, aber das Auftreten des Menschen auf der Erde hat zu einem enormen Artenverlust geführt. Derzeit befinden wir uns im sechsten Massenaussterben der Erdgeschichte, das zum Großteil menschlich verursacht ist.<sup>95</sup> Das letzte große Aussterben fand am Ende der Kreidezeit vor etwa 65 Millionen Jahren statt und führte zum Verschwinden von mindestens 75 % aller damals lebenden Spezies.<sup>96</sup> Einen Hinweis darauf, dass die nächste große Aussterbewelle bereits eingeleitet wurde, gibt die Rate des Aussterbens. Sie liegt gegenwärtig mehr als 1000-fach über der normalen sogenannten „Hintergrundausterberate“.<sup>97</sup> Das „Hintergrundsterben“ bezeichnet das Aussterben von Spezies über gewisse Zeiträume, bevor der Mensch ein wichtiger Faktor im Aussterbeprozess wurde. Das derzeitige Artensterben ist eines der größten aktuellen Probleme der Erde, weil das Aussterben die Artenbildung bei weitem übertrifft.<sup>98</sup>

---

<sup>94</sup> Gaston, Spicer, *Biodiversity*, 35.

<sup>95</sup> Vgl. etwa Gerardo Ceballos, Paul R. Ehrlich, Anthony D. Barnosky u.a., Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. In: *Science Advances*, Vol. 1, Nr. 5 (2015), Artikelnr: 1400253 (doi: 10.1126/sciadv.1400253).

<sup>96</sup> David Jablonski, W. G. Chaloner, Extinctions in the Fossil Record (and Discussion). In: *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, Vol. 344, Nr. 1307 (1994), 11-17.

<sup>97</sup> Vgl. etwa Malcolm L. McCallum, Vertebrate Biodiversity Losses Point to a Sixth Mass Extinction. In: *Biodiversity and Conservation*, Vol. 24, Nr. 10 (2015), 2497-2519.

<sup>98</sup> Gábor L. Lövei, Biodiversity. Global Change through Invasion. In: *Nature*, Vol. 388, Nr. 6643 (1997), 627-628; 627.

Zahlreiche voneinander abweichende Statistiken gehen davon aus, dass jährlich mehrere Tausend Spezies für immer verschwinden. Dabei erfassen sie jedoch längst nicht die ganze Dimension des Problems. Erstens wissen wir von der Existenz vieler Arten und damit auch ihrem Aussterben gar nicht. Zweitens unterdrücken invasive Spezies sehr oft natürliche Arten, ohne dass sie komplett verschwinden. Man spricht in diesem Fall von einer „funktionellen Ausrottung“.<sup>99</sup> Die betroffenen Spezies sind zwar noch existent, können aber ihre frühere Rolle im Ökosystem nicht länger ausüben.<sup>100</sup> Diese Art von Ausrottung wird uns im Falle Guams noch begegnen.

Die fortschreitende Beschränkung von Arten auf zunehmend isoliertere und kleinere Gebiete wird den Trend des Aussterbens fortsetzen.<sup>101</sup> Während zurückgedrängte Spezies auf Kontinenten möglicherweise noch Rückzugsorte finden, ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie aussterben, auf Inseln ungleich größer. Erwiesenermaßen haben Inseln mehr Ausrottungen zu beklagen als das Festland<sup>102</sup>; sie sind die globalen Schmelztiegel des Aussterbens.<sup>103</sup> Mehr als 95 % der ausgestorbenen Säugetiere und Vögel der letzten 500 Jahre lebten auf Inseln<sup>104</sup>, und mehr als 90 % der verschwundenen Reptilien und Amphibien waren Inselformen.<sup>105</sup> Die Menschen brachten zwar viele fremde Spezies mit, sodass sich die Artenzahl auf Inseln weltweit erhöht hat. So zeigt eine Studie, dass sich auf den untersuchten Inseln, unter ihnen auch Guam, mehr fremde Arten etablierten als heimische ausstarben.<sup>106</sup> Doch wie weiter oben bereits besprochen wurde, bedeutet Quantität nicht Qualität, und eine

---

<sup>99</sup> Bright, *Bioinvasion*, 21.

<sup>100</sup> Ebd., 21 f.

<sup>101</sup> Daniel Simberloff, Keynote Address. Conservation Biology and the Unique Fragility of Island Ecosystems. In: William L. Halvorson, Gloria J. Maender (Hg.), *The Fourth California Islands Symposium. Update on the Status of Resources* (Santa Barbara 1994), 1-8; 3.

<sup>102</sup> Vgl. etwa David Quammen, *The Song of the Dodo. Island Biogeography in an Age of Extinction* (New York 1996), 4; Robert J. Whittaker, José María Fernández-Palacios, *Island Biogeography. Ecology, Evolution, and Conservation* (Oxford 2007), 8; van Driesche, *Nature*, 46.

<sup>103</sup> Bright, *Bioinvasion*, 127.

<sup>104</sup> Craig Loehle, Willis Eschenbach, Historic Bird and Terrestrial Mammal Extinction Rates and Causes. In: *Diversity and Distributions*, Vol. 18, Nr. 1 (2011), 84-91; 85.

<sup>105</sup> Ian A. E. Atkinson, Introduced Animals and Extinctions. In: David Western, Mary C. Pearl (Hg.), *Conservation for the Twenty-first Century* (New York u.a. 1989), 54-75; 56.

<sup>106</sup> Dov F. Sax, Steven D. Gaines, James H. Brown, Species Invasions Exceed Extinctions on Islands Worldwide. A Comparative Study of Plants and Birds. In: *The American Naturalist*, Vol. 160, Nr. 6 (2002), 766-783; insbes. 768.

größere Artenzahl geht mit dem Verlust einzigartiger Ökosysteme und ihrer Spezies einher.

Die komplexen Interaktionen kontinentaler Gemeinschaften, die eine reiche und vielfältige Fauna und Flora haben, agieren als Puffer, der mit gelegentlichen Fluktuationen in der Dichte verschiedener Arten und mit regionalem Aussterben umgehen kann.<sup>107</sup>

Diese Resilienz scheint in einfachen Inselgemeinschaften zu fehlen. Das Aussterben einer Art kann dort ernste Folgen für andere Spezies haben. Manchmal kommt es zum Domino-Effekt, und eine nach der anderen Art verschwindet.<sup>108</sup>

Dieser Fall ist auch auf unserer Beispielinsel Guam eingetreten, wie wir noch sehen werden.

---

<sup>107</sup> C. Barry Cox, Peter D. Moore, Richard J. Ladle, *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach* (Oxford u.a. 2016), 198.

<sup>108</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 198.

### III. Biologische Invasionen auf Inseln

#### 1. Das Aufgabengebiet der Inselbiogeografie

Biogeografie meint die Erklärung von Verbreitung, Evolution und Beziehungen von Tieren und Pflanzen, und zwar insbesondere geografische Aspekte betreffend.<sup>109</sup> Sie bezieht nicht nur aktuelle Distributionen und Zugehörigkeiten von Pflanzen und Tieren mit ein, sondern auch die Geschichte und Entwicklung der Verteilung des Lebens auf der Erde. Die Biogeografie beschäftigt sich mit den Gründen für das Auftreten und Nicht-Auftreten von bestimmten Arten in einem Gebiet sowie mit der Natur der kontrollierenden Faktoren in Vergangenheit und Gegenwart.

Die kontinentale Biogeografie unterscheidet sich von der Inselbiogeografie in mehreren Punkten.<sup>110</sup> Kontinente haben über lange Zeit ihre Positionen und Verbindungen geändert und somit neuen Typen von Organismen erlaubt, sich zu entwickeln und ihre Verbreitungsmuster zu ändern. Auf Kontinenten finden sich komplexe, koevolutionär entwickelte Ökosysteme mit einer großen Varietät interagierender Spezies, während Inseln durch vergleichsweise „einfache“ Systeme und weniger Artenreichtum gekennzeichnet sind.

Die Inselbiogeografie ermöglicht es, Einblick in drei verschiedene Forschungsfelder zu geben. Erstens kann beobachtet werden, wie die Umwelt evolutionäre Prozesse beeinflusst und kontrolliert. Inseln bieten durch ihre Isolation eine der essentiellen Notwendigkeiten der Evolution und speziell der Artenbildung. Spezies, die auf Inseln eintreffen, sind mit einer völlig neuen Umwelt konfrontiert, die ihnen möglicherweise eine Befreiung von früheren Konkurrenten, Prädatoren und Parasiten bietet; jedoch sorgen die kleinere Fläche und ein anderes Klima für neue Beschränkungen.

Zweitens wird der Frage nachgegangen, welche Relevanz die Inselbiogeografie für Evolution und Artenbildung hat. Dazu werden Vergleiche von Inseln verschiedener Größe, verschiedenen Alters und Klimas sowie unterschiedlicher

---

<sup>109</sup> Vgl. im Folgenden J. Linsley Gressitt, Introduction. In: J. Linsley Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography. A Symposium (Honolulu 1963), 1-3; 1.

<sup>110</sup> Vgl. im Folgenden Cox, Moore, Ladle, Biogeography, 195.

Geschichte und Topografie angestellt. So kann beispielsweise untersucht werden, welche Einflüsse die Artenzahl auf einer Insel kontrollieren. Drei wichtige Phänomene auf Inseln sind die Rate, mit der neue Spezies eine Insel erreichen, die Rate, mit der Arten auf einer Insel aussterben, und die Zahl der Spezies, die eine Insel tragen kann, was als „carrying capacity“ bezeichnet wird. Die Inselbiogeografie versucht, die Faktoren, die diese Phänomene kontrollieren, zu identifizieren und zu quantifizieren.

Drittens wird die Rolle der Biogeografie in der Schaffung neuer Inselökosysteme untersucht. So führte etwa die Explosion des indonesischen Vulkans Krakatau 1883 zur Bildung neuer Inseln, die anfangs völlig ohne Leben waren. Am Beispiel neu entstandener Inseln lässt sich also nachverfolgen, wie Leben entsteht.

## **2. Meilensteine in der Geschichte der Inselbiogeografie**

Die Forschung auf Inseln spielt schon lange eine fundamentale Rolle im Entwickeln unseres Verständnisses von Ökologie und Evolution.<sup>111</sup> Doch weshalb sind Inseln so gut geeignet, um Beobachtungen und Untersuchungen durchzuführen? Zunächst einmal sind Populationen, Gemeinschaften und Ökosysteme auf Inseln selbsterhaltende Einheiten mit gut definierten geografischen Grenzen. Darüber hinaus umfassen sie die fundamentalen Prozesse, Eigenschaften und Interaktionen aller ökologischen Systeme, jedoch in einfacherer Form als auf Kontinenten; sie sind also Mikrokosmen.

Erst im 19. Jahrhundert ist der wahre Beginn der Inselbiogeografie zu suchen. In Charles Darwins (1809-1882) Konzeption der Evolutionstheorie spielen die insulare Flora und Fauna eine zentrale Rolle.<sup>112</sup> Durch seine Untersuchungen auf den Galapagosinseln konnte Darwin sich die Transmutation, also die Umwandlung der Arten, gut vergegenwärtigen. Die Pflanzen und Tiere auf Gala-

---

<sup>111</sup> Vgl. im Folgenden Peter M. Vitousek, Henning Adersen, Lloyd L. Loope, Introduction – Why Focus on Islands? In: Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function* (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995), 1-4; 1.

<sup>112</sup> Vgl. im Folgenden David Bramwell, Introduction. In: David Bramwell (Hg.), *Plants and Islands* (London u.a. 1979), 1-10; 4.

pagos, vor allem die nach ihm benannten Darwin-Finken, waren tatsächlich die Hauptquelle der Inspiration für Darwin, und dies führte zur Herauskristallisierung seiner Evolutionstheorie.<sup>113</sup>

Als „Vater“ der Inselbiogeografie gilt jedoch ein Zeitgenosse Darwins, der Naturforscher Alfred Russel Wallace (1823-1913), der auf seinen Reisen um den Malaiischen Archipel Beobachtungen über die unterschiedliche Flora und Fauna der einzelnen Inseln anstellte und mehrere Arbeiten dazu veröffentlichte.<sup>114</sup> In „Island Life“ brachte Wallace als erster viele der Prinzipien und Konzepte der Distribution und Ausbreitung von Inselorganismen zusammen.<sup>115</sup> Zudem nahm er die fundamentalen Unterschiede zwischen kontinentalen und ozeanischen Inseln wahr. Zur Zeit Wallaces und für fast ein Jahrhundert danach wurden in erster Linie Fallbeispiele publiziert. Man untersuchte Tiere und Pflanzen auf einzelnen Inseln; dabei wurde jede Geschichte als einzigartig gesehen.<sup>116</sup> In dieser Zeit gab es noch kaum Versuche, zugrundeliegende Prozesse und Phänomene der Inselbiogeografie zu identifizieren.

Vor der Wende zum 20. Jahrhundert warnte der Zoologe Theodore Palmer in seinem Artikel „The Danger of Introducing Noxious Animals and Birds“ bereits vor Gefahren durch eingeschleppte Spezies und nannte zahlreiche Beispiele.<sup>117</sup> Er wies dabei auch auf die Anfälligkeit von Inseln für biologische Invasionen hin; eine beschränkte Fauna und insbesondere das Fehlen von Raubtieren würden dazu führen, dass sich fremde Spezies auf Inseln an fast mit Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit sehr rapide verbreiten könnten.<sup>118</sup>

Auch der britische Ökologe und Zoologe Charles Elton (1900-1991) spielt eine wichtige Rolle in der Geschichte der Inselbiogeografie. Er war der Erste, der versuchte, eine globale Synthese zu multiplen Dimensionen von Invasionen zu

---

<sup>113</sup> Vgl. Carlquist, *Island Life*, 351.

<sup>114</sup> Vgl. etwa Alfred R. Wallace, *The Geographical Distribution of Animals. With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface* (London 1876); Alfred R. Wallace, *Island Life. Or, The Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates* (London 1880); Alfred R. Wallace, *Natural Selection and Tropical Nature. Essays on Descriptive and Theoretical Biology* (London, New York 1891). Vgl. auch Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 24 f.

<sup>115</sup> Vgl. im Folgenden Bramwell, *Introduction*, 6.

<sup>116</sup> Vgl. im Folgenden Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 24 f.

<sup>117</sup> Theodore S. Palmer, *The Danger of Introducing Noxious Animals and Birds*. In: *Publications from USDA-ARS / UNL Faculty, Paper 1194* (1898), 87-110.

<sup>118</sup> Palmer, *Noxious Animals*, 106.

entwerfen, und gilt heute als Begründer der Invasionsbiologie. Zum Thema der biologischen Invasion äußerte sich Elton erstmals 1933 in der Zeitung „The Times“.<sup>119</sup> Nach dem Zweiten Weltkrieg konzentrierte sich Elton auf die Auswirkungen von eingeführten Nagern auf die Biota von Inseln. Der Durchbruch sollte mit der Veröffentlichung des Buches „The Ecology of Invasions by Animals and Plants“ 1958 kommen<sup>120</sup>, obwohl der Einfluss des Buches lange bescheiden war; es wurde zwar viel gelesen, aber kaum zitiert.<sup>121</sup> Das Werk, das auf ein Laienpublikum abzielte, sollte später zur „Bibel“ der Invasionsbiologie werden.<sup>122</sup> In einer Schlüsselpassage schreibt Elton aus der damaligen Situation des Kalten Krieges heraus, dass wir in einer explosiven Welt leben, und zwar nicht nur aufgrund von Kriegen und Atombomben, sondern auch aufgrund ökologischer Explosionen.<sup>123</sup> Zwar seien diese nicht so laut und bräuchten längere Zeit als kriegerische Erschütterungen, in ihren Auswirkungen könnten sie aber ebenfalls sehr beeindruckend sein. Die Vermischung tausender Arten von Organismen aus verschiedenen Teilen der Welt löse laut Elton „*terrific dislocations*“ in der Natur aus, und man sehe enorme Veränderungen in der natürlichen Bevölkerungsbalance, urteilte Elton schon damals.<sup>124</sup> Er erkannte eine Entwicklung, die sich bis heute fortsetzt:

*“We must make no mistake: we are seeing one of the great historical convulsions in the world's fauna and flora.”<sup>125</sup>*

Der schneller gewordene und gestiegene Transport der Vergangenheit habe das „Bombardement“ jedes Landes durch fremde Arten intensiviert.<sup>126</sup> Damit wusste Elton bereits um die Bedeutung des Handels für den Anstieg biologischer Invasionen.

---

<sup>119</sup> Charles S. Elton, *Animal Invaders*. In: *The Times*, 6. Mai 1933, 1-2.

<sup>120</sup> Charles S. Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (London 1958).

<sup>121</sup> Daniel Simberloff, Charles Elton. *Neither Founder nor Siren, but Prophet*. In: David M. Richardson (Hg.), *Fifty Years of Invasion Ecology. The Legacy of Charles Elton* (Hoboken / NJ u.a. 2011), 11-24; 15.

<sup>122</sup> Daniel Simberloff, *Foreword*. In: Charles S. Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. (Nachdruck, Chicago 2000), vii-xiv, vii. Anm.: Im Nachfolgenden beziehe ich mich stets auf den Nachdruck von 2000.

<sup>123</sup> Vgl. im Folgenden Elton, *Ecology of Invasions*, 15.

<sup>124</sup> Ebd., 18.

<sup>125</sup> Ebd., 31.

<sup>126</sup> Ebd., 29.

Menschen, so Elton, hätten natürliche Habitats verändert und Arten bewegt, als seien sie Schachfiguren.<sup>127</sup> Die Gefahr für das Eindringen fremder Spezies sah er dort als besonders hoch an, wo Gebiete durch menschliche Praktiken in großem Maß modifiziert wurden sowie in kultiviertem Land.<sup>128</sup> Inseln bezeichnet Elton als besondere „Hotspots“ eingeführter Arten: Tausende von kleinen, abgelegenen Inseln seien vor Ankunft der Menschen zu weit entfernt gewesen von den „geschäftigen evolutionären Zentren“ der Kontinente, um mehr als ein paar unbeabsichtigte Immigranten zu erhalten.<sup>129</sup> Die menschlich verursachten Veränderungen seien insbesondere auf kleinen Inseln gravierend, da sie weniger Arten beherbergen.<sup>130</sup> Die größeren Schäden auf Inseln seien die Konsequenz einer inhärent größeren Invasions-Anfälligkeit von Gemeinschaften mit einer geringen Artenzahl.<sup>131</sup> Dieser Punkt zieht laut Simberloff als einziger im Buch vollständige wissenschaftliche Kritik auf sich; Elton selbst gab zu, dass dies eine nicht überprüfte Theorie sei. Die Annahme, wonach die Invasibilität eines Systems, also die Anfälligkeit eines Ökosystems für biologische Invasionen, von der Zahl heimischer Arten abhängt, ist Teil der Diversitäts-Stabilitätstheorie, die von einer strikten Verbindung zwischen Artenzahl und Stabilität eines Umweltsystems ausgeht. Heute wird diese Theorie angezweifelt. Elton nahm aber richtigerweise wahr, dass die natürliche Welt in zunehmendem Maße verarmen wird:

*“If we look far enough ahead, the eventual state of the biological world will become not more complex but simpler – and poorer.”<sup>132</sup>*

Durch diese und ähnliche Aussagen erwies sich Elton als geradezu prophetisch, und er sah einige Muster voraus, die in Folge umfassender bekräftigt wurden und heute zu den Grundsätzen der Invasionsbiologie zählen.<sup>133</sup> Trotz einiger weniger Themen, die Elton nicht berücksichtigte, verharmloste beziehungsweise zur damaligen Zeit nicht erkennen konnte, bleibt „The Ecology of Invasions

---

<sup>127</sup> Elton, *Ecology of Invasions*, 33.

<sup>128</sup> Ebd., 63.

<sup>129</sup> Ebd., 79.

<sup>130</sup> Ebd., 147.

<sup>131</sup> Vgl. im Folgenden Simberloff, Foreword, xi f.

<sup>132</sup> Elton, *Ecology of Invasions*, 50 f.

<sup>133</sup> Simberloff, Foreword, ix f.

by Animals and Plants“ eine Pflichtlektüre für alle an der Invasionsbiologie Interessierten.

Auch zahlreiche andere Forscher beschäftigten sich im 20. Jahrhundert mit Inseln, insbesondere mit der Pazifischen Region.<sup>134</sup> 1943 brachte beispielsweise der Zoogeograf Philip Darlington der Inselbiogeografie neue Impulse, indem er feststellte, dass größere Inseln sowohl eine größere Zahl an Individuen als auch eine größere Artenvielfalt als kleinere Inseln beherbergen.<sup>135</sup> 1965 wurde die Literatur über Inselorganismen und Inselbiologie, die sich seit fast 200 Jahren ansammelte, von dem Botaniker Sherwin Carlquist in „Island Life“<sup>136</sup> zusammengetragen.<sup>137</sup> Ihm zufolge sind Inselwelten trotz ihrer „Einfachheit“ Agenten für komplizierte und unerwartete Muster.<sup>138</sup> Als „Hauptplagen“ der Inselorganismen sah Carlquist eingeführte Tiere an.<sup>139</sup> In einem weiteren wichtigen Werk mit dem Titel „Island Biology“<sup>140</sup> schreibt Carlquist über das „Inselnsyndrom“. Dies ist seine Bezeichnung für eine Serie von Phänomenen, die auf das Engste mit Inseln und inselähnlichen Konditionen verbunden sind. Außerdem geht er auf Ergebnisse der Kolonisation von Inseln und die darauffolgende Evolution in Isolation ein.<sup>141</sup> Er stellt dabei 24 Prinzipien für Verbreitung und Evolution von Inselorganismen auf.<sup>142</sup> Einige seiner Ideen, die heute teilweise als überholt gelten, werden uns noch begegnen, wenn es um den eigentümlichen Charakter von Inseln geht.

Als bahnbrechend sollte sich auch das Werk „The Theory of Island Biogeography“ von Robert MacArthur und Edward Wilson aus dem Jahr 1967 herausstellen.<sup>143</sup> Da die Theorie des Ökologen MacArthur und des Biologen und Insektenkundlers Wilson derart einflussreich war beziehungsweise ist, soll sie im Folgenden näher beschrieben werden.

---

<sup>134</sup> Bramwell, Introduction, 6.

<sup>135</sup> Philip J. Darlington, Carabidae of Mountains and Islands. Data on the Evolution of Isolated Faunas, and on Atrophy of Wings. In: Ecological Monographs, Vol. 13, Nr. 1 (1943), 37-61.

<sup>136</sup> Carlquist, Island Life.

<sup>137</sup> Bramwell, Introduction, 6 f.

<sup>138</sup> Carlquist, Island Life, vii.

<sup>139</sup> Ebd., 346.

<sup>140</sup> Sherwin Carlquist, Island Biology (New York 1974).

<sup>141</sup> Bramwell, Introduction, 7.

<sup>142</sup> Ebd.

<sup>143</sup> Robert H. MacArthur, Edward O. Wilson, The Theory of Island Biogeography (Princeton 1967).

Die Autoren sind der Ansicht, dass Inseln an sich ansprechende Studienobjekte seien.<sup>144</sup> Eine Insel sei ein sichtbares, eigenständiges Objekt und daher „einfacher“ als ein Kontinent oder Ozean. In der Wissenschaft der Biogeografie, so fahren sie fort, sei eine Insel die erste Einheit, die der menschliche Verstand aufnehmen und zu verstehen beginnen könne. Durch das Studium von Inselgruppen könnten Biologen einen einfacheren Mikrokosmos der scheinbar unendlichen Komplexität kontinentaler und ozeanischer Biogeografie erkennen. Ein zusätzlicher Vorteil von Inseln sei, dass sie zahlreicher als Kontinente und Ozeane sind. MacArthur und Wilson formulieren die Vorzüge von Inseln als Beobachtungsstätten folgendermaßen:

*“By their very multiplicity, and variation in shape, size, degree of isolation, and ecology, islands provide the necessary replications in natural ‘experiments’ by which evolutionary hypotheses can be tested.”*<sup>145</sup>

Inseln seien exzellente Theater, um die Evolution zu studieren, weil eine neue insulare Population in einen der vorteilhaftesten Umstände, die für eine rapide Entwicklung vorstellbar sind, eingesetzt würde.<sup>146</sup> Die neue insulare Umgebung führt, so erkennen die Autoren, dazu, dass sich eine Art von der Mutterpopulation weg entwickelt.<sup>147</sup>

Die von MacArthur und Wilson entwickelte Theorie der Inselbiogeografie besteht nun im Wesentlichen aus zwei Hauptaussagen. Die erste besagt, dass die Veränderungen und Raten von Immigration und Aussterben von Arten auf Inseln letztendlich zu einem „Equilibrium“, also einer Balance, zwischen diesen beiden Prozessen führen.<sup>148</sup> Die Immigrationsrate wird als eine fallende Kurve dargestellt, denn wenn mehr Spezies etabliert sind, werden weniger Immigranten zu den neuen Arten gehören. Dagegen steigt die Aussterbenskurve, denn je mehr Arten vorhanden sind, desto mehr sind da, um auszusterben.

Die zweite Hauptaussage lautet, dass es eine starke, nichtlineare Korrelation zwischen Inselfläche und der Zahl der Arten, die sie beinhaltet, gibt.

---

<sup>144</sup> Vgl. im Folgenden MacArthur, Wilson, *Theory of Island Biogeography*, 3.

<sup>145</sup> MacArthur, Wilson, *Theory of Island Biogeography*, 3.

<sup>146</sup> Ebd., 152.

<sup>147</sup> Ebd., 154.

<sup>148</sup> Vgl. im Folgenden MacArthur, Wilson, *Theory of Island Biogeography*, 19-22.

Die Autoren bauen in ihrem Buch auf mathematische Argumente und arbeiten mit detaillierten Gleichungen und Graphen, was ihre Arbeit sehr überzeugend erscheinen lässt.<sup>149</sup> Die Attraktivität der Theorie besteht in ihrer Einfachheit und Universalität.<sup>150</sup> Durch die Verwendung mathematischer Techniken und die Zurverfügungstellung eines Standardformats für Analyse und Vergleich haben MacArthur und Wilson das Studium der Inselbiogeografie revolutioniert.<sup>151</sup> Sie gaben Biogeografen einen theoretischen Hintergrund, mit dem sie ihre eigenen individuellen Resultate vergleichen konnten.<sup>152</sup> Dementsprechend erschienen in den Jahren nach ihrer Publikation viele Arbeiten anderer Wissenschaftler, die einzelne insulare Tier- und Pflanzenwelten auf Grundlage der Theorie der Inselbiogeografie interpretierten.<sup>153</sup> Diese Schriften wiederum bekräftigten MacArthurs und Wilsons Aussagen, sodass sie beinahe unkritisch als Basiswahrheit akzeptiert wurden. Dies ging so weit, dass Resultate, die nicht im Einklang mit der Theorie standen, auf Fehler überprüft oder ignoriert wurden. In den letzten Jahrzehnten wurde jedoch vermehrt Kritik an den Ideen MacArthurs und Wilsons laut und man erkannte, dass die Theorie der Inselbiogeografie nur bedingte Gültigkeit besitzt. So wird heute angezweifelt, dass es überhaupt irgendeine Inselbiota gibt, die sich in einem stabilen Equilibrium befindet.<sup>154</sup> Es sei wahrscheinlich, so der Botaniker Raymond Fosberg, dass selbst vor der Ankunft der Menschen und bei Ausbleiben von katastrophalen Naturveränderungen nur ein relativer Grad von Stabilität oder biotischer Balance in den insularen Ökosystemen vorgeherrscht habe, außer auf sehr großen Inseln.<sup>155</sup>

Die Aussage, wonach größere Inseln mehr Arten beinhalten, hat hingegen generelle Akzeptanz gefunden. Die Forschung beschäftigt sich nun diesbezüglich mit der Identifikation der Faktoren, die das geringere Artenvorkommen auf kleineren Inseln bedingen. Außerdem werden Auswirkungen anderer Einflüsse,

---

<sup>149</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 25.

<sup>150</sup> Mark Williamson, Guest Editorial. The MacArthur and Wilson Theory Today. True but Trivial. In: *Journal of Biogeography*, Vol. 16, Nr. 1 (1989), 3-4; 3.

<sup>151</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 25.

<sup>152</sup> Ebd., 211.

<sup>153</sup> Vgl. im Folgenden Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 25.

<sup>154</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 213.

<sup>155</sup> F. Raymond Fosberg, Disturbance in Island Ecosystems. In: Gressitt (Hg.), *Pacific Basin Biogeography*, 557-561; 558.

die die Theorie der Inselbiogeografie ignoriert, wie etwa das Klima und die Evolutionsgeschichte, untersucht.

MacArthur und Wilson sehen die geringere Artenzahl auf Inseln im Vergleich mit dem Festland als Konsequenz des reduzierten geografischen Gebietes und der erhöhten Isolation.<sup>156</sup> Teil der dynamischen Equilibrium-Theorie ist die Annahme, kleine Inseln hätten weniger Arten als größere, eben weil sie kleiner sind. Abgelegene Inseln hätten weniger Arten, weil sie isolierter sind. Der Biologe und Ornithologe David Lack war einer der ersten, für den diese Theorie nicht schlüssig erschien.<sup>157</sup> Seiner Meinung nach erkläre sie nicht die Verbreitung von Arten auf Inseln, insbesondere nicht bei Vögeln.<sup>158</sup> Das Problem der Inseln sei, dass ihnen im Vergleich zu Kontinenten Lebensräume fehlen würden. Dass auf entfernten Inseln weniger Spezies leben, sieht Lack als Resultat des Mangels an Habitaten. Diese Ansicht wird auch von Simberloff vertreten, wie wir noch sehen werden.

Ebenfalls als Reaktion auf MacArthur und Wilson stellte der Biologe David Wright eine Theorie auf, wonach Inseln Energiekollektoren seien.<sup>159</sup> Die Menge an Energie, die eine Insel sammeln kann, so Wright, variere jedoch je nach ihrem Klima. Inseln mit warmem, nassen Klima seien am produktivsten und hätten daher mehr Arten als kühle und trockene Inseln. Die Biologen Attila Kalmar und David Currie weiteten die Arbeit Wrights aus, um herausfinden, ob der Isolationsgrad von Inseln ihren Artenreichtum beeinflusst hat.<sup>160</sup> Sie kamen zu dem Ergebnis, dass die Fülle an Spezies auf einer Insel mit der Distanz zur nächsten Insel korreliert, aber noch viel stärker mit der Entfernung vom nächstgelegenen Festland. Die evolutionäre Divergenz ist demnach auf Inseln, die nahe an großen Landmassen sind, nicht so stark ausgeprägt als auf entfer-

---

<sup>156</sup> Vgl. im Folgenden Daniel Simberloff, Extinction-Proneness of Island Species – Causes and Management Implications. In: *The Raffles Bulletin of Zoology*, Vol. 48, Nr. 1 (2000), 1-9; 2.

<sup>157</sup> David Lack, *Island Biology, Illustrated by the Land Birds of Jamaica* (Oxford 1976).

<sup>158</sup> Vgl. im Folgenden Simberloff, *Extinction-Proneness*, 2.

<sup>159</sup> David H. Wright, Species-Energy Theory. An Extension of Species-Area Theory. In *Oikos*, Vol. 41 (1983), 496-506. Zit. nach: Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 213.

<sup>160</sup> Attila Kalmar, David J. Currie, A Global Model of Island Biogeography. In: *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 15, Nr. 1 (2006), 72-81. Zit. nach: Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 213 f.

teren, und die Biota setzt sich auf ersteren zu einem großen Teil aus Festland-Arten zusammen.<sup>161</sup>

Die genannten Studien sind nur einige Beispiele für Forschungen, die MacArthurs und Wilsons Theorie erweitert und ergänzt haben.

Williamson meint in Bezug auf die Theorie der Inselbiogeografie, dass es zwar eine nette Vorstellung sei, zu denken, man könne die großen biologischen Besonderheiten aller Inseln in einer Variable zusammenfassen.<sup>162</sup> Angesichts der Varietät und Komplexität von insularen Floren und Faunen, Inselflächen und -geschichten erscheine es jedoch unwahrscheinlich, dass irgendeine einzige Theorie alle beteiligten Faktoren erklären könne.<sup>163</sup> Die vielschichtige Kolonisierungsgeschichte einer Insel wird daher niemals dem einfachen Pfad, wie er durch die Theorie der Inselbiogeografie vorgeschlagen wurde, folgen.<sup>164</sup> Deshalb ist es pragmatisch, sich mit mehreren Ansätzen und Theorien auseinanderzusetzen und im jeweiligen Einzelfall zu entscheiden, was am hilfreichsten ist.<sup>165</sup>

### 3. Inseln und Isolation

Die Biologie von Inseln ist eine Biologie der Isolation.<sup>166</sup> Insulare Lebensformen verkörpern die Kreativität der Natur und ihre Verletzlichkeit zugleich.<sup>167</sup> Bevor wir uns den Problemen von Inseln im Hinblick auf biologische Invasionen zuwenden, muss zunächst geklärt werden, was genau eine Insel ist. Im ökologischen Sinn beschreibt das Autorenduo Roy und Jason van Driesche eine Insel als *“not simply a bit of land surrounded by water, but any discrete area of a given kind of habitat that is embedded in an environment inhospitable and impassable to a large portion of the inhabitants of that habitat.”*<sup>168</sup>

---

<sup>161</sup> Peter R. Grant, Epilogue and Questions. In: Peter R. Grant (Hg.), *Evolution on Islands* (Oxford u.a. 1998), 305-319; 306.

<sup>162</sup> Williamson, *MacArthur and Wilson Theory Today*, 3.

<sup>163</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 218.

<sup>164</sup> Ebd., 224.

<sup>165</sup> Vgl. Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 218.

<sup>166</sup> Peter R. Grant, *Speciation*. In: Grant (Hg.), *Evolution on Islands*, 83-101; 83.

<sup>167</sup> Kenneth Y. Kaneshiro, *Evolution, Speciation, and the Genetic Structure of Island Populations*. In: Vitousek, Loope, Adersen (Hg.), *Biological Diversity*, 23-33; 23.

<sup>168</sup> van Driesche, *Nature*, 43.

Auch Wirtspflanzen oder Tiere, auf denen Parasiten leben, können als Inseln gesehen werden<sup>169</sup> und weisen ähnliche Merkmale wie von Wasser umgebende Eilande auf. Evolutionäre Trends, die auf Inseln beobachtbar sind, lassen sich auch in ähnlichen Umgebungen wie in Höhlen, Sümpfen, Seen und auf Bergspitzen feststellen.<sup>170</sup> All diese Systeme sind ebenfalls isoliert und, geografisch gesehen, eher klein.

Als Inseln im engeren Sinn gelten kontinentale und ozeanische Inseln. Während erstere einst mit einem Kontinent verbunden waren, sind letztere durch vulkanische Aktivität am Meeresboden entstanden und waren stets von Wasser umgeben. Allerdings ist dies eine vereinfachte Kategorisierung; durch komplexe geologische Ereignisse in der Vergangenheit passen nicht alle Inseln in dieses Schema.<sup>171</sup>

In der vorliegenden Arbeit konzentriere ich mich auf ozeanische Inseln. Diese sind durch die effektivste aller Barriere abgetrennt, nämlich durch das Salzwasser.<sup>172</sup> Sie bieten somit eine kontinuierliche Isolation für längere Perioden. Daher kann, mit den Worten Carlquists, treffend gesagt werden, dass die Geschichte von Inselorganismen mit Isolation beginnt, *“and the thrain of consequences begun by separation hovers over and guides the peculiar destinies of all island plants and animals.”*<sup>173</sup> Die insulare Isolation diktiert einerseits evolutionäre Probleme in erhöhter Form, andererseits könnten sich ohne Isolation nirgendwo neue Arten entwickeln.<sup>174</sup> Isolation ist somit der Schlüssel zu biologischer Diversität.<sup>175</sup>

Inseln sind bekannterweise durch kleinere Flächen gekennzeichnet und komplett von Wasser umgeben.<sup>176</sup> Dadurch haben sie ein gleichmäßigeres Klima: Die Temperaturen sind einheitlicher, und es gibt weniger Extreme. Dies wirkt sich auf die auf Inseln lebenden Organismen aus, denn ungehindert durch dauernde Migrationsströme, Prädation und Wettbewerb zeigen die Lebewesen evo-

---

<sup>169</sup> Carlquist, *Island Life*, 3.

<sup>170</sup> Peter R. Grant, *Patterns on Islands and Microevolution*. In: Grant (Hg.), *Evolution on Islands*, 1-17; 2.

<sup>171</sup> Uno Eliasson, *Patterns of Diversity in Island Plants*. In: Vitousek, Loope, Adersen (Hg.), *Biological Diversity*, 35-50; 35.

<sup>172</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, *Island Life* 4 f.

<sup>173</sup> Carlquist, *Island Life*, 1.

<sup>174</sup> Ebd.

<sup>175</sup> Ebd.

<sup>176</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, *Island Life*, 5.

lutionäre Muster wie in einem Laboratorium. Inseln sind daher sowohl Experimentierstationen als auch Archive der Evolution. Auf diesen Umstand möchte ich an anderer Stelle noch einmal zurückkommen. Zunächst soll geklärt werden, wie die insulare Isolation überwunden werden kann.

Grundsätzlich ist keine Insel, so isoliert sie auch sein mag, frei von Kräften des Wettbewerbs.<sup>177</sup> Ein ökologischer Austausch ist jedoch nur dann möglich, wenn Kontinente zusammenwachsen oder wenn Arten es schaffen, die Barrieren zwischen Landmassen zu überwinden. Die Kontinentalverschiebung ist ein langsamer Prozess, und die Überbrückung eines Meeres ist unter natürlichen Bedingungen, ohne menschliches Zutun, extrem selten.

Folglich zählte die ozeanische Inselwelt vor der Besiedlung durch Menschen zu den isoliertesten Ökosystemen.<sup>178</sup> So wird etwa geschätzt, dass sich auf Hawaii alle 35.000 Jahre eine neue Art etablierte.<sup>179</sup> Heute gilt die hawaiianische Biota dagegen als extrem gefährdet; jährlich werden dort 20 bis 30 Spezies zu erfolgreichen „Eroberern“, was einer millionenfachen Steigerung der Invasionsrate entspricht.<sup>180</sup>

Eine beschränkte Anzahl von Organismen konnte also bereits vor der Ankunft des Menschen auf natürliche Weise auf Inseln landen. Für Pflanzen stellt hierfür die Meerwasserflotation eine Transportmöglichkeit dar<sup>181</sup>, für Pflanzen und Tiere das Reisen auf Trümmern wie etwa Holzklötzen.<sup>182</sup> Hierbei sind besonders Reptilien erfolgreich, da sie physiologisch bessere Konditionen haben.<sup>183</sup> Sie kommen längere Zeit ohne Nahrung und Frischwasser aus, und die Reptilienhaut schützt vor Austrocknung. Auch Weichtiere wie Schnecken können sich vor einer Austrocknung schützen, wohingegen Säugetiere eher „dürftige Reisende“ sind. Kleine Säuger können aber zumindest über geringere Distanzen auf Flößen reisen. Auch die Luftflotation trägt zur Verbreitung von Organismen bei.

---

<sup>177</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, *Nature*, 40 f.

<sup>178</sup> van Driesche, *Nature*, 45.

<sup>179</sup> Govindasamy Agoramoorthy, Minna J. Hsu, *Ritual Releasing of Wild Animals Threatens Island Ecology*. In: *Human Ecology*, Vol. 35, Nr. 2 (2007), 251-254; 251.

<sup>180</sup> Agoramoorthy, Hsu, *Wild Animals*, 251.

<sup>181</sup> Carlquist, *Island Life*, 14.

<sup>182</sup> Ebd., 17.

<sup>183</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, *Island Life*, 20.

Durch die Flugfähigkeit der meisten Vogelspezies verbreiten sich diese Tiere von allen terrestrischen Wirbeltieren am besten.<sup>184</sup> Ebenso sind Vögel ein wichtiges Transportmittel.<sup>185</sup> Die Beförderung geschieht intern, indem sie etwa Pflanzensamen verspeisen und die Ausscheidungen auf Inseln hinterlassen. Die Passage durch das Verdauungssystem zerstört die Samen nicht, sondern erhöht sogar oft die Keimungsfähigkeit. Extern werden neben Pflanzensamen auch Früchte, Insekten, Schneckeneier und Ähnliches etwa in den Federn der Vögel oder auf ihren Füßen befördert.

Im Allgemeinen funktioniert die Ausbreitung von Organismen auf ozeanischen Inseln wie ein Filter, der die Arten, die ankommen und sich etablieren können, auf eine Handvoll eingrenzt.<sup>186</sup> Dieses System haben Menschen seit ihren ersten Inselbesiedelungen aufgebrochen; sie haben erheblich zum Verschwinden von Arten beigetragen und die Aussterbensrate stark erhöht, und zwar von Anfang an auch durch mitgebrachte Tiere und Pflanzen.<sup>187</sup>

#### **4. Insulare Vulnerabilität**

Weisen nun Inseln tatsächlich eine inhärente Fragilität auf, wenn es um biologische Invasionen geht? Die Zahl eingeführter Tiere ist auf Inseln generell jedenfalls höher als an Land.<sup>188</sup> Dieser Umstand wird auf bestimmte Charakteristika zurückgeführt, die das Inselleben bestimmen. Diese Phänomene werden, wie bereits angedeutet wurde, etwa von Carlquist als "Syndrom" bezeichnet.<sup>189</sup> Eine Inselbiota unterscheidet sich von einer kontinentalen Biota zunächst einmal auf vier Arten: Sie ist relativ „disharmonisch“, „verarmt“, ungesättigt, und sie beherbergt disproportional viele endemische Spezies.<sup>190</sup> Auf Inseln leben also im Allgemeinen weniger Arten als auf dem Festland, und manche Tier-

---

<sup>184</sup> Phillip Cassey, Miquel Vall-Llosera, Ellie Dyer u.a., The Biogeography of Avian Invasions. History, Accident and Market Trade. In: Canning-Clode (Hg.), *Changing Ecosystems*, 37-54; 37.

<sup>185</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, *Island Life*, 24, 28.

<sup>186</sup> Carlquist, *Island Life*, 105.

<sup>187</sup> Vgl. etwa David W. Steadman, Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds. *Biodiversity Meets Zooarchaeology*. In: *Science*, Vol. 267, Nr. 5201 (1995), 1123-1131.

<sup>188</sup> Vgl. Daniel Sol, Are Islands More Susceptible to be Invaded Than Continents? *Birds Say No*. In: *Ecography*, Vol. 23, Nr. 6 (2000), 687-692; 687.

<sup>189</sup> Carlquist, *Island Life*, vii.

<sup>190</sup> Simberloff, *Extinction-Proneess*, 1.

und Pflanzengruppen sind überhaupt nicht vertreten. Die Inselbiota ist demnach ein „verarmtes Aggregat“ an Arten.<sup>191</sup>

Das Fehlen verschiedener Taxa wird als „Disharmonie“ bezeichnet.<sup>192</sup> Das bedeutet im Umkehrschluss, dass die Präsenz eines großen Teils der taxonomischen Gruppen in Flora und Fauna als „Harmonie“ bekannt ist. Dieser Zustand wird also als charakteristisch für die kontinentale Biota, im Gegensatz zur insularen und ozeanischen, gesehen.<sup>193</sup> Die fragmentarische, disharmonische Inselbiota zeichnet sich häufig durch die Absenz von Spezies aus, die schlecht an eine Verbreitung über weite Strecken angepasst sind.<sup>194</sup> So fehlen auf den meisten Inseln etwa große Raubtiere und Säugetiere im Allgemeinen, Fledertiere ausgenommen.<sup>195</sup> Dagegen sind Inseln durch ein großes Vorkommen von Vögeln charakterisiert. Aus der Gruppe der Reptilien sind Skinke und Geckos sehr weit verbreitet; generell selten sind Amphibien. Als dominierende Tiere auf ozeanischen Inseln gelten Insekten, gefolgt von Weichtieren. Die Tatsache, dass viele Tiergruppen auf den meisten Inseln nicht vorkommen, ist im Übrigen ein guter Hinweis darauf, dass diese Inseln ozeanisch sind und nie oder seit sehr langer Zeit keine kontinentalen Verbindungen hatten, zumindest nicht während der Entwicklungszeit der heutigen Faunen.

Eine weitere Besonderheit auf Inseln ist, dass der Genpool weitaus kleiner als auf Kontinenten ist. Kleine Populationen haben den Vorzug, dass sich Mutationen viel schneller durchsetzen als an Land.<sup>196</sup> Die Konsequenz ist eine erheblich beschleunigte Evolutionsgeschwindigkeit. Der große Genpool der Kontinente verhindert zwar rasche Veränderungen, bietet aber einen entscheidenden Vorteil: Er verfügt über genetische Modifikationen in unzählbarer Menge. Diese können unter veränderten Umweltbedingungen auf den Plan treten und neue evolutionäre Wege eröffnen. Aufgrund des kleineren Genpools auf Inseln sind heimische Spezies dort besonders gefährdet. Eine Studie hat bestätigt, dass die große Mehrheit der Inselpopulationen tatsächlich eine geringere genetische

---

<sup>191</sup> Robert F. Thorne, Biotic Distribution Patterns in the Tropical Pacific. In: Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography, 311-350; 318.

<sup>192</sup> Vgl. etwa Simberloff, Extinction-Proneness, 3.

<sup>193</sup> Fosberg, Disturbance, 558.

<sup>194</sup> Thorne, Biotic Distribution Patterns, 318.

<sup>195</sup> Vgl. im Folgenden J. Linsley Gressitt, C. M. Yoshimoto, Dispersal of Animals in the Pacific. In: Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography, 283-292; 283.

<sup>196</sup> Vgl. im Folgenden Kegel, Tramp, 180.

Vielfalt aufweist.<sup>197</sup> Säuger, Vögel, Reptilien, Insekten und Pflanzen auf dem Festland zeigten in der Untersuchung bedeutend höhere Stufen genetischer Variation als auf Inseln.<sup>198</sup> Auch eine geringere phänotypische Vielfalt insularer Spezies wurde festgestellt.<sup>199</sup>

Die „Disharmonie“ insularer Umweltsysteme kann zu einer Ungesättigtheit führen, denn durch die Absenz ganzer Tier- und Pflanzengruppen bleiben eventuell Nischen frei, welche von Invasoren leicht besetzt werden können.<sup>200</sup> Das gehäufte Auftreten eingeführter Arten auf Inseln wird auf diese Ungesättigtheit zurückgeführt.<sup>201</sup> Allerdings ist hier einzuwenden, dass überhaupt nur sehr wenige natürliche Gemeinschaften gesättigt an Arten zu sein scheinen.<sup>202</sup> An dieser Stelle ist noch anzumerken, dass eine Nische im ökologischen Sinn viel mehr als ein Raum ist. Es handelt sich vielmehr um ein multidimensionales Gebilde, das „die ganze Vielfalt der Wechselwirkungen eines Organismus mit seiner belebten und unbelebten Umwelt“ umfasst.<sup>203</sup>

Eine Erklärung für den Erfolg von Eindringlingen auf Inseln liegt darin, dass sie häufig leichten Zugang zu ergiebigen Futterquellen haben, da die einheimischen Arten an nur wenige oder gar keine Räuber gewöhnt sind.<sup>204</sup> Inselnspezies haben eine gewisse Toleranz für Antagonisten entwickelt, mit denen sie schon lange in Kontakt sind. Doch die geografische Isolation beschränkt die Anzahl der Feinde für einzelne Organismen.<sup>205</sup> Daher haben die Tiere oft nicht gelernt, ihre Laute, Gerüche und Unterkünfte zu verstecken.<sup>206</sup> Daraus ergibt sich die insulare Furchtlosigkeit der Arten, manchmal auch „Naivität“ genannt. Es besteht für die Spezies einfach keine Notwendigkeit zu übertriebener Vorsicht, und zu viel Bedachtsamkeit auf Gefahren ist von Nachteil und schwächt den Organismus.<sup>207</sup>

---

<sup>197</sup> Richard Frankham, Do Island Populations Have Less Genetic Variation Than Mainland Populations? In: *Hereditary*, Vol. 78, Nr. 3 (1997), 311-327.

<sup>198</sup> Frankham, *Genetic Variation*, 317.

<sup>199</sup> Ebd., 320.

<sup>200</sup> Simberloff, *Extinction-Proneness*, 3.

<sup>201</sup> Kegel, *Tramp*, 2.

<sup>202</sup> Davis, *Invasion Biology*, 56.

<sup>203</sup> Kegel, *Tramp*, 268 f.

<sup>204</sup> van Driesche, *Nature*, 25.

<sup>205</sup> Ebd., 40 f.

<sup>206</sup> Franck Courchamp, Jean-Louis Chapuis, Michel Pascal, Mammal Invaders on Islands. Impact, Control, and Control Impact. In: *Biological Reviews*, Vol. 78, Nr. 3 (2003), 347-383; 351 f.

<sup>207</sup> Carlquist, *Island Life*, 341.

Der Reichtum an Ressourcen und das Fehlen von Feinden erklären, warum Invasoren oft in einer abnorm kurzen Periode nach ihrer Einführung in großer Zahl auftreten. Die Verbreitung tritt oft in einer Zahl auf, welche die Grenzen der Tragfähigkeit der neuen Umwelt überschreitet. In weiterer Folge kann dies zu einem Zusammenbruch der Population einer invasiven Spezies führen, da Habitat und Ressourcen zu knapp werden. Dieses natürliche Aussterben einer fremden Art ermöglicht aber bei weitem nicht immer die Wiederansiedlung heimischer Arten. Die Invasoren haben eventuell die Bedingungen des Habitats derart verändert, dass sich das System nicht erholen kann und native Spezies keinen Lebensraum mehr finden.<sup>208</sup>

Inseln sind unumstritten Häfen und Zuchtstätten für das Einzigartige und Ungewöhnliche; sie sind natürliche Laboratorien für extravagante evolutionäre Experimente.<sup>209</sup> Charakteristisch sind etwa Gigantismus und Zwergwuchs bei insularen Spezies. Dass sich Inselarten von ihren Festland-Verwandten hinsichtlich der Größe unterscheiden, ist nichts Ungewöhnliches.<sup>210</sup> Einerseits kann das Fehlen eines bestimmten Räuber-Typs die Sterberate der Beutetiere senken und so ein schnelleres Wachstum dieser ermöglichen, andererseits können Spezies durch fehlende Kompetitoren kleiner werden, um die vakanten Nischen zu besetzen. Leben beispielsweise auf einer Insel keine Säuger, dafür aber Echsen, so kann eine größere Art nach und nach die Rolle eines großen pflanzenfressenden Säugetieres einnehmen.<sup>211</sup> Dazu ändert die Echse ihren Speiseplan, verzichtet etwa auf Insekten und toleriert eine große Varietät von Pflanzen; somit wird sie zum Reptil-Äquivalent von Schaf oder Ziege. Werden nun nicht-heimische Säugetiere eingeführt, werden sie zur potentiellen Beute für Echsen, die eine gewisse Dimension erreichen können, wie etwa Warane. Der auf einigen Kleinen Sundainseln heimische Komodowaran (*Varanus komodoensis*) frisst etwa Hirsche und kleine Wildschweine und ersetzt damit große fleischfressende Säuger.

---

<sup>208</sup> Erika S. Zavaleta, Richard J. Hobbs, Harold A. Mooney, Viewing Invasive Species Removal in a Whole-Ecosystem Context. In: Trends in Ecology and Evolution, Vol. 16, Nr. 8 (2001), 454-459; 454.

<sup>209</sup> Quammen, Dodo, 3.

<sup>210</sup> Vgl. im Folgenden Cox, Moore, Ladle, Biogeography, 201.

<sup>211</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, Island Life, 176.

Gigantismus ist nicht immer lediglich mit einem komplett neuen Speiseplan sowie mit erweiterten Nahrungspräferenzen verbunden, sondern auch mit Territorialismus, denn die größeren Tiere können nun auch ausgedehntere Territorien beanspruchen.<sup>212</sup>

Der Riesenwuchs vieler insularer Spezies könnte laut Carlquist auch mit ihrer Langlebigkeit in Zusammenhang stehen.<sup>213</sup> Eine kurze Lebensspanne und ein schneller Lebenszyklus, verbunden mit einer kleinen Körpergröße, sind von Vorteil bei starker Bejagung. Auf Inseln sind Spezies oft von Feinden befreit; daraus könnten eine längere Lebensdauer und größere Proportionen resultieren. Tatsächlich sind bei Inselpflanzen und -tieren nicht selten ein langer Reifungsprozess und ein hohes Alter zu beobachten.

Veränderungen in der Größe können für manche Arten auch eine Flucht in eine nicht-umkämpfte Welt bedeuten, weil sie nun Zugang zu Nahrung haben, die andere Spezies, die kleiner oder größer sind, übersehen.<sup>214</sup> Die Tendenz kleiner Inselarten, größer zu werden, und die Tendenz großer Arten, kleiner zu werden, wird manchmal „island rule“ genannt.<sup>215</sup>

Nicht nur die Größe, sondern auch andere Besonderheiten werden in der Betrachtung insularer Spezies augenscheinlich, und diese Phänomene sind stets Zeugnisse bestimmter Bedingungen.<sup>216</sup> So sind häufig die Proportionen der Arten im Vergleich zu ihren Verwandten auf dem Festland verändert. Viele Vogelarten und Insekten sind flugunfähig und dadurch besonders gefährdet, wenn sie von invasiven Räubern gejagt werden.

Arten verlieren häufig, sobald sie auf einer Insel sind, ihre Fähigkeit zur Verbreitung über weite Strecken, weil diese keinen Wert mehr besitzt, nachdem die Spezies ein Zuhause gefunden haben.<sup>217</sup> Die Vorteile, die die Verbreitung einer Art mit sich bringt, werden durch die Vorteile der Sesshaftigkeit abgelöst.<sup>218</sup> Bei Vogelarten wird, sobald das Laufen nützlich wird, mehr in stärkere und längere Beine und weniger in Flügel „investiert“.<sup>219</sup> Die Unfähig-

---

<sup>212</sup> Carlquist, *Island Life*, 178.

<sup>213</sup> Vgl. im Folgenden Carlquist, *Island Life*, 180.

<sup>214</sup> Carlquist, *Island Life*, 181.

<sup>215</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 201.

<sup>216</sup> Carlquist, *Island Life*, 175.

<sup>217</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 200.

<sup>218</sup> Grant, *Patterns on Islands*, 3.

<sup>219</sup> Carlquist, *Island Life*, 229 f.

keit, zu fliegen, kann auch darin begründet sein, dass es ja oftmals auf Inseln keine Räuber gibt, vor denen die Tiere fliehen müssten.<sup>220</sup> Bei Pflanzen führt der Verlust des Verbreitungs-Mechanismus manchmal zur Bildung vergrößerter Früchte oder Samen.<sup>221</sup> Tiere ändern mitunter durch die neuen Bedingungen ihre Tag- und Nachtaktivität oder entwickeln neue Verhaltensweisen, etwa zur Nahrungsbeschaffung.<sup>222</sup> Neue Lebensräume eröffnen sich auf Inseln auch für Pflanzen; bewohnten sie zuvor Sümpfe, so kann es sein, dass sie nun auf trockene Gebiete angewiesen sind.<sup>223</sup> Auch Veränderungen in der Fortpflanzung sind feststellbar. Eine geringere Fruchtbarkeit könnte Resultat der natürlichen Selektion sein, um zu hohe Bestandsgrößen auf Inseln zu verhindern.<sup>224</sup>

Manche Wissenschaftler nehmen an, dass auf Inseln ein geringerer Selektionsdruck herrscht; dadurch sei auch der Wettbewerb unter den Arten gering. So denkt etwa Carlquist, dass die hohe Reproduktionsrate am Festland durch heftigen Wettbewerb und Bejagung erzwungen wird.<sup>225</sup> Ein kontinuierlicher Druck, der auf Inseln nicht herrsche, sei nötig, um diese Rate aufrecht zu erhalten.<sup>226</sup> Die Fähigkeit zum Wettbewerb, genauso wie die zum Fliegen und zur Furcht, hätten Spezies im Laufe ihrer Adaption an die Inselwelten verloren, weil sie nicht beständig genährt worden sei.<sup>227</sup> Ob der Wettbewerbsdruck an Land wirklich größer ist, bleibt umstritten.<sup>228</sup>

Auch Carlquists Überzeugung von einer inhärenten Fragilität der insularen Tiere und Pflanzen wird heute eher als überholt angesehen. Denn obwohl er Inselbewohner nicht als bloße Kuriositäten, sondern als Teil des Lebensmusters auf der Erde wahrnimmt, ohne die alles inkomplett und bedeutungslos wäre<sup>229</sup>, ist er folgender Ansicht:

---

<sup>220</sup> Cox, Moore, Ladle, *Biogeography*, 200.

<sup>221</sup> Ebd., 243, 246.

<sup>222</sup> Vgl. Carlquist, *Island Life*, 247, 251-255.

<sup>223</sup> Carlquist, *Island Life*, 249-251.

<sup>224</sup> Ebd., 337.

<sup>225</sup> Ebd.

<sup>226</sup> Ebd.

<sup>227</sup> Ebd., 349.

<sup>228</sup> Daniel Simberloff, *Why Do Introduced Species Appear to Devastate Islands More Than Mainland Areas?* In: *Pacific Science*, Vol. 49, Nr. 1 (1995), 87-97; 87.

<sup>229</sup> Carlquist, *Island Life*, 335.

*“Island creatures, intricate in their adaptations, misshapen, overrefined, are victims of an inexorable process.”<sup>230</sup>*

Das Aussterben sei letztlich das Schicksal der insularen Endemiten; Menschen würden den Prozess nur ein wenig beschleunigen, so Carlquist.<sup>231</sup> Würden nicht die menschlich verursachten Invasionen von Arten die insularen Spezies in Bedrängnis bringen, so würde es die Zeit tun.<sup>232</sup>

In einem aber hat Carlquist recht: Inselbewohnende Tiere und Pflanzen stecken voller Komplexitäten, und eine weitere Besonderheit insularen Lebens ist der Endemismus.

Durch die Trennung von den Mutterpopulationen auf dem Festland können Arten zu „Relikten“ werden.<sup>233</sup> Während Spezies auf Kontinenten oft einem Kampf um Verdrängung und Überleben ausgesetzt sind, können Arten auf Inseln häufig in Ruhe lange Zeit überdauern. Auf diese Weise entstehen Endemiten: Ozeane und andere Barrieren trennen zwei Populationen einer Spezies, und diese entwickeln sich in unterschiedliche Richtungen weiter.

Nach der Betrachtung dieser Besonderheiten können wir jedoch feststellen, dass die insulare Vulnerabilität keineswegs ein zwangsläufiges Charakteristikum und Abgrenzungsmerkmal von Inseln ist. Unter Umständen können kontinentale Ökosysteme genauso verletzlich werden.<sup>234</sup> Inseln haben nicht einfach „von Natur aus“ schlechte Voraussetzungen; es handelt sich vielmehr um eine Kombination inhärenter und erzeugter, etwa durch den Menschen herbeigeführter, Anfälligkeit.

Die Gründe für eine Invasibilität sind daher vielschichtig. Die Maxime, wonach Inseln generell verletzlicher seien als Kontinente, ist etwa für den Ökologen Daniel Sol, der die Zahl eingeführter Vogelarten in Festland- und Inselregionen miteinander verglich, „*far from universal*“.<sup>235</sup> Die Hypothese der inhärenten insularen Vulnerabilität ist für Sol nicht konsistent mit seinen Untersuchungen.

---

<sup>230</sup> Carlquist, *Island Life*, 350.

<sup>231</sup> Ebd., 349.

<sup>232</sup> Ebd., 350.

<sup>233</sup> Ebd., 289.

<sup>234</sup> Vgl. im Folgenden van Driesche, *Nature*, 27.

<sup>235</sup> Sol, *Islands More Susceptible*, 688 f.

Auch Simberloff teilt diese Ansicht. Er nimmt etwa an, dass viele kontinentale Gebiete, die dermaßen entwaldet wurden wie bestimmte Inseln, nicht weniger von Invasoren beherrscht sind.<sup>236</sup> Die Konsequenzen auf Inseln könnten oft einfach deshalb gravierender sein, weil sie eine kleinere Fläche aufweisen. Das Hauptproblem sieht der Biologe im Fehlen von Zufluchtsorten. Festland-Arten haben mehr Rückzugsmöglichkeiten und können vielleicht in einem isolierten Refugium überleben.<sup>237</sup> Für sie besteht unter Umständen die Möglichkeit, von Rückzugsgebieten ausgehend ihr ursprüngliches Gebiet wieder zurückzuerobern.<sup>238</sup> Diese Option bleibt insularen Spezies meist verwehrt.

Unterschiedliche Auswirkungen von Zyklonen und Hurrikanen auf Inseln und an Land deuten nach Simberloffs Ansicht nach auch in die Richtung, dass die erhöhte Verletzlichkeit insularer Spezies ihren kleinen geografischen Verbreitungsgebieten geschuldet ist.<sup>239</sup> Arten, die eigentlich an diese Wetterphänomene gewöhnt sind, haben weniger Überlebenschancen bei großen Katastrophen, wenn ihr Areal bereits durch Menschen eingegrenzt wurde, etwa durch die Umwandlung von Lebensraum. Spezies auf Kontinenten könnte es unter gleichen Bedingungen ähnlich ergehen.

Das Studium von „Seltsamkeiten“ wie dem Gigantismus, dem Zwergwuchs und dem Endemismus war für lange Zeit *die* Herangehensweise an die Inselbiologie.<sup>240</sup> In dieser Betrachtung erscheinen Inseln an sich schon als „seltsame Einheiten“.<sup>241</sup> Die Vorstellung, dass das insulare Leben nur ein Nebenschauplatz in der globalen Evolution ist, hielt sich noch bis ins 20. Jahrhundert. 1968 urteilte der Ökologe Frank Preston hart, *“although island life may be fascinating, the real drama of terrestrial evolution is played on the continents: islands are backwaters and dead ends.”*<sup>242</sup> Dieser Aussage muss eindeutig widersprochen werden. Statt Gleichgültigkeit gegenüber dem Leben auf den zahlreichen in den Ozeanen liegenden Landmassen ist Bewusstsein für ihre Verletzlichkeit

---

<sup>236</sup> Vgl. im Folgenden Simberloff, *Extinction-Proneness*, 3-5.

<sup>237</sup> van Driesche, *Nature*, 46 f.

<sup>238</sup> Ebd.

<sup>239</sup> Vgl. im Folgenden Simberloff, *Extinction-Proneness*, 3-5.

<sup>240</sup> Henning Adersen, *Research on Islands. Classic, Recent, and Prospective Approaches*. In: Vitousek, Loope, Adersen (Hg.), *Biological Diversity*, 7-21; 8.

<sup>241</sup> Vgl. Adersen, *Research on Islands*, 7.

<sup>242</sup> Frank W. Preston, *On Modeling Islands. Review the Theory of Island Biogeography by Robert H. MacArthur and Edward O. Wilson*. In: *Ecology*, Vol. 49, Nr. 3 (1968), 592-594; 592.

gefragt. Die Erforschung insularer Besonderheiten ist essentiell für den Schutz dieser einzigartigen Lebenswelten. Insbesondere der Endemismus macht Inselarten enorm wichtig für die globale Biodiversität.<sup>243</sup>

Vor allem bewohnte Inseln mit Schiffs- und Flugverkehr sind geradezu prädestiniert für Invasoren. Je mehr Menschen auf einer Insel leben, desto mehr Versorgung muss stattfinden, und dies erhöht das Risiko von Einschleppungen, insbesondere wenn die Insel von Importen abhängt. Zusätzliche verstärkende Faktoren sind Militäreinrichtungen, Werften, die großen Schiffen Zugang bieten, Rohstoffgewinnung auf der Insel oder im Umfeld der Insel sowie die Nähe zu wichtigen Handelsrouten oder Kontinenten.<sup>244</sup> All diese risikoerhöhenden Punkte treffen auf Guam zu, weshalb es nun an der Zeit ist, unsere Aufmerksamkeit auf diese Insel zu richten.

---

<sup>243</sup> Simberloff, Extinction-Proneness, 1.

<sup>244</sup> Ian A. E. Atkinson, The Spread of Commensal Species of *Rattus* to Oceanic Islands and their Effects on Island Avifaunas. In: P. J. Moors (Hg.), Conservation of Island Birds. Case Studies for the Management of Threatened Island Species (Bristol 1985), 35–81. Zit. nach: Steffen Opper, Brent M. Beaven, Mark Bolton u.a., Eradication of Invasive Mammals on Islands Inhabited by Humans and Domestic Animals. In: Conservation Biology, Vol. 25, Nr. 2 (2011), 232-240.

## IV. Die Insel Guam

### 1. Lokalisation

Guam, in der Chamorro-Sprache Guåhån genannt, ist eine ozeanische Insel im Westpazifik. Sie liegt auf 13° 24' nördlicher Breite und auf 144° 43' östlicher Länge und gehört geografisch zu Mikronesien, einem Gebiet mit über 2000 Inseln und Atollen. Guam ist eine der neun Inselgruppen Mikronesiens, Teil der Inselgruppe der Marianen und zugleich deren größte und südlichste Insel. Das einst durch die Kollision der tektonischen Pazifik-Platte mit der Philippinischen Platte entstandene Guam ist eine geologisch relativ junge Insel, die sich im frühen Känozoikum, vor etwa 60 Millionen Jahren, aus dem Ozean erhoben hatte und danach mehrmals im Wasser verschwunden und wieder aufgetaucht war.<sup>245</sup> Der Untergrund ist vulkanisch, wobei es heute aber keine vulkanischen Tätigkeiten mehr gibt. An der Oberfläche besteht Guam aus korallinem Kalkstein. Im Norden prägen Küstenklippen das Landschaftsbild, während der Süden gebirgig ist. Dazwischen finden sich niedrigere Hügel.

Das Klima ist tropisch, mit einer Trockenzeit von Januar bis Juli und einer Regenzeit von Juli bis Dezember, wobei es kaum jahreszeitliche Temperaturschwankungen gibt. Während der Regenzeit können Taifune auftreten.

Guam ist heute ein nichtinkorporiertes Außengebiet der USA. Die anderen Marianen-Inseln sind, geopolitisch als Commonwealth der Nördlichen Marianen zusammengefasst, ebenfalls nichtinkorporiertes US-Außengebiet. Deren größte Inseln, Saipan, Tinian und Rota, sind 190 km, 130 km beziehungsweise 58 km von Guam entfernt.

Guam hat eine Fläche von 545 km<sup>2</sup>, ist etwa 48 km lang und 18,5 km breit. Die Bevölkerungszahl liegt bei etwa 160.000, wobei sich ethnisch gesehen etwa 37 % den Chamorro und 26 % den Filipinos zurechnen lassen.<sup>246</sup> 9 % bezeich-

---

<sup>245</sup> Robert F. Rogers, *Destiny's Landfall. A History of Guam* (Honolulu 1995), 21.

<sup>246</sup> Central Intelligence Agency: *The World Factbook: Australia-Oceania: Guam: People and Society: Ethnic Groups*, online unter <https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/geos/gq.html> (abgerufen am 30.11.17).

nen sich als „multiracial“, weitere 7 % sind weiß-amerikanischen Ursprungs; daneben gibt es eine Vielzahl kleinerer ethnischer Gruppen.<sup>247</sup>

## 2. Historischer Überblick

Wenig ist über die vorkoloniale Zeit der Chamorro, des indigenen austronesischen Volkes Guams, bekannt. Vor etwa 4000 bis 3500 Jahren dürfte die Insel erstmals durch Menschen aus Südostasien besiedelt worden sein. Zu einer ersten Kontaktaufnahme mit Europäern kam es 1521. Eine Expedition unter Führung des im Auftrag der spanischen Krone segelnden portugiesischen Seefahrers Ferdinand Magellan erreichte Guam am 6. März. Damit war es die erste bewohnte pazifische Insel, von deren Existenz man in Europa erfuhr.<sup>248</sup> 1565 beanspruchte die spanische Krone Guam für sich. Anfangs hielten sich aber nur wenige Spanier für eine längere Zeitspanne auf der Insel auf. Guam diente vor allem als Zwischenstopp und militärischer Stützpunkt für die Transporte von Galeonen zwischen Manila und Acapulco. Zu einer Kolonisierung kam es ab 1668, als durch die Jesuiten eine katholische Mission gegründet wurde. Pater Diego Luis de San Vitores nannte den Archipel Marianen, zu Ehren der Marianne von Österreich, der damaligen Witwe des spanischen Königs Philipp IV. Bekehrung und kulturelle Assimilation der Einheimischen wurden mitunter durch brutale Unterdrückung erreicht. Die Chamorro waren das erste pazifische Volk, das eine europäische Kolonisierung als spanische Untertanen erfuhr.<sup>249</sup> Sie setzten sich der Fremdherrschaft durch teils kriegerische Auseinandersetzungen zur Wehr, die die Spanier niederschlugen. Als Resultat der blutigen Kämpfe dezimierte sich die Zahl der Chamorro stark.<sup>250</sup>

1898 fiel die Insel gemeinsam mit den Philippinen und Puerto Rico im Zuge des Sieges im Amerikanisch-Spanischen Krieg an die USA. Für Amerika stan-

---

<sup>247</sup> Central Intelligence Agency: The World Factbook: Australia-Oceania: Guam

<sup>248</sup> Rogers, *Destiny's Landfall*, 1.

<sup>249</sup> Vgl. Rainer F. Buschmann, Edward R. Slack Jr., James B. Tueller, *Navigating the Spanish Lake. The Pacific in the Iberian World, 1521-1898* (Honolulu 2014).

<sup>250</sup> Mansel G. Blackford, *Pathways to the Present. U.S. Development and Its Consequences in the Pacific* (Honolulu 2007), 168.

den von Beginn an die Nutzung Guams als strategischer Punkt sowie die Errichtung von Militärbasen im Vordergrund.

Am 8. Dezember 1941, kurz nach dem Angriff auf Pearl Harbor, nahmen Japaner in weniger als sechs Stunden die Insel ein.<sup>251</sup> Die Besatzung versuchte, Guam in das japanische Reich einzugliedern und die Spuren der vergangenen Fremdherrschaften zu verwischen. So ersetzte Japanisch Englisch als Schulsprache; die einheimische Bevölkerung wurde zur Zwangsarbeit verpflichtet und zum Teil massakriert. Daher wird unter den Chamorro die japanische Besatzungszeit als eine negative Erfahrung gesehen. Der US-amerikanische Truppeneinfall im Juli 1944 wurde dagegen gefeiert. In der Schlacht um Guam wurden die Japaner schließlich am 10. August besiegt, und die Insel kam wieder unter amerikanische Kontrolle. Diese zwei massiven Invasionen innerhalb von drei Jahren brachten mehr Zerstörung für Guams Umwelt als alle vorherigen „Einfälle“.<sup>252</sup>

Durch den „Guam Organic Act of 1950“ wurde Guam als nichtinkorporiertes Territorium in die USA eingegliedert; die Inselbewohner erhielten damit die US-amerikanische Staatsbürgerschaft, besitzen aber kein Wahlrecht auf Bundesebene.

Im Kalten Krieg wuchs die strategische Bedeutung Guams; Marine und Militär wurden stark ausgebaut. Dies stieß immer wieder auf Gegenwind vonseiten der einheimischen Bevölkerung, die um eine Einschränkung ihrer Lebensqualität sowie um den Verlust von Flora und Fauna fürchtete.<sup>253</sup> Momentan ist das US-Militär im Besitz von ungefähr 27 % der Landfläche Guams.<sup>254</sup> Die Stützpunkte erstrecken sich auf 16.000 ha und umfassen unter anderem Basen der U.S. Navy (U.S. Naval Base Guam) und der U.S. Air Force (Andersen Air Force Base).

---

<sup>251</sup> Vgl. im Folgenden Blackford, Pathways, 169.

<sup>252</sup> Rogers, Destiny's Landfall, 162.

<sup>253</sup> Vgl. etwa Blackford, Pathways, 176-188.

<sup>254</sup> The Wall Street Journal: North Korea Threat Enlivens Opposition to U.S. Military Expansion on Guam, online unter <https://www.wsj.com/articles/north-korean-threat-spurs-an-identity-crisis-on-guam-1503048603> (abgerufen am 30.11.17).

## V. Veränderungen der Inselbiota im Laufe der Zeit

### 1. Erste Transformationen

Die ersten Lebensformen auf Guam, wie etwa Korallen oder Algen, waren rein ozeanisch. Andere lebende Organismen entstanden ab dem Pleistozän vor etwa 2,5 Millionen Jahren.<sup>255</sup> Durch Monsunregen wurden Vögel, Insekten und andere flugfähige Tiere aus Südostasien nach Guam transportiert, wo sie Pflanzensamen abwarfen. Auch durch Winde und Stürme wurden Samen verbreitet, während schwimmfähige Tiere die Insel erreichten. Daneben wurden etwa Nagetiere und Fledermäuse, aber auch Pflanzen auf Treibgut, zum Beispiel auf Holzstämmen, befördert. Im Wasser dahintreibende Kokosnüsse und andere Früchte wurden an die Küste Guams geschwemmt, von wo aus sich die Samen verbreiten konnten. Durch die Abgeschiedenheit der Insel konnten jedoch weder große flugunfähige Wirbeltiere noch zarte Flugtiere ohne menschliches Zutun nach Guam kommen.<sup>256</sup> Die nächstgelegenen Gebiete, die eine mit Kontinenten vergleichbare Biodiversität aufweisen, sind Japan, Neu-Guinea oder die Philippinen; allesamt in über 2.000 Kilometern Entfernung. Große Veränderungen stellten sich somit erst durch die Ankunft der Menschen auf der Insel ein.

Die ersten menschlichen Invasoren nahmen Tiere und Pflanzen mit, um sich auf Guam dauerhaft niederlassen zu können. Man weiß etwa, dass sie Nahrungspflanzen wie Bananen, Brotfruchtbäume, Yamswurzeln, Betelnüsse, Kokosnüsse und Taro beziehungsweise deren Samen transportierten.<sup>257</sup> Auf Guam bauten die Bewohner Reis an und betrieben Fischerei, und auch Zuckerrohr wuchs.<sup>258</sup> In vorkolonialer Zeit war die Insel kulturell und biologisch bereits sehr vielfältig gewesen. Als südlichste Insel der Marianen könnte Guam Sammelpunkt für die Verbreitung von Wirbeltieren in Richtung Norden gewesen

---

<sup>255</sup> Vgl. im Folgenden Rogers, *Destiny's Landfall*, 21 f.

<sup>256</sup> Gordon H. Rodda, Thomas H. Fritts, David Chiszar, *The Disappearance of Guam's Wildlife. New Insights for Herpetology, Evolutionary Ecology, and Conservation*. In: *BioScience*, Vol. 47, Nr. 9 (1997), 565-574; 565.

<sup>257</sup> Rogers, *Destiny's Landfall*, 22.

<sup>258</sup> Ebd., 24, 26 f.

sein. Vermutet wird jedenfalls, dass bei der Ankunft der ersten Menschen die älteste und größte der Marianen-Inseln eine größere Vielfalt an Wirbeltieren beherbergte als die anderen Eilande.

## **2. Biologische Invasionen aus der Zeit der spanischen Kolonialherrschaft**

Die bis dahin größten biologischen Umwälzungen auf Guam löste die Ankunft der Europäer aus. Bis zu diesem Zeitpunkt war Mikronesien sogar frei von Fliegen und Mücken gewesen.<sup>259</sup> Das Eindringen der Spanier auf Guam und ihre mehr als dreihundert Jahre währende Herrschaft hatten enorme Auswirkungen auf Mensch und Natur vor Ort. Alleine mehr als 100 verschiedene Pflanzenarten wurden während dieser Zeit eingeführt.<sup>260</sup> Darunter waren einige Nahrungspflanzen, die heute unverzichtbare Bestandteile der Chamorro-Küche sind, wie etwa Maniok, Papaya und Paprika. Enorme Auswirkungen hatte auch der Import von Tieren. Als die spanische Galeone „Concepción“ 1638 Guam ansteuerte, hatte sie Hunde, Katzen und Hühner an Bord.<sup>261</sup> In weiterer Folge brachten die Missionare auch Widder, Schafe, Kühe und Papageien mit.<sup>262</sup> Zumindest seit 1685 sind Schweine auf Guam nachgewiesen, die zwischen 1672 und 1685 wahrscheinlich aus den Philippinen eingeführt wurden. Auch wenn bereits vor der spanischen Eroberung Säugetiere auf Guam existiert haben könnten, gibt es jedenfalls keine sicheren prähistorischen Aufzeichnungen für die Existenz von Bankivahühnern (*Gallus gallus*), Hunden (*Canis familiaris*) und Schweinen (*Sus scrofa*) auf den Marianen.<sup>263</sup> Das einzige invasive Säugetier, von dem mit Sicherheit gesagt werden kann, dass es bereits in der Urge-

---

<sup>259</sup> Paul Carano, Pedro C. Sanchez, A Complete History of Guam (Tokio 1964). Zit. nach: Rodda, Fritts, Chiszar, Disappearance, 565.

<sup>260</sup> Vgl. im Folgenden Rogers, Destiny's Landfall, 26 f.

<sup>261</sup> Vgl. Francisco García, SJ, Sanvitores in the Marianas. In: MARC Working Papers, Vol. 22 (Übers., 1980); 2 f.; Carano, Sanchez, History of Guam, 65. Zit. nach: Michiko Intoh, Pigs in Micronesia. Introduction or Reintroduction by the Europeans? In: Man and Culture in Oceania, Vol. 2 (1986), 1-26; 3.

<sup>262</sup> Vgl. im Folgenden Intoh, Pigs, 3.

<sup>263</sup> Vgl. im Folgenden Gregory G. Pregill, David W. Steadman, The Prehistory and Biogeography of Terrestrial Vertebrates on Guam, Mariana Islands. In: Diversity and Distributions, Vol. 15, Nr. 6 (2009), 983-996, 992.

schichte die Marianen bevölkerte, ist die Pazifische Ratte (*Rattus exulans*). Der franziskanische Laienbruder Fray Juan Pobre de Zamora hielt sich 1602 auf der Insel Rota auf und berichtete über das dortige massenhafte Vorkommen von Ratten, die mehr als die Hälfte der Ernte vernichteten.<sup>264</sup> Darüber hinaus, so schrieb er, gäbe es nur wenige Vögel und kaum andere Tiere. Durch die geografische Nähe könnten auf Guam ähnliche Zustände geherrscht haben. Die Ankunft der Pazifischen Ratte auf der Inselgruppe der Marianen ist jedoch erst 2000 Jahre nach der ersten Besiedlung durch Menschen<sup>265</sup> anzusetzen.<sup>266</sup> Durch dieses relativ späte Auftreten der Nager blieben einige Vogelarten, vor allem flugunfähige, lange Zeit von Feinden unbehelligt.

Nagetiere, vor allem Mäuse und Ratten, werden zu den schädlichsten invasiven Arten gezählt. Die Hausratte wird als besonders problematisch gesehen. Durch ihre enorme Anpassungsfähigkeit und das über Jahrhunderte geübte enge Zusammenleben mit Menschen ist sie ein überaus erfolgreiches Neozoon. Heute ist die Hausratte auf fast allen pazifischen Inseln vertreten und wird weltweit mit der größten Zahl an Ausrottungen beziehungsweise am Rückgang von Arten auf Inseln in Verbindung gebracht.<sup>267</sup> Die einzigen Gebiete, in denen sie gänzlich fehlt, sind die Polregionen. Durch ihre Nachtaktivität bevölkern Ratten neue Gebiete oft unbemerkt, wenn sie etwa im Dunkeln Schiffe verlassen. Eilande werden von den Nagern manchmal auch schwimmend erreicht, vor allem, wenn es sich um kurze Distanzen handelt.

Auf Guam existieren aktuell drei Rattenarten; die Wissenschaft ist sich nicht sicher, ob es sich bei einer um die Hausratte oder um die Asiatische Hausratte (*Rattus tanezumi*) handelt.<sup>268</sup> Die dritte auf Guam vorkommende Spezies, neben der bereits erwähnten Pazifischen Ratte, ist die Wanderratte (*Rattus norve-*

---

<sup>264</sup> Vgl. im Folgenden Marjorie G. Driver, The Account of Fray Juan Pobre's Residence in the Marianas 1602 (Mangilao 1989), 12. Zit. nach: Pregill, Steadman, Prehistory, 992.

<sup>265</sup> Anm.: vor etwa 4.000 bis 3.500 Jahren, s.o.

<sup>266</sup> Vgl. im Folgenden Pregill, Steadman, Prehistory, 992.

<sup>267</sup> David R. Towns, Ian A. E. Atkinson, Charles H. Daugherty, Have the Harmful Effects of Introduced Rats on Islands Been Exaggerated? In: Biological Invasions, Vol. 8, Nr. 4 (2006), 863-891. Zit. nach: Aaron B. Shiels, William C. Pitt, Robert T. Sugihara u.a., Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 11. *Rattus rattus*, the Black Rat (Rodentia: Muridae). In: Pacific Science, Vol. 68, Nr. 2 (2014), 145-184; 145.

<sup>268</sup> Andrew S. Wiewel, Amy A. Yackel Adams, Gordon H. Rodda, Distribution, Diversity, and Biomass of Introduced Small Mammals in the Southern Mariana Islands. In: Pacific Science, Vol. 63, Nr. 2 (2009), 205-222; 208.

*gicus*). Versuche, die Nagetiere zu eliminieren, gab es auf Guam immer wieder, doch sie blieben erfolglos.<sup>269</sup>

Neben den Ratten lebt auf Guam seit mindestens 1819 die Hausmaus (*Mus musculus*), und seit mindestens 1953 die Moschusspitzmaus (*Suncus murinus*).<sup>270</sup> Diese Nagetiere fressen und gefährden einheimische Insekten<sup>271</sup> sowie Echsenarten.<sup>272</sup>

Auch Hauskatzen (*Felis catus*) zählen zu den gefährlichsten invasiven Arten, die zu mindestens 14 % der modernen Ausrottungen von Säugern, Vögeln und Reptilien beigetragen haben.<sup>273</sup> In den Pazifikraum gelangten die Tiere meist dadurch, dass auf den Schiffen Katzen zur Rattenbekämpfung gehalten wurden<sup>274</sup>, die dann, absichtlich oder unabsichtlich, auf Inseln abgesetzt wurden. Als Kommensalen können sie fast überall dort leben, wo Menschen sind. Ein besonderes Problem bei der Kontrolle von Populationen ist, dass viele Katzen Freigänger sind, das heißt, sie haben zwar menschliche Bezugspersonen, sind aber doch über längere Zeiträume unbeaufsichtigt, in denen sie Jagd auf endemische Arten machen können. Besonders auf Inseln wird oft die Ausrottung von streunenden Katzen empfohlen, um die Biodiversität zu erhalten. Gerade bei Tieren, die Menschen nahestehen, wie Katzen oder Hunden, herrscht oft großer Widerstand gegen die Kontrolle der Populationen und die Bekämpfung von Streunern. Daher werden häufig sanftere Methoden angewandt, die Kastrationen, Ausgangssperren und das Umhängen von Glöckchen an Halsbändern bei im Haus lebenden Katzen beinhalten.<sup>275</sup>

Die Zahl wildlebender Katzen auf Guam ist aufgrund ihres scheuen Verhaltens schwer einzuschätzen.<sup>276</sup> Auch wenn sie sicherlich nicht das größte Problem

---

<sup>269</sup> Rogers, *Destiny's Landfall*, 144.

<sup>270</sup> Wiewel, Yackel Adams, Rodda, *Small Mammals*, 208.

<sup>271</sup> Ebd., 218.

<sup>272</sup> Thomas H. Fritts, Gordon H. Rodda, *The Role of Introduced Species in the Degradation of Island Ecosystems. A Case History of Guam*. In: *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 291, Nr. 1 (1998), 113-140; 123.

<sup>273</sup> Félix M. Medina, Elsa Bonnaud, Eric Vidal u.a., *A Global Review of the Impacts of Invasive Cats on Island Endangered Vertebrates*. In: *Global Change Biology*, Vol. 17, Nr. 11 (2011), 3503-3510; 3507.

<sup>274</sup> David C. Duffy, Paula Capece, *Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 7. The Domestic Cat (Felis catus)*. In: *Pacific Science*, Vol. 66, Nr. 2 (2012), 173-212; 181.

<sup>275</sup> Duffy, Capece, *Domestic Cat*, 190-192.

<sup>276</sup> *Triton's Call: University of Guam Campus Newspaper: Dealing with the Stray Animal Population*, online unter <http://tritonscall.com/dealing-stray-animal-population/> (abgerufen am 30.11.17).

auf der Insel sind, haben Katzen doch insbesondere zu einer Störung der einheimischen Avifauna beigetragen.

Eine Studie aus dem Jahr 2013 zeigt außerdem, dass verwilderte Katzen auf Guam einheimische Glattechsen jagen.<sup>277</sup> Die Untersuchung von toten Skinke, die Katzen erbrochen hatten, brachte zutage, dass es sich bei den meisten Opfern um einheimische Pazifische Blauschwanz-Skinke (*Emioa caeruleocauda*) handelte; nur wenige erbeutete Tiere waren invasive Glattechsen (*Carlia ailanpalai*).<sup>278</sup> Die Gründe für die selektive Jagd der Katzen auf die heimischen Tiere erscheinen unklar. Der blaue Schwanz könnte auf die Raubtiere zwar attraktiv wirken, aber giftig für sie sein. Dies würde erklären, warum die Skinke erbrochen wurden. Katzen würden so zwangsläufig auch die invasiven Echsen hervorwürgen, vermuten die Autoren der Studie.

Haushunde sind zwar für die Inselbiota weniger schädlich als Katzen, da sie weder auf Bäume noch über Zäune klettern. Allerdings schätzt man, dass über 24.000 verwilderte Hunde auf Guam leben, zusätzlich zu den mehr als 36.000 Hunden, die ein Zuhause haben.<sup>279</sup> Streunende und verwilderte Tiere sind auf Guam im Allgemeinen sehr verbreitet, da die Einwohner ihre Haustiere oft frei laufen lassen. Zur Kontrolle der Streuner wurde ein Projekt ins Leben gerufen, das Sterilisationen und Kastrationen von im Haus gehaltenen Tieren zu niedrigen Preisen ermöglicht. Hunde werden auf Guam unter anderem als Helfer im Zweiten Weltkrieg verehrt, wovon auch ein eingerichtetes „War Dog Memorial“ zeugt.<sup>280</sup>

Im 17. Jahrhundert wurde von den Philippinen nach Guam eine Haustierrasse des Wasserbüffels (*Bubalus bubalis*), das Carabao, gebracht. Ursprünglich als Last- und Reittier sowie Fleischlieferant verwendet, wurde es im Laufe der Zeit zu einem nationalen Symbol der Insel, und heute werden Carabao-Rennen veranstaltet.<sup>281</sup> Es leben verwilderte Herden auf Guam, die Schäden an der Vege-

---

<sup>277</sup> Björn Lardner, Robert N. Reed, Amy A. Yackel Adams, Selective Predation by Feral Cats on a Native Skink on Guam. In: Reptiles and Amphibians, Vol. 20, Nr. 1 (2013), 16-19.

<sup>278</sup> Vgl. im Folgenden Lardner, Reed, Yackel Adams, Native Skink, 16-19.

<sup>279</sup> Vgl. im Folgenden Triton's Call: Stray Animal Population.

<sup>280</sup> Lawrence J. Cunningham, Janice J. Beatty, A History of Guam (Hawaii 2001), 264.

<sup>281</sup> Lawrence J. Cunningham, Janice J. Beatty, Guam. A Natural History (Hawaii 2001), 76 f.

tation anrichten.<sup>282</sup> Da die Tiere unter der einheimischen Bevölkerung so beliebt sind, stoßen Bekämpfungsmaßnahmen jedoch auf Widerstand.

Etwas später wurde auf Guam der Philippinenhirsch (*Cervus mariannus*) eingeführt, der, wie der Name schon sagt, auf den Philippinen heimisch ist.<sup>283</sup>

Verantwortlich dafür soll der spanische Gouverneur der Marianen in den Jahren 1771 bis 1774, Mariano Tobías, gewesen sein. Er erreichte die Insel im Jahr 1771, und aufgrund des damals unregelmäßigen Schiffsverkehrs ist es wahrscheinlich, dass er schon bei seiner Ankunft Hirsche mitnahm. Seine Intention soll eine Versorgung der Einheimischen mit „besserem“ Fleisch gewesen sein. Die Tiere pflanzten sich schnell fort und wurden Anfang des 19. Jahrhunderts massiv gejagt. Angeblich wurden jährlich etwa 1000 Tiere erlegt, ohne die Population zu gefährden. Der Hirsch entwickelte sich zur wichtigsten Fleischquelle, was dann doch zu einer Bestandsabnahme geführt haben dürfte. Deshalb wurden der Jagd Bestimmungen auferlegt, um eine weitere Versorgung mit Fleisch zu gewährleisten.

Zusammen mit anderen Tieren ist der Philippinenhirsch für die Veränderung der einheimischen Pflanzenwelt und den Verlust einiger Arten verantwortlich.<sup>284</sup> Die Hirsche sind generalisierte Fresser und ernähren sich von einer Vielzahl einheimischer und invasiver Pflanzen.<sup>285</sup> Zusätzlich leisten sie, durch Abgrasung der Bodenbedecker und durch die Verstreuung von Samen, einen Beitrag zur Verbreitung invasiver Pflanzenspezies.<sup>286</sup> Für die Landwirtschaft stellen die Hirsche zwar ein kleineres Problem als etwa die Schweine dar; sie fressen jedoch Bananen und die Pflanzentriebe von Melonen, Gurken und Bohnen.<sup>287</sup>

Heute ist der Philippinenhirsch fast über die gesamte Insel verbreitet und bildet die größte Population in ganz Mikronesien.<sup>288</sup> Vor allem auf den zahlreichen Militäranlagen finden sich die Tiere gehäuft. Dort ist eine Bekämpfung der

---

<sup>282</sup> Paul J. Conry, Management of Feral and Exotic Game Species on Guam. In: Transactions of the Western Section of the Wildlife Society, Vol. 24 (1988), 26-30; 27.

<sup>283</sup> Vgl. im Folgenden Gary J. Wiles, Donald W. Buden, David J. Worthington, History of Introduction, Population Status, and Management of Philippine Deer (*Cervus mariannus*) on Micronesian Islands. In: Mammalia, Vol. 63, Nr. 2 (1999), 193-215, 197.

<sup>284</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Buden, Worthington, Philippine Deer, 200.

<sup>285</sup> Wiles, Buden, Worthington, Philippine Deer, 193.

<sup>286</sup> Ebd., 208.

<sup>287</sup> Ebd., 200.

<sup>288</sup> Ebd., 199.

Invasoren schwierig durchzuführen, da die Bejagung aus Sicherheitsgründen streng reguliert ist.<sup>289</sup> Hinzu kommt, dass diese Spezies vor allem in der Vergangenheit nicht als Schädling gesehen wurde, sondern als Bereicherung des Nahrungsangebotes. Die Jagd auf die Hirsche hat sich zudem auf Guam zu einer Art Volkssport entwickelt.<sup>290</sup> Früher hatten daher Maßnahmen gegen die weitverbreitete Wilderei Priorität.<sup>291</sup> Dadurch vergrößerte sich die Zahl der Hirsche, die verstärkt die heimische Biota beeinträchtigten. Die Jagdbestimmungen wurden inzwischen zwar gelockert, doch die Tiere richteten weiterhin Schäden an. Verwilderte Hunde könnten bei der Dezimierung helfen, da sie Jagd auf die Paarhufer machen.<sup>292</sup>

Dagegen hat eine andere auf Guam angewandte Methode zur Bekämpfung der Hirsche, die der Inbrandsetzung von Grasland, selbst negative Auswirkungen auf das Umweltsystem.<sup>293</sup> Durch diese Praktik sollen Hirsche auf ausgebrannte Felder gelockt werden, wo rasch neue Pflanzen sprießen, um sie leicht erlegen zu können. Dadurch kann es jedoch zu einer verstärkten Bodenerosion und einer Beeinträchtigung der Versorgung mit Frischwasser kommen. Durch das Feuer werden ferner auch Wälder und Gemeinschaften einheimischer Pflanzen zerstört.

Verwilderte Hausschweine bevölkerten spätestens um 1900 die ganze Insel.<sup>294</sup> Sie durften ganzjährig gejagt werden und boten eine willkommene Fleischquelle. Durch ihr Suhlen, Stöbern und Niedertrampeln von Pflanzen in den Waldgebieten trugen und tragen sie in hohem Maße zur Veränderung von Guams Inselbiota bei. Ähnlich wie die Hirsche entfernen sie die Grundsicht der Erde und geben diese so der Erosion frei.<sup>295</sup> Dies führt dazu, dass sich Keimlinge von Bäumen oder Sträuchern nicht mehr regenerieren können. Auch landwirtschaftliche Pflanzen wie Wassermelone oder Taro werden von Schweinen vernichtet. Die Tiere stöbern außerdem in Gärten, Wiesen und Golfplätzen und zerstören kultivierte Pflanzen. Schweine schaden Wirbellosen wie Würmern und Schnecken und graben auch die Gelege von Seevögeln aus ihren Höhlen

---

<sup>289</sup> Wiles, Buden, Worthington, *Philippine Deer*, 197.

<sup>290</sup> Ebd., 210.

<sup>291</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Buden, Worthington, *Philippine Deer*, 209.

<sup>292</sup> Wiles, Buden, Worthington, *Philippine Deer*, 201.

<sup>293</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Buden, Worthington, *Philippine Deer*, 208.

<sup>294</sup> Conry, *Game Species*, 26.

<sup>295</sup> Vgl. im Folgenden Conry, *Game Species*, 27.

und fressen sie.<sup>296</sup> Das Suhlen führt außerdem zum Entstehen von Löchern, die bei Regen mit Wasser gefüllt werden, und dort können invasive Moskitos brüten.<sup>297</sup>

### 3. Biologische Invasionen des 20. und 21. Jahrhunderts

Insbesondere auf Inseln des Indischen und Pazifischen Ozeans konnten sich durch die Präsenz kolonialer Militärs viele fremde Spezies einbürgern.<sup>298</sup> Vor allem der Zweite Weltkrieg war hierfür eine aktive Zeit. Er führte in großen Teilen der Welt zu einem rapiden Anstieg biologischer Invasionen. Organismen hefteten sich an Militärausrüstung, auf Rädern von Flugzeugen oder an der Kleidung der Soldaten an. Da viele invasive Spezies auf kahler beziehungsweise zerstörter Erde gedeihen, bereitete ihnen der Krieg einen fruchtbaren Boden.

So erreichten während der Kriegs- und Nachkriegsjahre viele fremde Organismen auch Guam. Dazu zählt unter anderem eine Vielzahl an Insekten, wie etwa Motten, die sich auf Chrysanthemen aufhalten. Durch den Import der Pflanzen aus Hawaii und den kontinentalen Vereinigten Staaten gelangten die Schädlinge nach Guam.<sup>299</sup> Seit Ende des Zweiten Weltkrieges kam es auf der Pazifikinsel zu unbeabsichtigten Importen von insgesamt mindestens 35 Insektenarten, Mücken ausgenommen.<sup>300</sup> Der rege Flugverkehr vereinfachte auch die Ankunft fremder Moskito-Arten.<sup>301</sup> Gegen die invasive Orientalischen Fruchtfliege (*Bactrocera dorsalis*) sowie die Tropische Melonenfliege (*Bactrocera cucurbitae*) wurden Bekämpfungsmaßnahmen ergriffen, die 1965 zur Ausrottung der

---

<sup>296</sup> Greg Sherley, Sarah Lowe, Towards a Regional Invasive Species Strategy for the South Pacific. Issues and Option. In: Greg Sherley (Hg.), Invasive Species in the Pacific. A Technical Review and Draft Regional Strategy. South Pacific Regional Environmental Programme (Apia u.a. 2000), 7-18; 8.

<sup>297</sup> Sherley, Lowe, Invasive Species Strategy, 8.

<sup>298</sup> Vgl. im Folgenden McNeely, World Gets Smaller, 7 f.

<sup>299</sup> Ilse Schreiner, Donald Nafus, Accidental Introductions of Insect Pests to Guam, 1945-1985. In: Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, Vol. 27 (1986), 45-52; 48.

<sup>300</sup> Schreiner, Nafus, Insect Pests, 49.

<sup>301</sup> Kegel, Tramp, 155.

Orientalischen Fruchtfliege führten.<sup>302</sup>

Durch importierte Lebensmittel gelangte auch die Große Achatschnecke (*Achatina fulica*) auf die Insel, vermutlich während der Zeit der japanischen Besatzung.<sup>303</sup> Eventuell versteckten sich die Tiere unter von der Insel Rota importierten Süßkartoffeln. Ursprünglich aus Ostafrika stammend, richtete die Schneckenart, die Kultur- und Zierpflanzen befällt, durch schnelle Vermehrung große Schäden in Guams Landwirtschaft an. Trotz ergriffener Maßnahmen der Militärregierung zur Ausrottung der Schädlinge nach Kriegsende verbreiteten sie sich rasch über die gesamte Insel.<sup>304</sup> Mithilfe zwangsverpflichteter japanischer Kriegsgefangener wurden Giftstoffe gesprüht. So konnten Millionen von Schnecken vernichtet werden. Neben verschiedenen Formen der chemischen Kontrolle wurden auch Zäune errichtet und Schnecken per Hand aufgesammelt. Als biologische Kontrollmaßnahme wurden in den 50er-Jahren fleischfressende Schnecken nach Guam gebracht. Im Gegensatz zu einer ebenfalls importierten Glühwurmart, deren Larven die Schädlinge attackieren<sup>305</sup>, konnten sich die fremden Schnecken auch etablieren. Sie haben aber die Große Achatschnecke nicht vernichtet, sondern beide Arten werden heute von einem ebenfalls invasiven Strudelwurm gejagt. *Platydemus manokwari* wurde ebenfalls zum Zweck der Schädlingsvernichtung auf Guam und zahlreichen anderen Inseln angesiedelt, doch der Wurm ernährt sich auch von endemischen Schneckenarten und gefährdet deren Überleben.<sup>306</sup>

Dieses Beispiel eignet sich gut, um in einem kleinen Exkurs auf die Schädlingsbekämpfung durch biologische Kontrolle einzugehen. Die klassische Biokontrolle, also die bewusste Einfuhr fremder Organismen zur Bekämpfung

---

<sup>302</sup> Vgl. etwa Wallace C. Mitchell, Verification of the Absence of Oriental Fruit and Melon Fruit Fly Following an Eradication Program in the Mariana Islands. In: Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, Vol. 23, Nr. 2 (1980), 239-243; L. F. Steiner, W. V. Mitchell, E. J. Harris u.a., Oriental Fruit Fly Eradication by Male Annihilation. In: Journal of Economic Entomology, Vol. 58, Nr. 5 (1965), 961-964.

<sup>303</sup> Vgl. im Folgenden George D. Peterson Jr., Studies on Control of the Giant African Snail on Guam. In: Hilgardia, Vol. 26, Nr. 16 (1957), 643-658; 643.

<sup>304</sup> Vgl. im Folgenden Peterson, African Snail, 646-653.

<sup>305</sup> Ebd., 654 f.

<sup>306</sup> Shinji Sugiura, Yuichi Yamaura, Potential Impacts of the Invasive Flatworm *Platydemus manokwari* on Arboreal Snakes. In: Biological Invasions, Vol. 11, Nr. 3 (2009), 737-742; 737, 741.

anderer fremder Spezies, ist seit über 100 Jahren bekannt.<sup>307</sup> Das Interesse an Umweltauswirkungen durch eingeführte biologische Kontroll-agenten ist dagegen erst relativ neu.<sup>308</sup> Die Annahme, man könne einfach einen potentiellen Feind einer schädlichen Spezies in der Wildnis aussetzen und müsse keine zusätzlichen Maßnahmen ergreifen, ist ein Trugschluss. Überdies hat sie kaum jemals zur völligen Ausrottung einer Spezies geführt. So meint Kegel, dass, falls es überhaupt zu einer Kontrolle komme, Jäger und Beute in trauter Gemeinsamkeit persistieren.<sup>309</sup> Simberloff zufolge wurde aufgrund einiger erfolgreicher Fälle in der Vergangenheit die biologische Kontrolle leichtfertig als Allheilmittel für metastatische Invasionen begriffen.<sup>310</sup> Die Geschichte der Wiederherstellung „natürlicher“ Inselverhältnisse durch biologische Kontrollmaßnahmen wird jedoch, das muss man heute anerkennen, von katastrophalen Fehlschlägen dominiert.<sup>311</sup> Auf Guam wie überall lässt sich feststellen, dass eingeführte Tiere oft die angepeilte Beute ignorieren und sich heimischen Arten zuwenden.<sup>312</sup> Zwar können ungewollte Folgen durch umfassende Untersuchungen sowie durch die Vermeidung der Einfuhr nicht-wirtsspezifischer Spezies minimiert werden.<sup>313</sup> Jedoch birgt die biologische Kontrolle immer Risiken, und fehlgeleitete Freilassungen sind meistens irreversibel.<sup>314</sup> Das Erkennen der häufig negativen Folgen führte dazu, dass diese Art der Bekämpfung heute seltener zum Einsatz kommt.<sup>315</sup> Sie ist also wohl eher als letzter Ausweg zu betrachten.<sup>316</sup>

Nach diesen Ausführungen wenden wir uns wieder den biologischen Invasionen auf Guam zu. Neben den bereits genannten Spezies haben es bislang 13 Arten von Froschlurchen auf die Insel geschafft, davon konnten mindestens

---

<sup>307</sup> Vgl. etwa Les E. Ehler, Planned Introductions in Biological Control. In: Lev R. Ginzburg (Hg.), *Assessing Ecological Risks of Biotechnology* (Boston u.a. 1991), 21-39; 22; Garry Hill, David Greathead, *Economic Evaluation in Classical Biological Control*. In: Charles Perrings, Mark Williamson, Silvana Dalmazzone (Hg.), *The Economics of Biological Invasions* (Cheltenham u.a. 2000), 208-223; 208.

<sup>308</sup> Ehler, *Planned Introductions*, 26.

<sup>309</sup> Kegel, *Tramp*, 142.

<sup>310</sup> Daniel Simberloff, *We Can Eliminate Invasions or Live With Them. Successful Management Projects*. In: *Biological Invasions*, Vol. 11, Nr. 1 (2009), 149-157; 153.

<sup>311</sup> Vgl. Courchamp, Chapuis, Pascal, *Mammal Invaders*, 368.

<sup>312</sup> Ebd., 367.

<sup>313</sup> Simberloff, *Eliminate Invasions*, 153.

<sup>314</sup> Ebd.

<sup>315</sup> Romagosa, *Live Animal Trade*, 127.

<sup>316</sup> Simberloff, *Eliminate Invasions*, 153.

sechs Brutgebiete auf Guam errichten.<sup>317</sup> Nur eine Art, die Aga-Kröte (*Bufo marinus*) wurde 1937 bewusst aus Hawaii importiert, um ebenfalls invasive Insekten und Schnecken zu bekämpfen, und konnte sich schnell etablieren. Die übrigen Arten erreichten Guam wahrscheinlich durch den aquakulturellen Handel und durch den Gartenbauhandel, da die ankommenden Container nicht immer genau inspiziert werden. Erst vor Kurzem, im Jahr 2013, wurde auf Guam ein weiterer Eindringling entdeckt, die Auberginen-Schmierlaus (*Coccidohystrix insolita*), die in den Tropen und Subtropen weitverbreitet ist.<sup>318</sup> Aufgrund der warmen Temperaturen und der fehlenden kalten Jahreszeit scheint Guam ein geeignetes Habitat für die Art zu sein. Das Tier lebt auf den Blättern verschiedener Pflanzenarten; viele ihrer Wirtspflanzen wachsen auf Guam. Insekten, die Jagd auf die Läuse machen, sind auf Guam nicht bekannt.<sup>319</sup> Somit konnte ein Invasor durch die Eroberung eines neuen Gebietes, wie es so oft geschieht, seinen natürlichen Feinden entkommen. Dadurch sind wirtschaftliche und ökologische Schäden zu befürchten, zumal die Läuse durch Ameisen geschützt werden, die mit ihnen in einer Art Gemeinschaft leben und Parasiten sowie Fressfeinde von den Schädlingen fernhalten.

#### **4. Biologische Invasionen in marinen Lebensräumen**

Auch marine Lebensräume bleiben nicht von biologischen Invasionen verschont. Zwar scheint hier der Zustrom fremder Arten geringer zu sein als an Land<sup>320</sup>, vor allem fehlen jedoch Forschungen zu invasiven Meeresorganismen, was kaum verwunderlich ist, wenn man bedenkt, wie wenig die Wissenschaft nach wie vor von den Ozeanen weiß.

---

<sup>317</sup> Vgl. im Folgenden Michelle T. Christy, Julie A. Savidge, Gordon H. Rodda, Multiple Pathways for Invasion of Anurans on a Pacific Island. In: Diversity and Distributions, Vol. 13, Nr. 5 (2007), 598-607; 598-602.

<sup>318</sup> Aubrey Moore, Gillian W. Watson, Jesse Bamba, First Record of Eggplant Mealybug, *Coccidohystrix insolita* (Hemiptera: Pseudococcidae), on Guam. Potentially a Major Pest. In: Biodiversity Data Journal 2 (2014), Artikelnr.: 1042 (doi: 10.3897/BDJ.2.e1042).

<sup>319</sup> Vgl. im Folgenden Moore, Watson, Bamba, Mealybug.

<sup>320</sup> Gustav Paulay, *Metopograpsus oceanicus* (Crustacea: Brachyura) in Hawai'i and Guam. Another Recent Invasive? In: Pacific Science, Vol. 61, Nr. 2 (2007), 295-300; 295.

Spezies heften sich zum Beispiel an unter Wasser liegende Objekte wie Schiffsrümpfe an und reisen so um die Welt. Daraus resultieren nicht nur biologische Invasionen, sondern auch eine verminderte Treibstoff-Effizienz und Geschwindigkeit der Schiffe, was wiederum die Betriebskosten erhöht.<sup>321</sup>

Eine viel größere Gefahr für die Umweltsysteme der Ozeane stellt Ballastwasser dar. Es wird seit 1880 verwendet, um Schiffe zu stabilisieren<sup>322</sup> und ist keineswegs tot; es enthält vielmehr Abertausende von Pflanzen, Einzellern und Vertreter nahezu aller Tierstämme.<sup>323</sup> Ballastwasser ist, so formuliert es Kegel, „ein unspezifisches Transportmedium, das Lebewesen aller nahrungsökologischen Gruppen und verschiedenster Lebenszyklen“ erfasst.<sup>324</sup> Nach einer Schätzung aus dem Jahr 1999 werden während einer Periode von 24 Stunden mehr als 10.000 verschiedene Arten im Ballastwasser von Schiffen transportiert.<sup>325</sup> Technologien, die Organismen eine Mitreise erschweren würden, sind teuer und würden die Kosten des internationalen Verschiffens erhöhen, also sind dahingehende Maßnahmen ökonomisch unerwünscht.<sup>326</sup> Fremde Spezies haben insbesondere in Mündungen, Lagunen und anderen großen abgeschlossenen marinen Systemen gute Chancen, sich zu etablieren.<sup>327</sup> Da in diesen Gebieten oft Häfen liegen, die die natürliche Ordnung der Meereswelt stören, besteht hier die Gefahr, dass Organismen durch den regen Schiffsverkehr leichten Zugang zu neuen Lebensräumen finden.

Auf Guam ist Apra Harbor die größte Schwachstelle dieser Art. Etliche fremde Fischarten wurden gezielt ausgesetzt<sup>328</sup>, und Anfang des 21. Jahrhunderts wur-

---

<sup>321</sup> Philip E. Hulme, Trade, Transport and Trouble. Managing Invasive Species Pathways in an Era of Globalization. In: Journal of Applied Ecology, Vol. 46, Nr. 1 (2009), 10-18; 13 f.

<sup>322</sup> Kegel, Tramp, 104.

<sup>323</sup> Ebd., 102 f.

<sup>324</sup> Ebd., 103.

<sup>325</sup> James T. Carlton, The Scale and Ecological Consequences of Biological Invasions in the World's Oceans. In: Odd Terje Sandlund, Peter J. Schei, Åslaug Viken (Hg.), Invasive Species and Biodiversity Management (Dordrecht 1999), 195-212. Zit. nach: Davis, Invasion Biology, 22.

<sup>326</sup> Reuben B. Keller, David M. Lodge, Prevention. Designing and Implementing National Policy and Management Programs to Reduce the Risks from Invasive Species. In: Charles Perrings, Harold Mooney, Mark Williamson (Hg.), Bioinvasions and Globalization. Ecology, Economics, Management, and Policy (Oxford u.a. 2010), 220-234; 221.

<sup>327</sup> Paulay, Metopograpsus, 295.

<sup>328</sup> Kegel, Tramp, 155.

de erstmals eine Krabbenart gefunden, deren natürliches Verbreitungsgebiet sich von Ostafrika bis zu den Philippinen erstreckt.<sup>329</sup>

Marine Invasionen werden in weiterer Zukunft noch viel häufiger auftreten, denn der immer größere Ausmaß annehmende Plastikmüll in den Ozeanen erleichtert fremden Arten die „Reise“ auf herumschwimmenden Kunststoffteilen.<sup>330</sup> Früher wurden Spezies ausschließlich durch organisches Material transportiert. Holz hat etwa eine geringe Lebensdauer und zersetzt sich schnell. Da Plastik kaum biologisch abbaubar ist und nur sehr langsam zerfällt, können wir uns auf eine zukünftige Flut von Invasionen in den Meeren einstellen.

## 5. Die Flora Guams

Weltweit wurden über 13.000 Pflanzenarten durch menschliche Aktivitäten irgendwo auf der Welt eingebürgert.<sup>331</sup> Pazifikinseln zeigen dabei das schnellste Wachstum an neu hinzukommenden Artenzahlen, die Landmasse betreffend.<sup>332</sup> Die Flora der Marianen besteht aus 1029 einheimischen Pflanzenarten, davon sind etwa 25 % endemisch.<sup>333</sup> Viele von ihnen geraten nicht nur durch die vermehrte Abholzung in Bedrängnis, sondern auch durch die Konkurrenz vonseiten fremder Pflanzen- und Tierarten.

Guams Flora hat sich in den letzten Jahrhunderten erheblich verändert. Seit der Ankunft der Menschen wurden Bäume und Sträucher gerodet und fremde Pflanzen eingebürgert. Nicht zuletzt die Verwüstungen während des Zweiten Weltkrieges hinterließen brachliegende Landstriche. Deshalb beschloss das US-Militär, aus der Luft über ganz Mikronesien Samen der Weißkopfmimose (*Leucaena leucocephala*) abzuwerfen, um die Narbenlandschaft zu begrünen

---

<sup>329</sup> Paulay, *Metopograpsus*, 298.

<sup>330</sup> Vgl. etwa David K. A. Barnes, *Invasions by Marine Life on Plastic Debris*. In: *Nature*, Vol. 416, Nr. 6883 (2002), 808-809; James T. Carlton, John W. Chapman, Jonathan B. Geller u.a., *Tsunami-driven Rafting: Transoceanic Species Dispersal and Implications for Marine Biogeography*. In: *Science*, Vol. 357, Nr. 6358 (2017), 1402-1406.

<sup>331</sup> van Kleunen, Dawson, Essl u.a., *Non-Native Plants*, 100.

<sup>332</sup> Ebd.

<sup>333</sup> Vgl. etwa Scott R. Vogt, Laura L. Williams, *Common Flora and Fauna of the Mariana Islands (Saipan 2004)*. Zit. nach: Hanne Skovgaard Mortensen, Yoko Luise Dupont, Jens M. Olesen, *A Snake in Paradise. Disturbance of Plant Reproduction Following Extirpation of Bird Flower-Visitors on Guam*. In: *Biological Conservation*, Vol. 141, Nr. 8 (2008), 2146-2154; 2148.

und einer Bodenerosion vorzubeugen.<sup>334</sup> Schon bald darauf entstand ein Dickicht auf Guam, und heute ist die Weißkopfmimose eine der dominierenden Pflanzen der Insel.

Zahlreiche einheimische Spezies wurden auch, wie oben bereits erwähnt, durch verwilderte Tiere zurückgedrängt, so zum Beispiel eine Brotfruchtbaumart (*Artocarpus mariannensis*), die auf den Marianen endemisch ist.<sup>335</sup> War dieser Baum früher eine beherrschende Art in Guams Naturwäldern, so ist er heute selten. Für den Rückgang werden noch andere Ursachen, wie die Rodung oder der Klimawandel vermutet, durch den Taifune in größerer Zahl die Insel treffen.<sup>336</sup>

Bereits 1974 zeigte eine Studie die Verteilung heimischer und fremder Arten in den verschiedenen Habitaten Guams.<sup>337</sup> Damals wurden vor allem kleinere Pflanzen als erfolgreiche Invasoren identifiziert; sie hätten größere Populationen und dadurch bessere Überlebenschancen.<sup>338</sup> Festgestellt wurde, dass mehr Arten aus der „Neuen Welt“ eingeführt wurden, da der Handel mit dieser Region größer war als der mit der „Alten Welt“.<sup>339</sup> Der Studie zufolge gibt es keinen Hinweis darauf, dass Spezies, die ihren Ursprung in kontinentalen Gebieten haben, im Wettstreit jenen, die von Inseln kommen, überlegen wären.<sup>340</sup>

Die Invasion von Inseln könne nicht einfach als fortschreitender Verdrängungsprozess gesehen werden, wurde damals schon erkannt. Die Natur der beteiligten Arten und die Organisation dieser Arten in verschiedenen Gemeinschaften müssten als wichtige Faktoren einkalkuliert werden. Es gäbe, so Autor Lee im Jahr 1974, nur wenige Aufzeichnungen über ausgestorbene Pflanzen auf Guam. Falls eine Verdrängung von Arten durch andere stattfindet, dann geschehe sie sehr langsam und eher unter den Invasoren, sodass Spezies der „Alten Welt“ jene der „Neuen Welt“ ersetzen.

---

<sup>334</sup> Mark Jaffe, *And No Birds Sing: The Story of an Ecological Disaster in a Tropical Paradise* (New York u.a. 1994), 21.

<sup>335</sup> Gary J. Wiles, *Decline of a Population of Wild Seeded Breadfruit (*Artocarpus mariannensis*) on Guam, Mariana Islands*. In: *Pacific Science*, Vol. 59, Nr. 4 (2005), 509-522.

<sup>336</sup> Wiles, *Breadfruit*, 516 f.

<sup>337</sup> M. A. B. Lee, *Distribution of Native and Invader Plant Species on the Island of Guam*. In: *Biotropica*, Vol. 6, Nr. 3 (1974), 158-164.

<sup>338</sup> Lee, *Plant Species*, 158.

<sup>339</sup> Ebd., 161.

<sup>340</sup> Vgl. im Folgenden Lee, *Plant Species*, 163.

Heute sind allerdings zahlreiche heimische Pflanzenarten auf Guam gefährdet. Dafür sind unter anderem auch invasive Tiere verantwortlich, die, wie bereits geschildert wurde, die heimischen Bäume, Sträucher und andere Pflanzen extensiv abgrasen oder anderweitig zerstören.

Ein großer Teil von Guams Flora wird nun von Invasoren beherrscht, darunter sind Pflanzen, die weltweit als Neophyten erfolgreich sind, wie etwa das Pfahlrohr (*Arundo donax*) oder das Napiergras (*Pennisetum purpureum*).<sup>341</sup> Überreste des noch existierenden heimischen Waldes befinden sich vor allem auf militärischem Gebiet.<sup>342</sup>

---

<sup>341</sup> Whittaker, Fernández-Palacios, *Biogeography*, 297.

<sup>342</sup> Mortensen, Dupont, Olesen, *Paradise*, 2148.

## VI. „The snake that ate Guam“: Die Invasion der Braunen Nachtbaumnatter

### 1. Geschichte einer Einwanderung und ihrer Entdeckung

Die Braune Nachtbaumnatter, mit wissenschaftlichem Namen *Boiga irregularis*, hat ihr natürliches Verbreitungsgebiet in Neuguinea, Australien, auf den Salomonen und auf vielen südpazifischen Inseln. Der Name „Nachtbaumnatter“ ist etwas irreführend, da die Tiere auch auf dem Boden jagen.<sup>343</sup> Die Bezeichnung *irregularis* bezieht sich auf die variable Färbung und Beschuppung der Schlangenart.<sup>344</sup> Bei einer ungefähren Körperlänge von einem bis zwei Metern handelt es sich um ein kleines, nachtaktives Reptil, dessen Gift für Menschen relativ harmlos ist. Mitglieder der Familie der Nattern (*Colubridae*) sind im Allgemeinen weniger giftig als Kobras oder Vipern; auch besitzen sie meist keine Giftzähne. Die Gruppe der *Boiga* wird jedoch den Trugnattern zugerechnet, die Giftstoffe produzieren.

Der genaue Ankunftszeitpunkt der Natter auf Guam ist bis heute unklar. Festzustehen scheint jedenfalls, dass sie in den späten 1940er- oder frühen 1950er-Jahren als blinder Passagier durch militärische Schiffslieferungen den Hafen Apra an der Westküste der Insel erreichte. Der Ausgangspunkt dieser Schlangen dürften die Admiralitätsinseln gewesen sein, welche während des Zweiten Weltkrieges, wie auch Guam, von Japanern besetzt waren.<sup>345</sup> Auf Manus, der größten dieser Inseln, hatten die Japaner eine Militärbasis eingerichtet. Der Transport von Fracht und Militärpersonal zwischen Guam und den Admiralitätsinseln ermöglichte den Import von Schlangen. Die Braune Nachtbaumnatter war zu dieser Zeit auf Manus verbreitet, auch wenn nicht geklärt ist, ob sie sich

---

<sup>343</sup> Kegel, Tramp, 164.

<sup>344</sup> Gordon H. Rodda, Julie A. Savidge, Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 2. *Boiga irregularis*, the Brown Tree Snake (Reptilia: Colubridae). In: Pacific Science, Vol. 61, Nr. 3 (2007), 307-324; 309.

<sup>345</sup> Vgl. im Folgenden Jonathan Q. Richmond, James W. Stanford, Testing for Multiple Invasion Routes and Source Populations for the Invasive Brown Treesnake (*Boiga irregularis*) on Guam. Implications for Pest Management. In: Biological Invasions, Vol. 17, Nr. 1 (2015), 337-349; 338.

dort seit langer Zeit auf natürliche Weise verbreitet hatte oder selbst von anderen Inseln eingeschleppt worden war.<sup>346</sup>

Heute wird davon ausgegangen, dass zehn oder weniger eingeschleppte Schlangen die Population auf Guam begründet haben.<sup>347</sup> Nicht ausgeschlossen ist aber auch, dass es sich nur um ein einziges tragendes Weibchen gehandelt haben könnte.

Die Nattern verbreiteten sich rasant; zuerst im Süden Guams. In den 1960er-Jahren wurden sie schon im Inselinneren gesichtet, und spätestens 20 Jahre später hatten sie auch die nördlichen Endpunkte Guams erreicht. Zu diesem Zeitpunkt sollen bereits zwei Millionen Braune Nachtbaumnattern die Insel bevölkert haben.<sup>348</sup>

Anfangs blieb die Invasion eher unbemerkt beziehungsweise wurde ihr keine Bedeutung beigemessen. Dadurch, dass die Tiere nachtaktiv sind, war ihre Präsenz kaum aufgefallen. Die ersten Berichte über die Schlangen erschienen im Jahr 1958<sup>349</sup>; damals war von der „Philippinischen Erdnatter“<sup>350</sup> oder „Philippinischen Rattenschlange“<sup>351</sup> die Rede.

Als in den 70er-Jahren der starke Rückgang einheimischer Vogelarten, insbesondere in den Wäldern, bemerkt wurde, vermutete man als Ursachen Pestizide, Krankheiten, den Verlust des Lebensraumes, Überjagung oder Tiere, die Jagd auf die Vögel machen, beziehungsweise eine Kombination aus diesen Faktoren.<sup>352</sup> Auffällig war, dass alle Vogelarten verschwanden, egal wie und wo sie ihre Nester anlegten, ob am Boden oder auf Bäumen, und egal was sie fraßen.<sup>353</sup>

Mit der Aufgabe, die genauen Hintergründe für die Veränderungen zu erforschen, wurde 1981 Julie Savidge betraut, die Doktorandin im Fach Ökologie an der Universität von Illinois war und für „Guam’s Division of Aquatic and Wildlife Resources“ (DAWR) arbeitete. Sie war gerade auf der Suche nach einem Thema für ihre Dissertation und reiste nach Guam, um nach und nach

---

<sup>346</sup> Richmond, Stanford, *Invasion Routes*, 344 f.

<sup>347</sup> Vgl. im Folgenden Richmond, Stanford, *Invasion Routes*, 345.

<sup>348</sup> Blackford, *Pathways*, 193.

<sup>349</sup> Jaffe, *No Birds*, 59.

<sup>350</sup> Quammen, *Dodo*, 325.

<sup>351</sup> Kegel, *Tramp*, 158.

<sup>352</sup> Vgl. im Folgenden Jaffe, *No Birds*, 23.

<sup>353</sup> Jaffe, *No Birds*, 26.

alle möglichen Ursachen für den Rückgang der Vögel zu untersuchen. Als gefährliche Fressfeinde wurden vor allem Ratten, verwilderte Katzen und Hunde sowie Pazifikwarane (*Varanus indicus*) verdächtigt. Letztere Tiere bevölkern Guam seit sehr langer Zeit; die Wissenschaft rätselt, ob es sich um ein einheimisches Tier handelt oder um einen prähistorischen Invasor.<sup>354</sup> Eine Untersuchung aus dem Jahr 1965<sup>355</sup> hatte jedenfalls gezeigt, dass die Warane hauptsächlich Tiere jagten, die als schädlich oder unerwünscht galten und zudem invasiv waren, etwa Ratten, Spitzmäuse oder Schnecken.<sup>356</sup> So wurde es bei genauerer Betrachtung als unwahrscheinlich angesehen, dass Warane, die Guam seit Tausenden von Jahren bevölkern und sich auch, aber nicht in überaus großem Maß, von Vögeln und ihren Eiern ernähren, die Flugtiere plötzlich so stark gefährden sollten. Auch streunende Katzen und Hunde leben schon längere Zeit auf der Insel; zudem dringen sie kaum in dichte Wälder vor. Ratten werden mit mehr als der Hälfte des Aussterbens insularer Vogelarten in Verbindung gebracht<sup>357</sup>, doch auch sie waren schon seit Jahrhunderten auf Guam und wurden somit nicht als existentielle Gefahr für die Vögel ausgemacht.

Für die Pestizid-Theorie sprach, dass US-Militärflugzeuge nach dem Zweiten Weltkrieg für mehrere Jahre das Insektizid DDT über Guam versprüht hatten.<sup>358</sup> Auch von einheimischen Bauern war DDT angewandt worden.<sup>359</sup> 1975 war zudem ein Drittel der Insel mit Malathion, einem damals gängigen Mittel zur Schädlings- und Seuchenbekämpfung, eingesprüht worden, da sich unter Tausenden vietnamesischen Flüchtlingen auf Guam das Dengue-Fieber verbreitet hatte.<sup>360</sup> Dadurch war es auch zu einem großen Fischsterben gekommen. Malathion und das Herbizid Diuron 80 waren außerdem in den 70er-Jahren zur Kontrolle der militärischen Anlagen verwendet worden. Aus diesem Grund wurden zahlreiche verschiedene Tiere auf Giftstoffe in ihren Körpern über-

---

<sup>354</sup> Fritts, Rodda, *Introduced Species*, 127.

<sup>355</sup> Gil L. Dryden, *The Food and Feeding Habits of *Varanus indicus* on Guam*. In: *Micronesia*, Vol. 2, Nr. 1 (1965), 73-76.

<sup>356</sup> Dryden, *Varanus indicus*, 76.

<sup>357</sup> Jaffe, *No Birds*, 36.

<sup>358</sup> Ebd., 26.

<sup>359</sup> Quammen, *Dodo*, 324.

<sup>360</sup> Jaffe, *No Birds*, 26 f.

prüft.<sup>361</sup> Die meisten waren frei von Pestiziden, sodass auch hier nicht die Ursache für das Vogelverschwinden zu finden war.

Die Jagd hatte wohl Druck auf die Tiere ausgeübt, aber die meisten Vogelarten auf Guam waren seit Anfang des 20. Jahrhunderts gesetzlich geschützt, und auch auf militärischen Arealen, wo die Jagd verboten war, wurde ein Rückgang der Vögel beobachtet.<sup>362</sup>

Auch die Theorie von „exotischen“ Krankheiten, die die Vögel befallen hätten, wurde von Savidge überprüft. Da etwa zu der Zeit, als auf Guam die Flugtiere verschwanden, ein großer Teil der Avifauna auf Hawaii der Vogel malaria beziehungsweise den Vogelpocken zum Opfer fiel, lag die Vermutung nahe, dass auf Guam Ähnliches passierte.<sup>363</sup> Als möglicher Krankheitsüberträger wurde der fasanenartige Halsbandfrankolin (*Francolinus francolinus*) ins Auge gefasst<sup>364</sup>, da er ein Invasor ist und diese oft Vogelkrankheiten einschleppen.<sup>365</sup> Doch dieser Verdacht erwies sich als falsch. Savidge führte Untersuchungen bei Vögeln durch und fand keine Erreger<sup>366</sup>, sodass auch diese Theorie verworfen wurde.

Dass die Tier- und auch die Pflanzenwelt Guams unter einem allgemeinen Verlust des Lebensraumes litten, war offensichtlich, denn in der Vergangenheit, besonders während des Zweiten Weltkrieges, waren große Waldgebiete abgeholzt worden, und mancherorts war die Landschaft durch Kämpfe zerstört worden.<sup>367</sup> Doch auch hierin sah die Doktorandin nicht die Hauptursache für den rapiden Rückgang der Vögel, nicht zuletzt, weil die Vogelpopulationen auf Nachbarinseln trotz ähnlicher Verwüstungen relativ stabil geblieben waren.<sup>368</sup> Noch eine andere Theorie lautete, dass Naturkatastrophen schuld an der drama-

---

<sup>361</sup> Vgl. Christian E. Grue, Pesticides and the Decline of Guam's Native Birds. In: Nature, Vol. 316, Nr. 6026 (1985), 301.

<sup>362</sup> Julie A. Savidge, Extinction of an Island Forest Avifauna by an Introduced Snake. In: Ecology, Vol. 68, Nr. 3 (1987), 660-668; 662.

<sup>363</sup> Quammen, Dodo, 324.

<sup>364</sup> Jaffe, No Birds, 66.

<sup>365</sup> Conry, Game Species, 28.

<sup>366</sup> Vgl. Julie A. Savidge, The Role of Disease and Predation in the Decline of Guam's Avifauna (Dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign 1986).

<sup>367</sup> F. Raymond Fosberg, The Vegetation of Micronesia. In: Bulletin of the American Museum of Natural History, Vol. 119 (1960), 1-75. Zit. nach Savidge, Forest Avifauna, 662.

<sup>368</sup> Savidge, Forest Avifauna, 662.

tischen Veränderung seien.<sup>369</sup> An die häufigen Taifune war die einheimische Vogelwelt aber genauso gut angepasst gewesen wie an die Raubtiere.

Nachdem Savidge all diese Möglichkeiten ausgeschlossen hatte, rückte die Braune Nachtbaumnatter als mögliche Ursache für das Verschwinden der Tiere in den Mittelpunkt ihrer Forschungen, und sie versuchte, die Geschichte der Schlangeninvasion zu rekonstruieren. Dabei fand sie auch heraus, dass die Tiere falsch als „Philippinische Erdnatter“ klassifiziert worden waren und dass es sich stattdessen um Braune Nachtbaumnattern handelte.<sup>370</sup>

Dass eine Schlangenart für eine derart dramatische Situation verantwortlich war, schien undenkbar. Jedoch gab es bereits zahlreiche Beschwerden von Einheimischen, deren Hühner und Tauben von der Natter gefressen wurden.<sup>371</sup>

An dieser Stelle scheint es auch bedeutungsvoll, zu erwähnen, dass sich Savidges Ehemann Thomas Seibert ebenfalls auf Guam aufhielt, um dort und auf anderen Marianen-Inseln eine invasive Pflanze zu bekämpfen.<sup>372</sup> Der asiatische Korbblütler *Chromolaena odorata* war durch Schiffsballastwasser nach Guam gekommen und überwucherte einheimische Pflanzenarten. Seibert wurde damit beauftragt, eine Falterart (*Pareuchaetes pseudoinsulata*) aus Indien auszusetzen, die bereits auf Trinidad den Neophyten erfolgreich bekämpft hatte. Die Ergebnisse seiner Arbeit veröffentlichte Seibert später in einem Artikel.<sup>373</sup> Durch den Falter und eine später eingeführte Bohrflygenart (*Cecidochares connexa*) konnte der Bestand von *Chromolaena odorata* auf Guam stark dezimiert werden<sup>374</sup>, obwohl es sich um die umstrittenen biologischen Kontrollmaßnahmen handelte.

---

<sup>369</sup> Quammen, Dodo, 324.

<sup>370</sup> Kegel, Tramp, 160.

<sup>371</sup> Jaffe, No Birds, 54 f.

<sup>372</sup> Vgl. im Folgenden Kegel, Tramp, 161.

<sup>373</sup> Thomas F. Seibert, Biological Control of the Weed, *Chromolaena odorata* [Asteraceae], by *Pareuchaetes pseudoinsulata* [Lep.: Arctiidae] on Guam and the Northern Mariana Islands. In: Entomophaga, Vol. 34, Nr. 4 (1989), 531-539.

<sup>374</sup> Gadi V.P. Reddy, Rosalie S. Kikuchi, Rangaswamy Muniappan, The Impact of *Cecidochares connexa* on *Chromolaena odorata* in Guam. In: Costas Zachariades, Lorraine W. Strathie, Rangaswamy Muniappan (Hg.), Proceedings of the Eighth International Workshop on Biological Control and Management of *Chromolaena odorata* and other Eupatorieae, Nairobi, Kenya, 1-2 November 2010 (Pretoria 2013), 128-133.

Neben dieser Tätigkeit unterstützte Seibert auch seine Frau bei ihrer Arbeit.<sup>375</sup> 1984 hielt Savidge einen Vortrag im Museum of Natural History in New York beim jährlichen Treffen der Amerikanischen Ornithologischen Gesellschaft.<sup>376</sup> Sie referierte über ihre Theorie zur Ursache des Vogelverschwindens auf Guam. Savidge legte dar, dass sich die Ausbreitungsmuster der Natter und der Rückgang der Vögel wie Tangopartner verhielten.<sup>377</sup> Die Doktorandin berechnete für die *Boiga irregularis* eine durchschnittliche Ausbreitungsgeschwindigkeit von 1,6 Kilometern pro Jahr.<sup>378</sup> Das Publikum reagierte jedoch größtenteils skeptisch auf Savidges Ausführungen.<sup>379</sup>

Im Laufe der Jahre vergrößerte sich das Forschungsteam um die Doktorandin, und es schlossen sich etwa der Biologe und Vogelkundler Bob Beck sowie der Herpetologe Tom Fritts den Untersuchungen an. Während sowohl die „Guam’s Division of Aquatic and Wildlife Resources“ als auch der „U.S. Fish and Wildlife Service“ an der Theorie festhielten, dass eine Krankheit die Vogelbestände dezimiert habe<sup>380</sup>, konzentrierte sich das Team um Savidge auf die Schlange. So wurden zum Beispiel physische Barrieren angebracht, um die Reptilien von Vogelnestern fernzuhalten, das heißt, es wurden etwa Bäume beschmiert.<sup>381</sup> Auch wurde Wache gehalten, und Schlangen wurden nachts gefangen. Dabei zeigte sich, dass Guam 400-mal mehr Schlangen beherbergte als ein vergleichbar großer Fleck des Amazonas-Gebietes.<sup>382</sup>

Der Reptilienforscher John Groves, der als Skeptiker von Savidges Theorie nach Guam gekommen war, baute zusammen mit ihr Fallen, um Schlangen zu fangen.<sup>383</sup> Die Resultate überzeugten ihn letztendlich. Auch Versuchsserien mit Wachteln brachten eine fast 100-prozentige Erfolgsquote: Die Nattern machten sich innerhalb kurzer Zeit über die Hühnervögel her. Savidge ließ zudem Fragebögen an die Bevölkerung verteilen, in denen über Erfahrungen mit den Nat-

---

<sup>375</sup> Vgl. Julie A. Savidge, Thomas F. Seibert, An Infrared Trigger and Camera to Identify Predators at Artificial Nests. In: The Journal of Wildlife Management, Vol. 52, Nr. 2 (1988), 291-294.

<sup>376</sup> Vgl. im Folgenden Kegel, Tramp, 161 f.

<sup>377</sup> Jaffe, No Birds, 67.

<sup>378</sup> Kegel, Tramp, 162.

<sup>379</sup> Ebd.

<sup>380</sup> Jaffe, No Birds, 55.

<sup>381</sup> Quammen, Dodo, 327.

<sup>382</sup> Ebd., 328.

<sup>383</sup> Vgl. im Folgenden Kegel, Tramp, 163.

tern berichtet werden sollte; dabei erhielt sie 325 Antworten, die ihre Theorie weiter bekräftigten.<sup>384</sup>

Die verschiedenen Untersuchungen zeigten eindeutig, dass die Ausbreitung der Nattern mit dem Verschwinden der Vögel einherging. Trotzdem wurde die „Schlangentheorie“ weiterhin skeptisch betrachtet, nicht zuletzt deshalb, weil die meisten schädlichen Tierarten, insbesondere Nager, hohe Reproduktionsraten aufweisen, während die Nester der *Boiga irregularis* im Durchschnitt aus drei bis vier Eiern bestehen.<sup>385</sup>

In ihrer Dissertation von 1986<sup>386</sup> legte Savidge schließlich dar, dass die Präsenz der Braunen Nachtbaumnatter dazu geführt hatte, dass Guams Wälder durch den Verlust der Vögel zu stillen Orten geworden waren. Die Ergebnisse ihrer Forschungen veröffentlichte Savidge auch ein Jahr später in dem Artikel „Extinction of an Island Forest Avifauna by an Introduced Snake“<sup>387</sup>, bei dem bereits aus dem Titel hervorgeht, wer für Guams ökologische Katastrophe verantwortlich ist. Nach der Darlegung aussagekräftiger Forschungsergebnisse schließt Savidge dabei ihre Ausführungen mit folgenden Worten:

*"In summary, the data clearly suggest that predation by the introduced snake Boiga irregularis is responsible for the decline of 10 species of native forest birds as well as several other types of birds on Guam. This is the first time a reptile has been implicated in the decimation of an avifauna, and the example shows how rapidly extinction can ensue under the appropriate ecological circumstances."*<sup>388</sup>

Somit konnte Savidge zusammen mit ihrem Team allen Zweifeln zum Trotz nachweisen, dass die Braune Nachtbaumnatter die Ursache eines Umweltdesasters in einem kleinen Inselparadies war. Die *Boiga irregularis* ist verantwortlich für das komplette Verschwinden von zehn der zwölf auf Guam heimischen Waldvogelarten und für die funktionelle Ausrottung der zwei übrigen Spezies,

---

<sup>384</sup> Savidge, Forest Avifauna, 662.

<sup>385</sup> Rodda, Fritts, Chiszar, Disappearance, 571.

<sup>386</sup> Savidge, Disease and Predation.

<sup>387</sup> Savidge, Forest Avifauna.

<sup>388</sup> Ebd., 667.

der Marianen-Salangane (*Aerodramus bartschi*) und des Karolinenstars (*Aplo-nis opaca*).

Die anderen Vogelarten sowie die Veränderungen der Avifauna Guams sollen aufgrund der Dramatik dieser Geschichte noch näher beleuchtet werden; zuvor jedoch werden wir uns ansehen, wie sich die Schlangen den Bedingungen auf Guam anpassten und welche Rolle andere invasive Arten bei der Verbreitung der Nattern spielten.

## 2. Modifikation der Braunen Nachtbaumnatter auf Guam

Nachdem eine Spezies ein neues Gebiet eingenommen hat, treten bei ihr genetische Veränderungen auf. Eine eher kleine Zahl an Eindringlingen bringt nur einen Teil des Genvorrats der gesamten Art mit.<sup>389</sup> Müssen sich die Invasoren gegenüber einheimischen Arten durchsetzen, kommt es zu einer sehr harten Selektion und somit zu einer beschleunigten Evolution, wodurch der genetische Abstand zur Ausgangspopulation wächst.<sup>390</sup>

So war es auch im Falle der Braunen Nachtbaumnatter. Erst durch ihr Auftreten auf Guam wurde sie zu einer problematischen Art; in ihrem Ursprungsgebiet bedroht sie ihre Beutetiere nicht existenziell. Dies liegt einerseits daran, dass die Schlange auf der Insel keinem großen Wettbewerbsdruck ausgesetzt ist, denn es gibt auf Guam kaum bedeutende Prädatoren.<sup>391</sup> Andererseits ist auch die Dichte an Vögeln im ursprünglichen Gebiet der *Boiga irregularis* höher, als es auf Guam der Fall war.

Nie zuvor war also eine Schlangenart mit derart destruktiven Auswirkungen in Verbindung gebracht worden. Normalerweise beeinflussen Reptilien die Anzahl von Beutetieren nur wenig.<sup>392</sup> Steigen die Beutetierzahlen, dann wachsen die Schlangenpopulationen zwar, jedoch meist nicht so sehr, dass das Futterangebot überlastet wird. Ein erhöhtes Vorkommen von Schlangen ist üblicherweise eher das Resultat eines Überflusses an Beutetieren als die Ursache für einen Mangel an Beute.

---

<sup>389</sup> Kegel, Tramp, 239.

<sup>390</sup> Ebd.

<sup>391</sup> Vgl. im Folgenden Savidge, Forest Avifauna, 666.

<sup>392</sup> Vgl. im Folgenden Rodda, Fritts, Chiszar, Disappearance, 568.

Die Natter hatte sich in ihrer neuen Heimat verändert und sich den gegebenen Bedingungen angepasst. Sie macht auf Guam auch Jagd auf Organismen, die für sie viel zu groß zum Schlucken sind.<sup>393</sup> Die Braune Nachtbaumnatter ist außerdem in der Lage, große Futtermengen aufzunehmen. Auf Guam wurden Exemplare gefunden, die Beute gefressen hatten, welche mehr als 70 % der Masse der Schlange ausmachte, was beispiellos in dieser Reptilienfamilie ist. Eine weitere Besonderheit dieser Art ist, dass sie sich auch von Aas und organischem Material ernährt. Beides sind keine typischen Futterquellen für Schlangen. Die *Boiga irregularis* hat auf Guam ihr Nahrungsspektrum erheblich erweitert. Sie frisst unter anderem Hundefutter, Hühnerknochen, rohe Hamburger, madenbefallene Kaninchen und Plazentas von Hunden. Auch größere Artgenossen und selbst Dinge, die keine Lebensmittel sind, wie Papiertücher oder benutzte Hygieneartikel, werden verspeist. Diese „Futtermittel“ haben oft nicht den Geruch, die Farbe, die Temperatur oder die Vibration der ansonsten üblichen Nahrung, oder sie verhalten sich, wenn es lebendige Organismen sind, ganz anders als die typischen Beutetiere von Schlangen. Die Braune Nachtbaumnatter auf Guam wechselt also zwischen aktiver und passiver Futterbeschaffung und kann so wahlweise verschiedene Sinne einsetzen, anstatt sich auf einen einzigen zu verlassen. Dadurch ergibt sich auch ein breiteres Nahrungsangebot, auf das die Schlangen zurückgreifen können.

Am Beispiel der *Boiga irregularis* zeigt sich, dass generalisierte „Fresser“ die gefährlichsten invasiven Arten sind. Die meisten Schlangen auf Guam sind auch länger als ihre Artgenossen im Ursprungsgebiet; manche Exemplare erreichen eine Länge von drei Metern<sup>394</sup>, was wohl an dem großen Nahrungsangebot liegt, das die Insel vor allem in der Vergangenheit bot. Seit dem Fehlen größerer Beutetiere werden auch die Schlangen wieder kleiner.<sup>395</sup>

Nach dem Verschwinden der Vögel ab den 80er-Jahren war eine weitere Anpassung der Schlange an die veränderten Bedingungen auf Guam zu erkennen: Die Nattern wurden zunehmend tagaktiv und hielten sich vermehrt am Boden

---

<sup>393</sup> Vgl. im Folgenden Rodda, Fritts, Chiszar, Disappearance, 570.

<sup>394</sup> Rodda, Savidge, Brown Tree Snake, 309.

<sup>395</sup> Gad Perry, Gordon H. Rodda, Brown Treesnake. In: Daniel Simberloff, Marcel Rejmánek (Hg.), Encyclopedia of Biological Invasions (Berkeley 2011), 78-80; 79.

auf.<sup>396</sup> Damit passten sie sich dem Rhythmus ihrer neuen Hauptbeute, den verschiedenen Echsenarten, an. Hiermit zeigten die Reptilien ihre enorme Flexibilität, da sie von Futter, das für erwachsene Tiere geeignet ist, also vornehmlich Vögeln, zu Futter für junge Schlangen wechselten. Echsen werden normalerweise von juvenilen Nattern aufgenommen. Der Mangel an Vögeln zwang jedoch auch erwachsene Schlangen zur Jagd auf Echsen. Allerdings wurde eine große Sterblichkeit bei adulten Tieren festgestellt, da sie zu wenig Nahrung finden, die für sie geeignet ist und sie mit allen nötigen Nährstoffen versorgt.

### **3. Mutualismus zwischen Braunen Nachtbaumnattern und anderen invasiven Arten**

Der Erfolg der Braunen Nachtbaumnatter ist auch durch die Mithilfe anderer fremder Spezies zu erklären. Die Wechselbeziehung zwischen Lebewesen mehrerer Arten zum Vorteil für diese Arten bezeichnet man in der Biologie als Mutualismus.

Ohne die Anwesenheit anderer invasiver Spezies hätte sich die Schlangenpopulation auf Guam nicht derart stark vergrößern können, da einheimische Tiere als Beute bald rar wurden.<sup>397</sup> Die Reptilien konnten aber von einem reichhaltigen Angebot an invasiven Nagern, Vögeln und Echsen profitieren. Wenn, so wie in diesem Fall, die negativen Auswirkungen eines Invasors durch andere eingeführte Spezies noch verstärkt werden, spricht man von einer invasiven Kernschmelze.<sup>398</sup> Interaktionen zwischen mehreren nicht-heimischen Arten können somit die Wahrscheinlichkeit des Überlebens und beziehungsweise oder das Ansteigen der Population einer invasiven Spezies erhöhen.<sup>399</sup> Bereits Elton hatte 1958 einige Beispiele von Synergismen zwischen Tieren zitiert, bei denen mehrere invasive Arten bei gemeinsamem Auftreten schlimmere Schäden verursachen als eine Spezies alleine.<sup>400</sup> Denn nicht nur die Aktivitäten ei-

---

<sup>396</sup> Vgl. im Folgenden Fritts, Rodda, *Introduced Species*, 134.

<sup>397</sup> Wiewel, Yackel Adams, Rodda, *Small Mammals*, 218.

<sup>398</sup> William G. Lee, *Islands*. In: Simberloff, Rejmánek (Hg.), *Encyclopedia*, 391-395; 394.

<sup>399</sup> Daniel Simberloff, Betsy Von Holle, *Positive Interactions of Nonindigenous Species. Invasional Meltdown?* In: *Biological Invasions*, Vol. 1, Nr. 1 (1999), 21-32; 22.

<sup>400</sup> Simberloff, *Foreword*, xiii.

ner einzigen Art, sondern auch das Zusammenspiel eines ganzen Komplexes von Arten führt zu Veränderungen in Ökosystemen. Spezies können also ein Gebiet erfolgreich gemeinsam einnehmen und somit größere Veränderungen auslösen, als es jeder Spezies einzeln möglich wäre.<sup>401</sup> Solche Interaktionen stehen heute im Fokus intensiver Forschungen<sup>402</sup> und ermöglichen eine umfassendere Betrachtung biologischer Invasionen.

Dank der Beteiligung anderer eingeschleppter Arten transformierte die Braune Nachtbaumnatter das gesamte Nahrungsnetz auf Guam und vereinfachte es stark, sodass es sich heute zum Großteil aus invasiven Arten zusammensetzt.<sup>403</sup> Bestimmte räuberische Spezies sind tatsächlich in der Lage, die Artenzusammensetzung, die physische Struktur und die Integrität ganzer komplexer Systeme in hohem Maße zu modifizieren.<sup>404</sup> Die *Boiga irregularis* wird als eine solche Spezies, als eine sogenannte „Schlüsselart“, betrachtet.<sup>405</sup>

#### **4. Guams Avifauna: Rückgänge und Verluste durch das Auftreten der *Boiga irregularis***

In historischer Zeit war Guam Heimat von mehr als 20 einheimischen Vogelarten gewesen.<sup>406</sup> Bis 1968 waren davon fünf Arten verschwunden<sup>407</sup>; dafür waren einige eingeführte Arten hinzugekommen. Dazu zählen Vögel, die die Palette des Jagdwildes auf Guam erweitern sollten, wie der als Teil des „Foreign Game Bird Introduction Program“ des „U.S. Fish and Wildlife Service“ importierte und weiter oben bereits erwähnte Halsbandfrankolin<sup>408</sup> oder die Philippi-

---

<sup>401</sup> Daniel Simberloff, Keystone Species and Community Effects of Biological Introductions. In: Ginzburg (Hg.), *Biotechnology*, 1-19; 13 f.

<sup>402</sup> Simberloff, Foreword, xiii.

<sup>403</sup> Lee, *Islands*, 393.

<sup>404</sup> Vgl. Robert T. Paine, A Note on Trophic Complexity and Community Stability. In: *American Naturalist*, Vol. 103, Nr. 929 (1969), 91-93. Zit. nach: Simberloff, *Keystone Species*, 7.

<sup>405</sup> Simberloff, *Keystone Species*, 13 f.

<sup>406</sup> Vgl. etwa J. Mark Jenkins, *The Native Forest Birds of Guam*. In: *Ornithological Monographs*, Vol. 31 (1983), 1-61. Zit. nach: Gary J. Wiles, Jonathan Bart, Robert E. Beck Jr. u.a., *Impacts of the Brown Tree Snake. Patterns of Decline and Species Persistence in Guam's Avifauna*. In: *Conservation Biology*, Vol. 17, Nr. 5 (2003), 1350-1360; 1353.

<sup>407</sup> Wiles, Bart, Beck u.a., *Persistence*, 1353.

<sup>408</sup> Conry, *Game Species*, 28.

nische Turteltaube (*Streptopelia bitorquata*).<sup>409</sup> Weitere invasive Vogelarten sind etwa der Königsdrongo (*Dicrurus macrocercus*), der zur Bekämpfung von Insekten auf die Nachbarinsel Rota gebracht wurde und von dort aus nach Guam gelangte<sup>410</sup>, und der Feldsperling (*Passer montanus*).<sup>411</sup> Darüber hinaus konnten einige fremde Spezies temporäre Brutpopulationen etablieren, bevor sie auf Guam wieder ausstarben.<sup>412</sup>

Wie nun bereits geschildert wurde, führte die invasive *Boiga irregularis* zum Zusammenbruch eines Großteils der heimischen Vogelwelt. Um in Erfahrung zu bringen, welche Spezies auf welche Art durch die Braune Nachtbaumnatter in Bedrängnis geriet, untersuchten Wissenschaftler Daten aus dem Zeitraum zwischen 1976 und 1998.<sup>413</sup> Dabei zeigte sich, dass mit Ausnahme der Chinadommel (*Ixobrychus sinensis*) alle heimischen Arten Rückgänge verzeichneten. Wachstumsraten waren auch bei den eingeführten Feldsperlingen bemerkbar, während die Zahl der ebenfalls nicht-heimischen Zwergwachteln (*Coturnix chinensis*) schrumpfte. Auch die invasive Schwarzkopfnonne (*Lonchura atricapilla*) verschwand allmählich, obwohl sie relativ große Gelege hatte<sup>414</sup>, was anderen Spezies half, sich länger gegen die Bejagung durch die Schlangen zur Wehr zu setzen.<sup>415</sup> Jedoch könnte ihr Schwarmverhalten und das Nisten in Gruppen die Schwarzkopfnonne verletzlicher gemacht haben.<sup>416</sup>

Drei Arten, die eventuell nicht ernsthaft von der *Boiga irregularis* betroffen waren, sind der Halsbandfrankolin, die importierte Felsentaube (*Columba livia*) sowie die heimische Teichralle (*Gallinula chloropus guami*).<sup>417</sup> Die Datenlage ist jedoch zu unsicher, um dies eindeutig bestätigen zu können. Wenige Informationen gibt es bislang auch über die Auswirkungen der Braunen Nachtbaumnatter auf Wandervögel, welche sich nur temporär auf Guam aufhalten. Die Auswertung der Daten von 1976 bis 1998 zeigte jedenfalls, dass die Populationen betroffener Vogelarten rasch abnahmen. In einer Zeitspanne von 8,9

---

<sup>409</sup> Mark Jaffe, No Birds, 21.

<sup>410</sup> Ebd., 21.

<sup>411</sup> Perry, Rodda, Treesnake, 78.

<sup>412</sup> Gary J. Wiles, A Checklist of the Birds and Mammals of Micronesia. In: Micronesica, Vol. 38, Nr. 1 (2005), 141-189; 160.

<sup>413</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1353.

<sup>414</sup> Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1359.

<sup>415</sup> Ebd., 1357.

<sup>416</sup> Ebd., 1359.

<sup>417</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1356-1359.

Jahren fiel die Individuenzahl von 13 Spezies um dramatische 90 % oder mehr. Auch wenn es Variationen unter den Arten gab, verliefen die Rückgänge ziemlich synchron. Am meisten beeinträchtigt durch das Auftauchen der Schlangen waren Waldvögel, am wenigsten jene, die in urbanen Gebieten lebten. Im Gebiet des Pajon-Flussbeckens etwa verschwanden neun Waldvogelarten in einer Durchschnittszeit von 2,1 Jahren. Daher ist es wenig verwunderlich, dass Pläne zur Erhaltung mehrerer Spezies fehlschlagen; die Arten gingen einfach zu schnell verloren.

Eine der ersten Vogelarten, die verschwand, war 1969 der auf Guam endemische Sprosserohrsänger, auch Guamrohrsänger (*Acrocephalus luscinius*) genannt.<sup>418</sup> Diese Art war von Beginn an durch ihre Beschränkung auf Feuchtgebiete verletzlich gewesen.<sup>419</sup> Bereits die Trockenlegung des Wassers für den Anbau von Reis und Taro hatte die Vögel zurückgedrängt.<sup>420</sup> Der Lebensraumverlust wird jedoch nicht als Hauptgrund für das Verschwinden des Guamrohrsängers gesehen, und obwohl auch Pestizide eine Rolle gespielt haben könnten, wird die Braune Nachtbaumnatter hauptverantwortlich für das Aussterben der Spezies gemacht.<sup>421</sup>

Im Jahr 1983 gab es die letzten Sichtungen des endemischen Guam-Monarchs (*Myiagra freycineti*)<sup>422</sup> sowie der regionalen Subspezies des Semperbrillenvogels (*Zosterops conspicillatus conspicillatus*).<sup>423</sup> Die auf Guam endemische Unterart des Fuchsfächerschwanzes (*Rhipidura rufifrons uraniae*) gilt seit 1984 als ausgestorben.<sup>424</sup> Dieser Vogel soll etwa nach dem Volksglauben der Chamorro dabei geholfen haben, Familien zusammenzuhalten.<sup>425</sup> Im selben Jahr verschwand auch die Marianen-Fruchttaube (*Ptilinopus rosei-*

---

<sup>418</sup> Nick Middleton, *The Global Casino. An Introduction to Environmental Issues* (London 2008), 307.

<sup>419</sup> James D. Reichel, Gary J. Wiles, Phil O. Glass, *Island Extinctions. The Case of the Endangered Nightingale Reed Warbler*. In: *The Wilson Bulletin*, Vol. 104, Nr. 1 (1992), 44-54; 47.

<sup>420</sup> Alvin Seale, *Report of a Mission to Guam* (Honolulu 1901). Zit. nach: Reichel, Wiles, Glass, *Reed Warbler*, 47.

<sup>421</sup> Reichel, Wiles, Glass, *Reed Warbler*, 47 f.

<sup>422</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Myiagra freycineti*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22707354/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>423</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Zosterops conspicillatus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/103889155/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>424</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Rhipidura rufifrons*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/103710458/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>425</sup> Thomas C. Hall, *Operational Control of the Brown Tree Snake on Guam*. In: *Proceedings of the Seventeenth Vertebrate Pest Conference*, Vol. 17 (1996), 234-240; 236.

*capilla*) von der Insel; 1986 die Jungferntaube (*Alopecoenas xanthonurus*).<sup>426</sup> Individuen beider Taubenarten werden zwar noch ab und an auf Guam gesichtet, aber es dürfte sich dabei höchstwahrscheinlich um wandernde Vögel von der Insel Rota handeln.<sup>427</sup> Ebenfalls 1986 wurden die letzten Mikronesienhönigfresser (*Myzomela rubrata saffordi*) auf Guam gesichtet.<sup>428</sup> Alle einheimischen Vogelarten, die noch auf der Insel leben, sind in einer prekären Lage, und dies ist zum Großteil den Schlangen geschuldet. Für den ursprünglichen Rückgang der auf den Marianen endemischen Marianen-Salangane, die ich weiter oben bereits erwähnt habe, wird zwar die *Boiga irregularis* kaum verantwortlich gemacht, denn die Hauptursache dürfte in der früheren Verwendung von Pestiziden zu finden sein.<sup>429</sup> Allerdings machen nun die Nattern Jagd auf die letzten auf Guam verbliebenen Kolonien und verhindern so, dass sich die Art erholen kann.<sup>430</sup> In den 1960er-Jahren waren jedoch Marianen-Salanganen auf der hawaiianischen Insel O’ahu ausgesetzt worden, und diese dort invasive Brutkolonie könnte ironischerweise wertvoll für den Erhalt der Spezies auf Guam sein.<sup>431</sup>

Als vom Aussterben bedroht gilt die Guamkrähe (*Corvus kubaryi*)<sup>432</sup>, die nur auf Guam und Rota vorkommt. Da es um die Wende vom 20. zum 21. Jahrhundert kaum mehr Individuen auf Guam gab, wurden mehrmals Eier oder Nestlinge von Rota nach Guam gebracht, um die Tiere dort in Gefangenschaft aufzuziehen und dann freizulassen.<sup>433</sup> Alle heute auf Guam lebenden Krähen gehen auf diese Umsiedlungen zurück; die ursprüngliche heimische Population

---

<sup>426</sup> Middleton, Global Casino, 307.

<sup>427</sup> Wiles, Checklist, 153.

<sup>428</sup> Middleton, Global Casino, 307.

<sup>429</sup> Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1354.

<sup>430</sup> Ebd., 1356.

<sup>431</sup> Gary J. Wiles, David H. Woodside, History and Population Status of Guam Swiftlets on O’ahu, Hawai’i. In: ‘Elepaio, Vol. 59, Nr. 7 (1999), 57-61; 57, 61.

<sup>432</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Corvus kubaryi*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22705959/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>433</sup> Lainie Zarones, Adrienne Sussman, John M. Morton u.a., Population Status and Nest Success of the Critically Endangered Mariana Crow *Corvus kubaryi* on Rota, Northern Mariana Islands. In: Bird Conservation International, Vol. 25, Nr. 2 (2015), 220-233; 224.

gilt als ausgestorben.<sup>434</sup> Besonders gefährdet sind ebenso der schon genannte Karolinenstar, die Noddiseeschwalbe (*Anous stolidus*) und die Feenseeschwalbe (*Gygis alba*).<sup>435</sup>

Zwei der endemischen Vogelarten Guams, der Guam-Liest (*Todiramphus cinnamominus*) und die Guamralle (*Gallirallus owstoni*), konnten zwar bislang gerettet werden, jedoch gelten sie in freier Wildbahn als ausgestorben.<sup>436</sup>

Die Guamralle ist ein wichtiger Bestandteil der Kulturgeschichte Guams; sie taucht in Legenden und Höhlenzeichnungen der Chamorro auf.<sup>437</sup> Die Spezies, von der bis in die 1970er-Jahre Zehntausende Individuen Guam bevölkerten, wurde Mitte der 80er-Jahre in ein Programm zur Aufzucht in Gefangenschaft aufgenommen. Maßgeblich an der Rettung der Vögel beteiligt war der Vogelkundler Bob Beck.<sup>438</sup> Während das letzte freilebende Exemplar 1987 gesichtet wurde<sup>439</sup>, starteten Beck und andere Biologen mit 21 Individuen die Zucht der Guamralle in Gefangenschaft<sup>440</sup>, und zwar sowohl in US-amerikanischen Zoos als auch auf Guam selbst.

Zwischen 1989 und 2007 wurden zudem 853 Vögel nach Rota gebracht<sup>441</sup>, wo es keine etablierte Schlangenpopulation gibt.<sup>442</sup> *Gallirallus owstoni* ist auf Rota nicht heimisch und somit eine bewusst eingeführte Art, die dortige Spezies

---

<sup>434</sup> Federal Register: The Daily Journal of the United States Government: Draft Revised Recovery Plan for the Aga or Mariana Crow (*Corvus kubaryi*): A Notice by the Fish and Wildlife Service on 01/11/2006, online unter <https://www.federalregister.gov/documents/2006/01/11/E6-143/draft-revised-recovery-plan-for-the-aga-or-mariana-crow-corvus-kubaryi> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>435</sup> Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1358 f.

<sup>436</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Todiramphus cinnamominus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22725862/0> (abgerufen am 30.11.17); The IUCN Red List of Threatened Species: *Hypotaenidia owstoni*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22692441/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>437</sup> Rare: Endemic Guam Rail Reintroduced onto Guam after two Decades of Extinction in the Wild, online unter <https://www.rare.org/stories/endemic-guam-rail-reintroduced-guam-after-two-decades-extinction-wild#.WdOGm9FCRdg> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>438</sup> Mother Nature Network: 12 Surprising Flightless Birds, online unter <https://www.mnn.com/earth-matters/animals/photos/12-surprising-flightless-birds/guam-rail> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>439</sup> The IUCN List of Threatened Species: *Hypotaenidia owstoni*.

<sup>440</sup> Deidre K. Fontenot, Scott P. Terrell, Kevin Malakooti u.a., Health Assessment of the Guam Rail (*Gallirallus Owstoni*) Population in the Guam Rail Recovery Program. In: Journal of Avian Medicine and Surgery, Vol. 20, Nr. 4 (2006), 225-233; 225.

<sup>441</sup> The IUCN List of Threatened Species: *Hypotaenidia owstoni*.

<sup>442</sup> Nicola Arcilla, Chang-Yong Choi, Kiyooki Ozaki u.a., Invasive Species and Pacific Island Bird Conservation. A Selective Review of Recent Research Featuring Case Studies of Swinhoe's Storm Petrel and the Okinawa and Guam Rail. In: Journal of Ornithology, Vol. 156, Nr. S1 (2015), 199-207; 204.

beeinflussen kann. Bei Auswilderungsprogrammen zur Erhaltung einer Spezies müssen daher stets die jeweiligen Umweltsysteme und ihre Gegebenheiten berücksichtigt werden. Grundsätzlich ist ja der erste Schritt zum Schutz einer Art der, das ursprüngliche Habitat zu erhalten oder wiederherzustellen.<sup>443</sup> Ist jedoch das Verbreitungsgebiet einer Spezies durch Umwandlung des Lebensraumes oder durch andere Kräfte, wie in diesem Fall die Bedrohung durch einen Invasor, bereits stark eingeschränkt, muss auch die Möglichkeit einer Etablierung neuer Populationen auf Inseln, die nicht Teil des natürlichen Verbreitungsgebietes sind, in Betracht gezogen werden.<sup>444</sup> So wurden 2010 auch auf Cocos Island, einer kleinen unbewohnten Insel, die 1,6 Kilometer südlich vor Guam liegt, 16 Guamrallen freigelassen.<sup>445</sup>

Daneben wurde immer eine Auswilderung auf Guam anvisiert, und 1998 wurden ebenfalls 16 Tiere in einem Gebiet der Andersen Air Force Base ausgesetzt, das durch die Errichtung von Barrieren zur schlangenfremen Zone gemacht wurde.<sup>446</sup> Brutaktivitäten fanden statt, doch die kleine Population wurde wahrscheinlich von verwilderten Katzen und anderen jagenden Spezies ausgerottet.<sup>447</sup> Auch ein zweiter Versuch, der 2003 mit 44 Exemplaren der Guamralle in einem anderen Areal der Militärbasis durchgeführt wurde, scheiterte.<sup>448</sup> Obwohl Individuen von *Gallirallus owstoni* auf Rota und Cocos Island leben, gilt die Spezies noch immer als in freier Wildbahn ausgestorben, da die Populationen noch nicht selbsterhaltend sind.<sup>449</sup>

Der Guam-Liest ist die zweite Vogelart, die bislang nur in Gefangenschaft überlebt, und auch er kommt in traditionellen Volkserzählungen vor.<sup>450</sup> Zwischen 1984 und 1986 wurden die letzten verbliebenen freilebenden Exemplare

---

<sup>443</sup> Simberloff, Extinction-Proneness, 6.

<sup>444</sup> Ebd., 7.

<sup>445</sup> Rare: Endemic Guam Rail.

<sup>446</sup> U.S. Fish & Wildlife Service: Pacific Islands Fish and Wildlife Office: Endangered Species in the Pacific Islands: Guam Rail, online unter <https://www.fws.gov/pacificislands/fauna/guamrail.html> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>447</sup> U.S. Fish & Wildlife Service: Guam Rail.

<sup>448</sup> Ebd.

<sup>449</sup> Smithsonian's National Zoo & Conservation Biology Institute: Earth Optimism: Returning Guam Rails to the Wild, online unter <https://nationalzoo.si.edu/center-for-species-survival/news/earth-optimism-returning-guam-rails-wild> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>450</sup> Aquarium of the Pacific: Guam Kingfisher, online unter [http://www.aquariumofpacific.org/onlinelearningcenter/species/guam\\_kingfisher](http://www.aquariumofpacific.org/onlinelearningcenter/species/guam_kingfisher) (abgerufen am 30.11.17).

eingefangen und in Tiergärten gebracht.<sup>451</sup> Im Gegensatz zu den Guamrallen brütet *Todiramphus cinnamominus* in Gefangenschaft schlecht.<sup>452</sup> Dies liegt unter anderem daran, dass man anfangs nur wenig über Ernährungs- und Verhaltensweisen freilebender Guam-Lieste wusste und ihnen offenbar unpassendes Futter sowie ungeeignete Brutplätze anbot. Verbesserte und an die Spezies angepasste Bedingungen führten zu einem Anstieg der Population. Laut dem Stand von Oktober 2016 leben 145 Individuen in 18 Institutionen der kontinentalen USA und zwölf in der Aufzuchtstation auf Guam.<sup>453</sup> Das langfristige Ziel ist auch im Fall dieser Spezies die Auswilderung auf Guam. Die Chancen dafür stehen jedoch schlecht, solange fast die gesamte Insel von Schlangen bevölkert ist. Deshalb ist man auch für den Guam-Liest auf der Suche nach alternativen Inseln, die als Zwischenstation für die Vögel dienen können, bis eine Rückkehr nach Guam möglich ist.<sup>454</sup>

Schätzungen gehen dahin, dass Braune Nachtbaumnattern auf Guam bis Ende der 90er-Jahre insgesamt etwa 300.000 Vögel getötet haben.<sup>455</sup> Mit dem Verschwinden der Flugtiere ging auch ein Teil des kulturellen Erbes der Chamorro verloren, denn die einheimischen Spezies spielten, wie schon angemerkt wurde, eine große Rolle im Volksglauben.

Die Präsenz der Schlangen zwang die Vögel Guams dazu, ihre Habitate zu verändern. Sie mussten sich auf kleine Areale zurückziehen, zu denen die Schlangen keinen Zugang haben, etwa auf Felsklippen. Paradoxerweise können auch urbane und andere durch Menschen „gestörte“ Gebiete, die ursprünglich die Invasion der *Boiga irregularis* begünstigten, nun zu Refugien für bedrohte Vögel werden. Die Tiere können an oder in Gebäuden, auf Strommasten, Ziersträuchern und -bäumen Schlaf- und Nistplätze errichten.<sup>456</sup> Auf großen Rasenflächen und gemähten Feldern, wie sie auf Militärbasen, Golfplätzen, Gemein-

---

<sup>451</sup> The National Aviary: Guam Kingfisher, online unter

<https://www.aviary.org/animals/Guam-Kingfisher> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>452</sup> Smithsonian's National Zoo & Conservation Biology Institute: Guam Kingfisher, online unter <https://nationalzoo.si.edu/animals/guam-kingfisher> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>453</sup> Smithsonian's National Zoo & Conservation Biology Institute: Guam Kingfisher.

<sup>454</sup> Rebecca J. Laws, Dylan C. Kesler, A Bayesian Network Approach for Selecting Translocation Sites for Endangered Island Birds. In: Biological Conservation, Vol. 155 (2012), 178-185; 179.

<sup>455</sup> Kegel, Tramp, 164.

<sup>456</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Bart, Beck u.a., Persistence, 1358 f.

schaftsparks und Schulhöfen zu finden sind, ist die *Boiga irregularis* eher selten. Geteerte Straßen, Gebäude, Parkplätze, Rasenflächen und größere Areale mit kurzem Gras scheinen ein hohes Vorkommen der Braunen Nachtbaumnatter zu verhindern. Somit wäre ein Fernhalten der Vögel von größeren bewachsenen Landstücken, in denen Schlangen vorkommen, wichtig. Jedoch bevorzugen viele Vogelarten ein Leben in möglichst naturnaher Umgebung. Daher weisen urbane und andere menschlich veränderte Areale eine relativ geringe Dichte an bedrohten heimischen Vögeln auf, was darauf hindeutet, dass sie für die meisten Arten kein hochqualitatives Habitat darstellen.

Dagegen bieten etwa 25 kleinere Inselchen, küstennahe Felsen und Schiffsbojen sowie Cocos Island ideale Lebensbedingungen für viele Vögel. Die Verhinderung eines Eindringens von Schlangen in diese Gebiete, insbesondere auf Cocos Island, ist daher enorm wichtig.

Auf dieser Insel war bis vor einigen Jahren ein weiterer Feind der Vögel, die Pazifische Ratte, weitverbreitet. 2011 wurde Cocos Island nach Ausrottungsmaßnahmen offiziell als rattenfrei erklärt.<sup>457</sup> Dies könnte die weitere Ansiedelung bedrohter Vogelarten ermöglichen.

## **5. Konsequenzen für das ökologische Gleichgewicht**

### **a) Flughunde und der Verlust tierischer Pflanzenbestäuber**

Es gibt weltweit nur wenige Fälle, in denen eine einzige invasive Art so dramatische Auswirkungen auf das gesamte Nahrungsnetz einer Insel hatte wie die Braune Nachtbaumnatter auf Guam. Die Schlangen jagten in großem Maß auch einheimische Fledertiere und Echsen.

Guam war ursprünglich Heimat zweier Flughundearten gewesen, des Guam-Flughundes (*Pteropus tokudae*) und des Marianen-Flughundes (*Pteropus mariannus*). Ihr stetiger Rückgang wird aber nur teilweise mit der Ausbreitung der *Boiga irregularis* in Verbindung gebracht. Daneben stellte die Bedeutung der

---

<sup>457</sup> William C. Pitt, Daniel Vice, Dana Lujan u.a., Freeing Islands from Rodents. Broadcast Rodenticides Help Native Species Recover. In: Wildlife Professional (2012), 33-34; 34.

Fledertiere als kulturelle Symbole eine wichtige Rolle, denn beide Arten gehörten zum Speiseplan des Chamorro-Volkes.<sup>458</sup> Sie durften auf keinem Fest fehlen und wurden deshalb derart intensiv gejagt, dass bereits in den 1960er- und 1970er-Jahren auf Importe von anderen Inseln zurückgegriffen werden musste.<sup>459</sup>

Vor allem im Süden und in der Mitte Guams könnte die Braune Nachtbaumnatter jedoch in höherem Maße am Rückgang der Tiere beteiligt gewesen sein, da man hier sich überlappende Verbreitungsgebiete von Flughunden und Schlangen festgestellt hat.<sup>460</sup> Vor allem noch flugunfähige Jungtiere dürften den Reptilien zum Opfer gefallen sein. Anders stellt sich die Situation im Norden der Insel dar: Hier war schon vor dem Eintreffen der *Boiga irregularis* ein Rückgang der Fledertiere zu verzeichnen gewesen.

Zwar war der Abschuss der Tiere 1973 verboten worden, doch der Bestand des Marianen-Flughundes dezimierte sich durch Wilderei und Bejagung durch die Natter weiter. Wie bei den Vögeln wurden außerdem Taifune als weitere Ursache für das Verschwinden in Betracht gezogen. Hatten die Stürme früher kaum langanhaltende negative Auswirkungen auf die Tiere gehabt, so könnte sich das aufgrund der durch die Natter veränderten Bedingungen geändert haben. Die Marianen-Flughunde wie auch die Vögel ziehen sich nun in wenige geschützte Gebiete zurück und konzentrieren sich auf einzelne Kolonien. So halten sich viele Individuen an einem Ort auf, und die Populationen werden von Naturkatastrophen schwerer getroffen.

Im Gegensatz zum Marianen-Flughund, der zwar gefährdet ist, aber noch auf Guam und anderen Inseln vorkommt<sup>461</sup>, gilt der endemische Guam-Flughund als ausgestorben.<sup>462</sup> Er war erst 1934 als neue Art vorgestellt worden.<sup>463</sup> Die

---

<sup>458</sup> Jaffe, No Birds, 22.

<sup>459</sup> Gary J. Wiles, Nicholas H. Payne, The Trade in Fruit Bats *Pteropus* spp. on Guam and Other Pacific Islands. In: Biological Conservation, Vol. 38, Nr. 2 (1986), 143-161; 144.

<sup>460</sup> Vgl. im Folgenden Gary J. Wiles, The Status of Fruit Bats on Guam. In: Pacific Science, Vol. 41, Nr. 1-4 (1987), 148-157; 155.

<sup>461</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Pteropus mariannus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/18737/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>462</sup> The IUCN Red List of Threatened Species: *Pteropus tokudae*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/18763/0> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>463</sup> George H. H. Tate, Bats from the Pacific Islands, Including a new Fruit Bat from Guam. In: American Museum Novitates, Nr. 713 (1934), 1-3; 1.

Spezies war stets selten gewesen, und das letzte Exemplar wurde 1968 gesichtet.<sup>464</sup>

Fast alle der auf Guam verbliebenen Marianen-Flughunde leben heute auf dem Gebiet der Andersen Air Force Base.<sup>465</sup> Obwohl dort der Zugang für Zivilpersonen eingeschränkt und der ursprüngliche Wald zum Teil noch erhalten ist, gibt es wenig direkte Hilfe für die Fledertiere. Die Sicherung militärischer Ressourcen hat Vorrang vor dem Tierschutz. Geplante Expansionen von Einrichtungen auf der Militärbasis bedrohen nicht nur die Flughunde, sondern auch andere heimische Tier- und Pflanzenspezies.

Da sowohl Vögel als auch Flughunde eine wichtige Funktion als Pflanzenbestäuber haben, kam es infolge der Schlangeninvasion zu einem Zusammenbruch der Pflanzen-Tier-Interaktion auf Guam.<sup>466</sup> Insulare Pflanzen, die auf tierische Bestäuber angewiesen sind, reagieren sensibel auf einen Rückgang oder eine Ausrottung dieser Tiere. Finden die betroffenen Pflanzen keine alternativen Samenverbreiter, verschwinden auch sie. Zur Bestäubung infrage kommen auf Guam in geringem Maße Echsen sowie invasive Käferarten.<sup>467</sup> Sie können allerdings die Vögel und Flughunde nicht ersetzen.

Guam ist im Moment der einzige Ort der Welt, an dem alle heimischen Fruchtfresser aus den Wäldern verschwunden sind, ohne durch eingeführte Frugivoren ersetzt worden zu sein.<sup>468</sup> Dies ist ein großes Problem, da ungefähr 70 % der Baumarten auf Guam Saffrüchte tragen, die an die Verbreitung durch Vögel und Flughunde angepasst sind. Durch die Absenz von Fruchtfressern ist nun die Keimfähigkeit der Pflanzen stark vermindert. Laut einer aktuellen Studie ist auf Guam daher von einem Rückgang von 61 bis 92 % im Nachwachsen von Jungpflanzen auszugehen.<sup>469</sup>

---

<sup>464</sup> Wiles, Fruit Bats, 154.

<sup>465</sup> Vgl. im Folgenden Wiles, Fruit Bats, 155 f.

<sup>466</sup> Vgl. im Folgenden Mortensen, Dupont, Olesen, Paradise, 2146 f.

<sup>467</sup> Mortensen, Dupont, Olesen, Paradise, 2152.

<sup>468</sup> Vgl. im Folgenden Haldre S. Rogers, Eric R. Buhle, Janneke HilleRisLambers u.a., Effects of an Invasive Predator Cascade to Plants via Mutualism Disruption. In: Nature Communications, Vol. 8 (2017), Artikelnr.: 14557 (doi:10.1038/ncomms14557).

<sup>469</sup> Rogers, Buhle, HilleRisLambers u.a., Predator Cascade.

## b) Auswirkungen auf Insekten und Spinnen

Das Verschwinden der Vögel und Flughunde erleichterte zudem die Ausbreitung von Insekten und Spinnen. Die Dichte an Spinnennetzen ist auf Guam 40-mal höher als auf den Nachbarinseln Rota, Tinian und Saipan; außerdem sind die Netze auf Guam bedeutend größer.<sup>470</sup> Doch nicht nur die größere Häufigkeit von Spinnen ist anhand ihrer Netze sichtbar. Eine Studie kam zu dem Ergebnis, dass sich auch die Beschaffenheit der Netze verändert hat.<sup>471</sup>

Radnetzspinnen verwenden für ihre Netze dekorative Elemente, die sogenannten Stabilimente.<sup>472</sup> Diese reflektieren UV-Licht, wodurch Insekten angelockt werden sollen. Weitere Funktionen der Elemente sind nicht ausgeschlossen, konnten aber von der Wissenschaft bislang nicht eindeutig identifiziert werden. Die Spinnennetze der Spezies *Argiope appensa*, die auf Guam untersucht wurden, hatten bedeutend weniger Stabilimente als jene auf Rota, Tinian und Saipan; sie wiesen sogar das geringste jemals erfasste Vorkommen von Stabilimenten auf.<sup>473</sup> Eine Verbindung dieses Umstandes mit dem Verschwinden der Vögel auf Guam ist anzunehmen, da Vögel nicht nur Jagd auf Spinnen machen, sondern mit ihnen auch im Wettbewerb um Futter stehen.<sup>474</sup> Die Stabilimente sind Warnzeichen für die Vögel, den Spinnen nicht in die Quere zu kommen und die Netze nicht zu zerstören.<sup>475</sup> Das Fehlen der Vögel in Guams Wäldern macht den Energieaufwand der Spinnen obsolet und hat vermutlich dazu geführt, dass sie weniger dekorative Streifen in ihre Netze einbauen.<sup>476</sup>

---

<sup>470</sup> Haldre S. Rogers, Janneke HilleRisLambers, Ross Miller u.a., 'Natural Experiment' Demonstrates Top-Down Control of Spiders by Birds on a Landscape Level. In: PLoS One, Vol. 7, Nr. 9 (2012), Artikelnr.: 43446 (doi.org/10.1371/journal.pone.0043446).

<sup>471</sup> Alexander M. Kerr, Low Frequency of Stabilimenta in Orb Webs of *Argiope appensa* (Araneae: Araneidae) from Guam. An Indirect Effect of an Introduced Avian Predator. In: Pacific Science, Vol. 47, Nr. 4 (1993), 328-337.

<sup>472</sup> Vgl. im Folgenden Kerr, Stabilimenta, 328.

<sup>473</sup> Kerr, Stabilimenta, 331 f.

<sup>474</sup> Ebd., 335.

<sup>475</sup> Ebd.

<sup>476</sup> Vgl. auch Kegel, Tramp, 187 f.

## 6. Wirtschaftliche Auswirkungen und direkte Gefahren für Menschen

Seit dem Ende der 1970er-Jahre verursachen Braune Nachtbaumnattern auf Guam zahlreiche Stromausfälle, indem sie nachts auf Spanndrähte klettern, die den Strom unterstützen, was zu elektrischen Kurzschlüssen führt. Alleine zwischen 1978 und 1994 werden 1200 Ausfälle den Schlangen zur Last gelegt.<sup>477</sup> Seit den 90er-Jahren stieg die Zahl noch mehr an. Zwar sind oft nur Teile der Insel betroffen, doch im Durchschnitt kommt es jeden zweiten<sup>478</sup> bis vierten<sup>479</sup> Tag zu Störungen in der Stromversorgung.

Eine vorsichtige Schätzung der jährlichen Kosten durch von Schlangen ausgelösten Stromausfällen auf Guam werden laut dem Landwirtschafts- und Umweltwissenschaftler David Pimentel mit 2,6 Millionen US-Dollar angegeben.<sup>480</sup> Sie setzen sich zusammen aus den direkten Beschädigungen der elektrischen Infrastruktur, wie zum Beispiel den Transformatoren und Generatoren, den Wiederinstandsetzungen der Anlagen, den Einnahmeverlusten für den Strombetreiber während der Ausfälle, den Störungen zum Beispiel im Straßenverkehr und der herabgesetzten Arbeitsfähigkeit der Bevölkerung, etwa durch den Ausfall von Computern.<sup>481</sup>

Durch die Inspektion von Schiffen und Flugzeugen zur Vermeidung einer „Ausreise“ der Nattern entstehen zusätzliche Kosten. Außerdem wirken sich die internationalen Schlagzeilen über die Schlangenplage negativ auf den Tourismus auf Guam aus, auch wenn die wenigsten Reisenden eine *Boiga irregularis* zu Gesicht bekommen.<sup>482</sup> Genaue Zahlen zu verlorengegangenen Einnahmen aus dem Tourismus gibt es jedoch nicht. Darüber hinaus verursachen die Schlangen auch durch ihre Jagd auf Haus- und Nutztiere wirtschaftliche Schäden. Besonders oft werden Hundewelpen, Käfigvögel und Truthühner

---

<sup>477</sup> Blackford, Pathways, 195.

<sup>478</sup> Rodda, Savidge, Brown Tree Snake, 310.

<sup>479</sup> U.S. Department of State: Case Study: Brown Tree Snake, online unter <https://2001-2009.state.gov/g/oes/ocns/inv/cs/2309.htm> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>480</sup> David Pimentel, Environmental and Economic Costs Associated with Alien Invasive Species in the United States. In: David Pimentel (Hg.), Biological Invasions. Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species (Boca Raton <sup>2</sup>2011), 411-430; 417.

<sup>481</sup> Rodda, Savidge, Brown Tree Snake, 310.

<sup>482</sup> Ebd., 311.

angegriffen.<sup>483</sup> Verluste beim Geflügel bedeuten, dass Fleisch und Eier importiert werden müssen.

Pimentel schätzt die Gesamtkosten, die mit der Braunen Nachtbaumnatter assoziiert werden können, dazu zählen etwa auch die Ausgaben Hawaiis zur Verhinderung einer Einfuhr, auf mehr als 16,2 Milliarden US-Dollar jährlich.<sup>484</sup> Allerdings seien, so Pimentel, nur minimale Kostendaten für eine genaue Analyse verfügbar.<sup>485</sup>

Die Fähigkeit der Braunen Nachtbaumnatter, frischgelegte Eier sowie neugeborene Tiere und Menschen auch auf Entfernung zu spüren, führte ab den 90er-Jahren darüber hinaus zu mehreren Angriffen auf Säuglinge.<sup>486</sup> Die Schlangenkrochen in Häuser und bissen die schlafenden Babys. Aufgrund der geringen Giftigkeit der Natter gab es bislang jedoch keine Todesfälle durch Schlangenbisse.<sup>487</sup>

## 7. Aktuelle Situation und Bekämpfung

Die Bekämpfung invasiver Arten ist meistens aufwendig und kostspielig, und manchmal stellt sich die Frage, ob überhaupt eingegriffen werden soll. Notwendig ist jedenfalls eine gründliche Einschätzung im Vorfeld einer Ausrottungskampagne und eine Überwachung im Nachhinein. Diese Maßnahmen dürfen nicht auf die Arten, die in direkter Verbindung mit der „problematischen“ Spezies stehen, beschränkt bleiben.<sup>488</sup> Häufig treten nämlich unerwartete und unerwünschte Nebeneffekte von Ausrottungen fremder Arten auf, vor allem auf Inseln, die mehrere Invasoren beherbergen, und dieser Umstand trifft auf die meisten Inseln zu.

Wird auf einer Insel eine invasive Spezies ausgerottet, kann es sein, dass in Folge andere fremde Arten signifikant höhere Zahlen erreichen und weitere

---

<sup>483</sup> Vgl. etwa Julie A. Savidge, *The Ecological and Economic Impacts of an Introduced Snake on Guam and its Threat to other Pacific Islands*. In: PLES, Vol. 3 (1987), 29-34. Zit. nach: Rodda, Savidge, *Brown Tree Snake*, 310.

<sup>484</sup> Pimentel, *Costs Associated with Alien Invasive Species*, 417.

<sup>485</sup> Ebd., 423.

<sup>486</sup> Jaffe, *No Birds*, 144, 220.

<sup>487</sup> Rodda, Savidge, *Brown Tree Snake*, 311.

<sup>488</sup> Vgl. im Folgenden Courchamp, Chapuis, Pascal, *Mammal Invaders*, 374 f., 377.

Elemente eines Umweltsystems schädigen.<sup>489</sup> Die Entfernung einer invasiven Raubtierart etwa kann den Anstieg einer anderen fremden Räuberart begünstigen; die Ausrottung einer Beutetierart kann dazu führen, dass sich Prädatoren verstärkt auf heimische Beutetiere konzentrieren.<sup>490</sup>

Im Fall der Braunen Nachtbaumnatter auf Guam sind Kontroll- und Bekämpfungsmaßnahmen unabdingbar, um weitere Schäden zu verhindern. Auch hier sind jedoch potentielle Auswirkungen einzelner Programme, etwa auf heimische Arten, so genau wie möglich abzuwägen.

Heute kommen auf Guam verschiedene Maßnahmen zum Einsatz, um die Schlangenpopulationen einzudämmen. 1993 wurde erstmals ein Kontrollprogramm ins Leben gerufen.<sup>491</sup> Dabei wurden mehrere Strategien als praktikable Lösungsansätze ausgemacht. Die Kontrolle konzentriert sich vor allem auf Hochrisiko-Gebiete wie Häfen und Flugplätze.<sup>492</sup>

Feinde hat die Braune Nachtbaumnatter auf Guam nur wenige, sodass die Menschen aktiv werden müssen. Fallweise werden die Schlangen zwar von Katzen, Hunden und Schweinen gefressen<sup>493</sup>, aber es findet keine nennenswerte Bejagung durch die Tiere statt. Daher wurde überlegt, den Indischen Mungo (*Herpestes edwardsii*) einzuführen.<sup>494</sup> Wie bereits weiter oben erwähnt wurde, hat man jedoch in den letzten Jahrzehnten erkannt, dass neue Invasoren oft die Flora und Fauna noch mehr zerstören, als dass sie Abhilfe schaffen. Gerade der Mungo wird als einer der größten Schädlinge gesehen; außerdem kann er im Gegensatz zu der *Boiga irregularis* nicht auf Bäume klettern.<sup>495</sup> Als biologische Kontrollmaßnahme wird auch über das Einimpfen der Schlangen mit Pathogenen nachgedacht, um die Population zu schwächen.<sup>496</sup> Im Falle einer Anwendung muss jedenfalls die Übertragung der Krankheitserreger auf andere Arten, den Menschen inklusive, ausgeschlossen werden können.

---

<sup>489</sup> Vgl. etwa Dana M. Bergstrom, Arko Lucieer, Kate Kiefer u.a., Indirect Effects of Invasive Species Removal Devastate World Heritage Island. In: Journal of Applied Ecology, Vol. 46, Nr. 1 (2009), 73-81.

<sup>490</sup> Zavaleta, Hobbs, Mooney, Invasive Species Removal, 456.

<sup>491</sup> Hall, Operational Control, 236.

<sup>492</sup> Ebd., 234.

<sup>493</sup> Rodda, Savidge, Brown Tree Snake, 314.

<sup>494</sup> Perry, Rodda, Treesnake, 80.

<sup>495</sup> Ebd.

<sup>496</sup> Elden T. Holldorf, Shane R. Siers, Jonathan Q. Richmond u.a., Invaded Invaders. Infection of Invasive Brown Treesnakes on Guam by an Exotic Larval Cestode with a Life Cycle Comprised of Non-Native Hosts. In: PLoS One, Vol. 10, Nr. 12 (2015), 1-39; 21 f.

Da nun die biologische Kontrolle im Allgemeinen wenig Erfolgsaussichten verspricht, werden auf der ganzen Insel Fallen aufgestellt und temporäre oder dauerhafte Barrieren errichtet, um die Schlangen von Vögeln oder Transportzentren fernzuhalten, und es werden Suchhunde auf die Reptilien angesetzt.<sup>497</sup>

Daneben entfernt man etwa in der Nähe von Hafenanlagen Büsche und Gräser, um den Schlangen Versteckmöglichkeiten zu entziehen.<sup>498</sup>

Noch erfolgversprechender scheint die chemische Kontrolle zu sein. So wird beispielsweise Transportgut, das Guam verlassen soll, fumigiert.<sup>499</sup> Das Begasungsmittel Brommethan wird weltweit zur Schädlingsbekämpfung angewandt und tötet durchwegs alle Schlangen.<sup>500</sup> Die meisten ausgeräucherten Tiere überleben die Reise in Frachtcontainern nicht; die anderen sterben nach kurzer Zeit am Zielort.<sup>501</sup>

In letzter Zeit wird zudem verstärkt auf Köder von mit Paracetamol vergifteten Hausmäusen gesetzt, die aus Helikoptern auf Guam abgeworfen werden.<sup>502</sup>

Eine Studie wies nach, dass die Köder auch von Waranen und Kröten aufgenommen wurden, doch sie zeigten keine Reaktionen, während alle Nattern starben.<sup>503</sup> Generell haben Pestizide und Herbizide heute, eine korrekte Anwendung vorausgesetzt, viel weniger Auswirkungen auf andere Arten<sup>504</sup>, was sich auch in diesem Fall bestätigt.

Weltweit werden für die aufwändigen Kontroll- und Ausrottungsprogramme schädlicher Spezies oft Freiwillige, aber auch bezahlte Arbeiter und Sträflinge herangezogen.<sup>505</sup> Für alle Helfer gilt, dass sie trainiert und angeleitet werden müssen, wenn die Maßnahmen erfolgreich sein sollen.<sup>506</sup> Deshalb werden auch die Volontäre und das Personal auf Guam dementsprechend eingearbeitet.

---

<sup>497</sup> Perry, Rodda, Treesnake, 80.

<sup>498</sup> Hall, Operational Control, 238.

<sup>499</sup> Peter J. Savarie, W. Scott Wood, Gordon H. Rodda u.a., Effectiveness of Methyl Bromide as a Cargo Fumigant for Brown Tree Snakes. In: International Biodeterioration & Biodegradation, Vol. 56, Nr. 1 (2005), 40-44.

<sup>500</sup> Savarie, Wood, Rodda u.a., Methyl Bromide, 43.

<sup>501</sup> Ebd.

<sup>502</sup> Larry Clar, Peter J. Savarie, Efficacy of Aerial Broadcast Baiting in Reducing Brown Treesnake Numbers. In: Human-Wildlife Interactions, Vol. 6, Nr. 2 (2012), 212-221; 212-214.

<sup>503</sup> Clar, Savidge, Baiting, 215.

<sup>504</sup> Simberloff, Eliminate Invasions, 154.

<sup>505</sup> Ebd., 153 f.

<sup>506</sup> Ebd., 154.

Um die Öffentlichkeit noch mehr für das Problem der invasiven Schlangen zu sensibilisieren, wurden aufklärerische Programme gestartet. So sollen etwa informative Poster und Videos die Aufmerksamkeit der breiten Öffentlichkeit auf sich ziehen und so eine weitere Verbreitung der *Boiga irregularis* erschweren.<sup>507</sup>

An diesen unterschiedlichen Strategien kann man sehen, dass im Fall Guams, wie so oft, eine Kombination verschiedenster Maßnahmen die besten Ergebnisse bei der Bekämpfung einer invasiven Spezies erzielt. Trotzdem leben möglicherweise noch immer etwa zwei Millionen Nattern auf Guam, und es ist mehr als fraglich, ob sie jemals komplett von der Insel entfernt werden können.<sup>508</sup> Selbst wenn dies gelingen sollte, würde das kein Ende der Kontrolle bedeuten, denn wenn eine Art erfolgreich aus einem Gebiet entfernt wurde, muss man stets wachsam bleiben, um einer Wiederbesiedlung vorzukehren. Das Management invasiver Arten, vor allem im Fall der extrem schädlichen *Boiga irregularis* auf Guam, ist somit ein nie endendes Unternehmen.<sup>509</sup>

Mittlerweile wurden Braune Nachtbaumnattern vereinzelt auch auf anderen Inseln gesichtet, so etwa auf Rota, Saipan, Tinian, Pohnpei, auf den Marshallinseln und Hawaii.<sup>510</sup> Da dort ähnliche Auswirkungen wie auf Guam befürchtet werden, herrschen mancherorts die strengsten Sicherheitsmaßnahmen. Beispielsweise werden sämtliche Flugzeuge, die, von Guam kommend, auf Hawaii landen, vor dem Abflug und nach der Landung auf blinde Passagiere untersucht. Die hawaiianischen Inseln sind besonders gefährdet, da auch dort ein großer Teil der heimischen Biota durch fremde Arten zerstört wurde. Im Falle einer Etablierung der Nattern auf Hawaii geht man von 1,7 Milliarden US-Dollar Kosten pro Jahr aus.<sup>511</sup>

Auch in den kontinentalen Vereinigten Staaten ist die Angst vor der Ankunft der *Boiga irregularis* groß, obwohl sie dort wohl weniger Schaden anrichten

---

<sup>507</sup> Hall, Operational Control, 239.

<sup>508</sup> Michael E. Dorcas, John D. Willson, Invasive Pythons in the United States: Ecology of an Introduced Predator (Athens / GA 2011), 18.

<sup>509</sup> Vgl. Davis, Invasion Biology, 160.

<sup>510</sup> Thomas H. Fritts, The Brown Tree Snake, *Boiga irregularis*, a Threat to Pacific Islands. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report, Vol. 88, Nr. 31 (Washington, D.C. 1988), 36 S.; 15.

<sup>511</sup> Hawaii Invasive Species Council: Brown Tree Snake, online unter <https://dlnr.hawaii.gov/hisc/info/invasive-species-profiles/brown-tree-snake/> (abgerufen am 30.11.17).

würde. Nicht, weil die Arten auf dem Festland stärker sind und Guams Vögel schwächlich gewesen wären, sondern weil sie auf Guam kaum Ausweichmöglichkeiten hatten, wie Simberloff betont.<sup>512</sup> Auch wenn es zum jetzigen Zeitpunkt keine Population in den kontinentalen USA gibt, wurde zumindest in Texas bereits 1993 in aus Guam kommendem Frachtgut eine Braune Nachtbaumnatter gesichtet.<sup>513</sup>

Aufgrund der katastrophalen Auswirkungen dieser invasiven Spezies auf Guam zählt die Braune Nachtbaumnatter heute zu den schädlichsten Arten. Sie wurde in die „100 of the World’s Worst Invasive Alien Species“ aufgenommen, einer von der „Invasive Species Specialist Group“ (ISSG) der „International Union for Conservation of Nature and Natural Resources“ (IUCN) herausgegebenen Liste.<sup>514</sup> Die *Boiga irregularis* ist dort auch auf dem Titelblatt abgebildet.<sup>515</sup>

---

<sup>512</sup> Simberloff, Extinction-Proneness, 4.

<sup>513</sup> Michael J. McCoid, Thomas H. Fritts, Earl W. Campbell III, A Brown Tree Snake (*Boiga irregularis*) Sighting from Texas. In: Texas Journal of Science, Vol. 46, Nr. 4 (1994), 365-368.

<sup>514</sup> Sarah Lowe, Michael Brown, Souyad Boudjelas u.a., 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A Selection from the Global Invasive Species Database. Published by *The Invasive Species Specialist Group* (ISSG) a Specialist Group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN) (2000), 12 S.; 4.

<sup>515</sup> Lowe, Brown, Doudjelas u.a., Worst Invasive Alien Species.

## VII. Derzeitige US-Politik im Hinblick auf biologische Invasionen

Als nichtinkorporiertes Außengebiet ist Guam politisch ein Teil der Vereinigten Staaten. Der US-amerikanische Umgang mit biologischen Invasionen betrifft daher auch Guam, und aus diesem Grund erscheint es mir wichtig, in diesem Kapitel kurz darauf einzugehen.

Im Laufe der Geschichte wurden ungefähr 50.000 Arten in die USA eingeführt.<sup>516</sup> Nicht-heimische Tiere und Pflanzen sind in den Vereinigten Staaten für etwa 42 % des Rückgangs heimischer Arten, die nun als gefährdet gelten, verantwortlich.<sup>517</sup> Invasive Arten kosten heute US-amerikanische Steuerzahler Hunderte Milliarden Dollar pro Jahr. Pimentel zufolge beziffern Studien die Schäden mit jährlich 100 bis 200 Milliarden US-Dollar.<sup>518</sup> Diese Schätzungen sind wahrscheinlich noch zu niedrig angesetzt. Pimentels Studie zeigt nämlich, dass wirtschaftliche Schäden in Verbindung mit den Auswirkungen und Kontrollmaßnahmen von invasiven Spezies in den USA etwa 219 Milliarden Dollar pro Jahr ausmachen; hier sind auch Guam und die anderen US-amerikanischen Inseln miteingerechnet.<sup>519</sup> Präzise ökonomische Kosten, die in Verbindung mit manchen der ökologisch schädlichsten Arten stehen, sind nicht verfügbar, und oft sind keine indirekten Kosten miteinkalkuliert. Pimentel meint daher:

*“If we had been able to assign monetary values to species extinctions and losses in biodiversity, ecosystem services, and aesthetics, the costs of destructive alien invasive species would undoubtedly be several times higher than \$219 billion per year.”<sup>520</sup>*

Nicht nur in den USA werden Schritte zur Bekämpfung eingeschleppter Arten meist erst dann unternommen, wenn direkte Risiken für die menschliche Ge-

---

<sup>516</sup> Pimentel, Costs Associated with Alien Invasive Species, 411.

<sup>517</sup> David Pimentel, Introduction. Nonnative Species in the World. In: Pimentel (Hg.), Costs of Alien Species, 1-7; 2.

<sup>518</sup> Pimentel, Costs Associated with Alien Invasive Species, 411.

<sup>519</sup> Vgl. im Folgenden Pimentel, Costs Associated with Alien Invasive Species, 423.

<sup>520</sup> Pimentel, Costs Associated with Alien Invasive Species, 423.

sundheit auftauchen.<sup>521</sup> Auch wirtschaftliche Interessen stehen im Vordergrund, sodass insbesondere landwirtschaftlichen Pathogenen der Kampf angesagt wird.<sup>522</sup> Maßnahmen gegen invasive Arten, die natürliche Systeme mehr gefährden als die Agrikultur, sind bislang weniger gebräuchlich.<sup>523</sup>

Sehr oft herrscht eine passive Gewöhnung der Bevölkerung an Schäden vor, die durch invasive Spezies verursacht wurden, selbst wenn Ausrottung oder Kontrolle kosteneffektiver wären.<sup>524</sup> Der Biologe David Lodge und seine Koautoren empfehlen in ihrem Artikel aus dem Jahr 2006<sup>525</sup> den politischen Entscheidungsträgern der USA, den Fokus auf die Prävention zu legen. Wird verhindert, dass fremde Arten überhaupt ins Land kommen, können die finanziellen Ausgaben noch überschaubar sein. Entsprechend müssten lebende Organismen, die in die USA eingeführt werden sollen, auf Umweltrisiken, ökonomische und menschliche Gesundheitsrisiken hin untersucht werden, bevor eine Entscheidung fällt, die die Einfuhr erlaubt.<sup>526</sup> Zwar werden einige Spezies unvermeidlich durch Präventionsmaßnahmen „rutschen“, so die Autoren, aber die Zeitspanne zwischen Ankunft und Verbreitung der Arten biete Möglichkeiten für ihre Entdeckung und Bekämpfung.<sup>527</sup> Jedoch wird lediglich ein sehr kleiner Teil importierter Waren in irgendeiner Weise untersucht<sup>528</sup>, und dabei handelt es sich vor allem um landwirtschaftliche Produkte.<sup>529</sup> So wurden in den Jahren um die Wende vom 20. zum 21. Jahrhundert nur etwa 2% der in die USA kommenden Schiffscontainer überhaupt inspiziert.<sup>530</sup>

Die meisten eingeschleppten Arten waren schon weitverbreitet und verursachten große Schäden, bevor ihr Import in die USA verboten wurde.<sup>531</sup> Der Wider-

---

<sup>521</sup> David M. Lodge, Susan Williams, Hugh J. MacIsaac u.a., Biological Invasions. Recommendations for U.S. Policy and Management. In: *Ecological Applications*, Vol. 16, Nr. 6 (2006), 2035-2054; 2038.

<sup>522</sup> Vgl. etwa Michael Margolis, Jason F. Shogren, Carolyn Fischer, How Trade Politics Affect Invasive Species Control. In: *Ecological Economics*, Vol. 52, Nr. 3 (2005), 305-313; 306.

<sup>523</sup> Margolis, Shogren, Fischer, Trade Politics, 306.

<sup>524</sup> Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2039.

<sup>525</sup> Ebd.

<sup>526</sup> Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2042.

<sup>527</sup> Ebd., 2045.

<sup>528</sup> Ebd., 2042.

<sup>529</sup> Michael Springborn, Christopher Costello, Peyton Ferrier, Optimal Random Exploration for Trade-related Nonindigenous Species Risk. In: Perrings, Mooney, Williamson (Hg.), *Bioinvasions and Globalization*, 127-144; 128.

<sup>530</sup> Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2045.

<sup>531</sup> Vgl. im Folgenden Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2042.

stand verschiedener US-Ämter zur Kooperation sei ein großes Problem, schreiben die Autoren. Dabei könnte Technologie, die bereits für andere Zwecke in Verwendung ist, beispielsweise zur Terrorismus-Bekämpfung, leicht für die Überwachung fremder Arten adaptiert werden.<sup>532</sup>

Die US-Politik bezüglich invasiver Arten scheint jedenfalls laut Lodge und seinen Kollegen fragmentiert und unsystematisch zu sein; die Verantwortlichkeit aller Behörden sei die Verantwortlichkeit keiner Behörde.<sup>533</sup> Mehr als zehn größere Kongressverordnungen beschäftigen sich bis jetzt mit biologischen Invasionen, wobei sich die Gesetzgebung oft nur an eine Art oder taxonomische Gruppe, einen Übertragungsweg, etwa das Ballastwasser, oder eine Phase der Invasion richtet. Ein Fortschritt in Richtung Kooperation und einer umfassenderen Perspektive sei aber durch die Gründung des „National Invasive Species Council“ (NISC) 1999 erreicht worden, so die Autoren der Studie.

Als Bestandteile der Kongressverordnungen führen sogenannte „schwarze Listen“ Spezies an, die als Gefahr gesehen werden und deren Import in die USA beschränkt oder verboten ist. Die „Injurious Species List“ des „U.S. Fish and Wildlife Service“ listet über 600 „gefährliche“ Arten, darunter auch die Braune Nachtbaumnatter<sup>534</sup>; die „Federal Noxious Weed List“<sup>535</sup> führt schädliche Pflanzenspezies.

Als globales Vorbild gilt jedoch der neuseeländische „Biosecurity Act“ von 1993. Dabei handelt es sich um das zurzeit umfassendste und strikteste nationale Gesetz zur Prävention invasiver Arten.<sup>536</sup> Es basiert im Gegensatz zu den meisten anderen nationalen Regulierungen auf einer „weißen Liste“ von Organismen, deren Einfuhr nach Neuseeland erlaubt ist. Bei ungelisteten Arten erfolgt eine umfassende Risikoabschätzung, bevor der Import genehmigt wird. Nachdem invasive Arten keine politischen Grenzen kennen, ist aber trotz aller staatlichen Maßnahmen eine internationale Zusammenarbeit unerlässlich.

---

<sup>532</sup> Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2045 f.

<sup>533</sup> Vgl. im Folgenden Lodge, Williams, MacIsaac u.a., Recommendations, 2048 f.

<sup>534</sup> Vollständige Liste downloadbar: U.S. Fish and Wildlife Service: Fish and Aquatic Conservation: Injurious Wildlife, online unter <https://www.fws.gov/injuriouswildlife/> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>535</sup> Vollständige Liste downloadbar: United States Department of Agriculture: Natural Resources Conservation Service: Introduced, Invasive, and Noxious Plants, online unter <https://plants.usda.gov/java/noxious?rptType=Federal> (abgerufen am 30.11.17).

<sup>536</sup> Vgl. im Folgenden Hanno Seebens, Tim M. Blackburn, Ellie E. Dyer u.a., No Saturation in the Accumulation of Alien Species Worldwide. In: Nature Communications, Vol. 8 (2017), 1-9; 5.

## VIII. Conclusio

Eine aktuelle wissenschaftliche Studie aus dem Jahr 2017 zeigt, dass noch immer keine Sättigung an invasiven Arten erreicht ist.<sup>537</sup> Das Team trug Daten von invasiven Spezies, die nun in multiplen geografischen Regionen weltweit etabliert sind, zusammen.<sup>538</sup> Die Untersuchung umfasst nicht-heimische Arten aus vielen taxonomischen Gruppen. Insgesamt sammelte das Team Daten von fast 46.000 Erstnachweisen über beinahe 17.000 Spezies. Dadurch sind 282 Regionen aller Kontinente abgedeckt. Die Studie zeigt nun, dass die globale Rate der Erstnachweise über invasive Arten zwischen 1500 und 1800 gering blieb. Seit 1800 ist ein konstanter Anstieg, mit Ausnahme der Zeit während der beiden Weltkriege, zu verzeichnen.

Der beständige Anstieg biologischer Invasoren ist quer durch die Taxa zu beobachten, eine Ausnahme bilden die Fische und Säuger. Bei ihnen gab es Rückgänge in den letzten Jahrzehnten. Abgesehen von diesen Tiergruppen gibt es kein klares Anzeichen für eine Verlangsamung bei Erstnachweisen invasiver Arten, sondern immer noch ein Wachstum, und zwar sowohl am Festland als auch auf Inseln.

Die Vermischung ehemals getrennter Biota ist irreversibel, und der Trend zur Homogenisierung der globalen Natur wird sich, wie auch die aktuelle Studie indiziert, weiter fortsetzen. Dazu tragen die stetig wachsende Weltbevölkerung, das immer weiter steigende Handelsvolumen, der menschliche Reiseverkehr und der Klimawandel bei. Auch Innovationen im Bereich des Transports, der Kommunikation und der Informationstechnologie lassen die Welt „schrumpfen“ und ermöglichen invasiven Spezies eine noch weitere Verbreitung.<sup>539</sup> Wirtschaftliches Wachstum geht unvermeidlich einher mit einer Zunahme biologischer Invasionen<sup>540</sup> und bietet schier endlose Wege, wie Spezies trotz Kontrollmaßnahmen in neue Gebiete eindringen können<sup>541</sup>, zumal bislang nur ein kleiner Prozentsatz der gehandelten Waren untersucht wird.

---

<sup>537</sup> Seebens, Blackburn, Dyer u.a., No Saturation.

<sup>538</sup> Vgl. im Folgenden Seebens, Blackburn, Dyer u.a., No Saturation, 2.

<sup>539</sup> McNeely, World Gets Smaller, 6.

<sup>540</sup> Philip E. Hulme, Trade, Transport and Trouble, 12.

<sup>541</sup> Daniel Simberloff, Eliminate Invasions, 149.

Auch die Klimaerwärmung wird neue Möglichkeiten für die Invasion von Regionen bieten, in denen viele Arten bisher nicht überleben konnten.<sup>542</sup> Durch vermehrte Naturkatastrophen können fremde Spezies die „gestörten“ Umweltsysteme leicht besiedeln. Auch die Wanderung von Arten wird durch Ereignisse wie Tsunamis oder Seebeben über weite Strecken ermöglicht.<sup>543</sup>

Ebenso ist die Vorhersagbarkeit von Invasionen eine große Herausforderung. Trotz mancher Fortschritte in der Forschung sind genaue Prognosen bis heute nicht möglich. Aufgrund der großen Komplexität der Kräfte, die Invasoren kontrollieren, und der vielen Spezifika jeder Art kann nicht mit Sicherheit vorhergesagt werden, welche etablierten Spezies letztlich zu Schäden führen werden.<sup>544</sup> Zu den besten Prädiktoren für zukünftige Entwicklungen in einer Region zählen aber das Ausmaß früherer Invasionen durch eine Spezies an anderen Orten sowie die frühere Invasibilität einer Umwelt.<sup>545</sup>

Biologische Invasionen haben in jüngster Zeit eine enorme Medienberichterstattung erfahren.<sup>546</sup> Ein rasanter Anstieg in der interdisziplinären Forschung, sowohl innerhalb biologischer Subdisziplinen als auch zwischen der Biologie und anderen Feldern, ist zu verzeichnen.<sup>547</sup> Dies scheint allerdings auch dringend nötig zu sein, denn die Zahl biologischer Invasionen hat dramatisch zugenommen und wird es weiterhin tun.

Dabei sind Inseln die Vorboten der globalen Biodiversitätskrise.<sup>548</sup> Das Schicksal von Inselarten wird die globale Vielfalt disproportional beeinflussen, weil sie in viel größerer Gefahr sind als kontinentale Spezies.

Werden menschlich verursachte Störungen der Ökosysteme so weit fortschreiten, bis Inseln weitgehend unbewohnbar sind, so wie es Fosberg bereits 1963 prognostizierte?<sup>549</sup> Diese Befürchtungen dürften angesichts der aktuellen prekären Situation von Inseln berechtigt sein, doch wie wichtig die Erhaltung in-

---

<sup>542</sup> Gian-Reto Walther, Alain Roques, Philip E. Hulme u.a., Alien Species in a Warmer World. Risks and Opportunities. In: Trends in Ecology and Evolution, Vol. 24, Nr. 12 (2009), 686-693; 688 f.

<sup>543</sup> Vgl. Carlton, Chapman, Geller u.a., Tsunami-driven Rafting.

<sup>544</sup> Simberloff, Eliminate Invasions, 155.

<sup>545</sup> Davis, Invasion Biology, 96.

<sup>546</sup> João Canning-Clode, General Introduction – Aquatic and Terrestrial Biological Invasions in the 21<sup>st</sup> Century. In: Canning-Clode (Hg.), Changing Ecosystems, 13-20; 14-16.

<sup>547</sup> Cang Hui, David M. Richardson, Invasion Dynamics (Oxford 2017), 294.

<sup>548</sup> Daniel Simberloff, Keynote Address, 4.

<sup>549</sup> Fosberg, Disturbance, 559.

sularer Umweltsysteme ist, dürfte auch aus dieser Arbeit hervorgegangen sein. Bislang wurde aber, wie es scheint, nur wenig Rücksicht auf die Bewahrung dieser Systeme genommen. Inseln wurden seit ihrer Besiedlung durch Menschen deren Bedürfnissen angepasst. Vor allem in den letzten Jahrhunderten schritt die Degradierung natürlicher insularer Bedingungen rasch voran. Insbesondere der Zweite Weltkrieg löste eine enorme Zirkulation von Lebewesen und Waren aus, die auch vor den pazifischen Inseln nicht Halt machte.

Guams Inselbiota, durch die Zeit der spanischen Kolonialherrschaft und der amerikanischen Hegemonie bereits geschwächt, wurde durch die direkten Kämpfe in den Jahren 1941 bis 1944 empfindlich gestört. Nach Kriegsende wurde der Pazifikraum zu einer wichtigen Transitregion, und Guam zu einem militärischen Zentrum ausgebaut. Sowohl die Turbulenzen während der Besatzungszeit als auch die regen Austauschprozesse danach ermöglichten etlichen Spezies eine Ankunft auf der Insel, sodass sich Guams Flora und Fauna heute zu einem großen Teil aus eingeführten Arten zusammensetzt. Die „Global Invasive Species Database“ beziffert die Zahl aller auf die Insel eingeführten Pflanzen- und Tierarten auf 129.<sup>550</sup>

Die Invasion der Braunen Nachtbaumnatter liest sich wie eine einzigartige Erfolgsgeschichte beziehungsweise Katastrophe, je nachdem, aus welchem Blickwinkel man sie betrachtet. Die Einwanderung dieses für Guam destruktivsten Tieres und ihre zahlreichen negativen Auswirkungen stellen, auch wenn sie bis dato beispiellos in ihrer extremen Form sind, ein gutes Beispiel für menschlich verursachtes Artensterben auf Inseln und für das Substitut einheimischer Arten durch invasive dar. Ähnliche Katastrophen können sich auch in anderen Regionen wiederholen und sind durch immer noch wachsende Handelsströme und verstärkte Migrationen von Menschen und anderen Organismen auch wahrscheinlich. Nachdem einzelne Individuen der *Boiga irregularis* auf anderen Inseln gesichtet wurden, besteht die Gefahr, dass sich die Spezies auf manchen von ihnen etablieren kann, und dann ist mit dementsprechenden Störungen in den jeweiligen Umweltsystemen zu rechnen.

---

<sup>550</sup> Global Invasive Species Database, online unter <http://issg.org/database/species/search.asp?sts=sss&st=sss&fr=1&x=1&y=11&sn=&rn=Guam&hci=-1&ei=-1&lang=EN> (abgerufen am 30.11.17).

Guam selbst bleibt weiterhin stark gefährdet, da die Insel fast alle Lebensmittel, Baumaterialien und andere Güter importiert, und zwar meist aus Regionen, in denen Schlangen oder andere potentiell „gefährliche“ Organismen leben.<sup>551</sup> Zudem ist die Dichte der Beutetiere für Invasoren viel höher als anderswo. Hinzu kommt, dass eine weitere massive militärische Aufrüstung Guams geplant ist. US-Truppen, die etwa auf Okinawa stationiert waren, sollen verlegt werden.<sup>552</sup> Der Plan, 8000 Marinesoldaten nach Guam zu bringen, wurde aber unter anderem aufgrund von lokaler Opposition um Jahre verschoben.<sup>553</sup> Nun sollen ab 2024 etwa 5000 Soldaten auf Guam eintreffen.<sup>554</sup> Nicht zuletzt die im Sommer 2017 erfolgte Drohung Nordkoreas, Guam zu attackieren, intensivier- te Bestrebungen zu einem weiteren Ausbau der Anlagen und zum Schutz des US-amerikanischen Militärstützpunktes, trotz des Widerstandes vonseiten Einheimischer.<sup>555</sup> Die Konsequenz ist in jedem Fall ein Bevölkerungswachstum, und damit gibt es noch mehr Frachtverkehr. Dadurch steigt die Gefahr, blinde Passagiere zu befördern, noch weiter. Vermehrte menschliche Aktivität führt immer zu Störungen der natürlichen Systeme, die tierische oder pflanzliche Eindringlinge ausnützen. Nicht nur die ökologischen Schäden, die daraus resultieren, sind, sowohl auf Guam als auch weltweit, enorm. Vorbeugungs- und Bekämpfungsmaßnahmen verschlingen auf globaler Ebene Hunderte Millionen Dollar jährlich.

Biologische Invasionen sind ein komplexes Problem, das durch in Konflikt stehende soziale Werte und verschiedene involvierte Parteien erschwert wird.<sup>556</sup> Deutlich zu sehen ist dies auch am Beispiel Guams, wo in erster Linie die Interessen des US-Militärs und der Verteidigung von den Wünschen vieler Einheimischer und dem Umweltschutz abweichen.

Die katastrophalen Auswirkungen invasiver Spezies, allen voran die massiven Störungen des ökologischen Gleichgewichts durch die *Boiga irregularis*, sind anscheinend nicht Grund genug, um konsequente Maßnahmen zu ergreifen, die

---

<sup>551</sup> Rodda, Fritts, Chiszar, Disappearance, 571.

<sup>552</sup> Samantha S. Kahl, Scott E. Henke, Marc A. Hall u.a., Examining a Potential Brown Treesnake Transport Pathway. Shipments from Guam. In: Human-Wildlife Interactions, Vol. 6, Nr. 2 (2012), 204-211; 204.

<sup>553</sup> The Wall Street Journal: Military Expansion.

<sup>554</sup> Ebd.

<sup>555</sup> Ebd.

<sup>556</sup> Hui, Richardson, Invasion Dynamics, 303.

erstens die Schlangenpopulationen auf Guam signifikant reduzieren und zweitens die Ankunft der Reptilien an anderen Orten verhindern könnten. Durch die weiteren Expansionen der militärischen Anlagen stehen auch die Chancen für die Wiederansiedelung bedrohter Vögel schlecht, da natürliche Lebensräume immer mehr verschwinden.

Das Militär ist eine Gefahr für einheimische Arten, bietet ihnen aber andererseits auch Schutz, denn auf den Geländen ist der Zugang für Zivilpersonen beschränkt und natürliche Waldgebiete bleiben zum Teil erhalten. Jedoch werden den Spezies auch Habitate entzogen; dafür steigen Lärmpegel und Geruchsbeeinträchtigungen. Ferner darf nicht vergessen werden, dass einheimische Arten überhaupt oft erst durch militärische Aktivitäten in Bedrängnis geraten sind. Die Einwanderung der Braunen Nachtbaumnatter wurde durch den Transport von Militärgut und die Umsiedelung von Soldaten ermöglicht, genauso wie die Invasion einiger weiterer Arten auf Guam. Nicht nur als Militärstützpunkt, sondern auch als Handelszentrum und touristische Destination wird die Insel weiterhin ein willkommener Hafen für eindringende Spezies sein.

Auch wenn die Ankunft fremder Arten nicht immer verhindert werden kann, wären präventive Maßnahmen sehr erfolgversprechend, wenn man, um bei unserem Beispiel zu bleiben, etwa Transportgüter, die auf Guam eintreffen oder die Insel verlassen, rigoros kontrollieren würde.

Wo es für vorbeugende Maßnahmen zu spät ist, muss versucht werden, die Schädlinge einzudämmen. Auf Guam wurden zahlreiche Bekämpfungsprogramme wissenschaftlich getestet und stehen zur Kontrolle der Schlangenpopulationen zur Verfügung, werden aber häufig nur in unzureichender Weise angewandt. Selbst nach über einem halben Jahrhundert, in dem die Braune Nachtbaumnatter bereits auf Guam lebt, und 30 Jahre nach der Entdeckung ihrer dramatischen Auswirkungen auf die Inselbiota, mangelt es an der kontinuierlichen Finanzierung und Umsetzung von effektiven Kontrollprogrammen. Meiner Ansicht nach liegt dies im Grunde daran, dass wirtschaftliche und politische respektive militärische Interessen priorisiert werden und der Schutz von heimischen Arten, der regionalen Natur sowie des kulturellen Erbes der Chamorro das Nachsehen haben. Dabei wird scheinbar übersehen, dass die Auswirkungen invasiver Arten, insbesondere wenn sie so dramatisch wie auf Guam

sind, das ganze System betreffen, nicht nur die „Natur“, von der sich viele Menschen ja gerne abgrenzen und ausnehmen.

Wir haben in dieser Arbeit gesehen, dass Spezies wie die *Boiga irregularis* nicht nur das ökologische Gleichgewicht eines Umweltsystems aus der Balance bringen, sondern auch Haustiere und Menschen attackieren sowie Einbußen im Tourismus verursachen können.

Es scheint jedoch, als ob diese Verluste in Kauf genommen werden, um angeblich profitablere Ziele zu verfolgen, noch dazu, wenn damit argumentiert wird, dies geschehe zum Schutz US-amerikanischer Bürger vor „ausländischen Aggressionen“.

Wie komplex biologische Invasionen sind, welche vielschichtigen Auswirkungen sie im Speziellen auf Inseln zur Folge haben können, welche Möglichkeiten und Grenzen Maßnahmen zur Bekämpfung und Kontrolle mit sich bringen und wie sich divergierende Interessen in dieses Muster einfügen, das soll meine Masterarbeit am Beispiel Guams gezeigt haben.

## **IX. Literaturverzeichnis**

Henning Adersen, Research on Islands. Classic, Recent, and Prospective Approaches. In: Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995), 7-21.

Govindasamy Agoramoorthy, Minna J. Hsu, Ritual Releasing of Wild Animals Threatens Island Ecology. In: Human Ecology, Vol. 35, Nr. 2 (2007), 251-254.

Nicola Arcilla, Chang-Yong Choi, Kiyooki Ozaki u.a., Invasive Species and Pacific Island Bird Conservation. A Selective Review of Recent Research Featuring Case Studies of Swinhoe's Storm Petrel and the Okinawa and Guam Rail. In: Journal of Ornithology, Vol. 156, Nr. S1 (2015), 199-207.

Ian A. E. Atkinson, Introduced Animals and Extinctions. In: David Western, Mary C. Pearl (Hg.), Conservation for the Twenty-first Century (New York u.a. 1989), 54-75.

Ian A. E. Atkinson, The Spread of Commensal Species of Rattus to Oceanic Islands and their Effects on Island Avifaunas. In: P. J. Moors (Hg.), Conservation of Island Birds. Case Studies for the Management of Threatened Island Species (Bristol 1985), 35-81.

David K. A. Barnes, Invasions by Marine Life on Plastic Debris. In: Nature, Vol. 416, Nr. 6883 (2002), 808-809.

Dana M. Bergstrom, Arko Lucieer, Kate Kiefer u.a., Indirect Effects of Invasive Species Removal Devastate World Heritage Island. In: Journal of Applied Ecology, Vol. 46, Nr. 1 (2009), 73-81.

Tim M. Blackburn, Kevin J. Gaston, Biological Invasions and the Loss of Birds on Islands. Insights into the Idiosyncrasies of Extinction. In: Dov F. Sax,

John J. Stachowicz, Steven D. Gaines (Hg.), *Species Invasions. Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sunderland / MA 2005), 85-110.

Mansel G. Blackford, *Pathways to the Present. U.S. Development and Its Consequences in the Pacific* (Honolulu 2007).

Mark A. Blumler, *Invasive Species, in Geographical Perspective*. In: Andrew C. Millington, Mark A. Blumler, Udo Schickhoff (Hg.), *The SAGE Handbook of Biogeography* (London u.a. 2011), 510-527.

David Bramwell, *Introduction*. In: David Bramwell (Hg.), *Plants and Islands* (London u.a. 1979), 1-10.

David Bramwell (Hg.), *Plants and Islands* (London u.a. 1979).

Chris Bright, *Life Out of Bounds. Bioinvasion in a Borderless World* (London 1999).

Rainer F. Buschmann, Edward R. Slack Jr., James B. Tueller, *Navigating the Spanish Lake. The Pacific in the Iberian World, 1521-1898* (Honolulu 2014).

João Canning-Clode (Hg.), *Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions* (Warschau u.a. 2015).

João Canning-Clode, *General Introduction – Aquatic and Terrestrial Biological Invasions in the 21<sup>st</sup> Century*. In: João Canning-Clode (Hg.), *Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions* (Warschau u.a. 2015), 13-20.

Paul Carano, Pedro C. Sanchez, *A Complete History of Guam* (Tokio 1964).

James T. Carlton, The Scale and Ecological Consequences of Biological Invasions in the World's Oceans. In: Odd Terje Sandlund, Peter J. Schei, Åslaug Viken (Hg.), *Invasive Species and Biodiversity Management* (Dordrecht 1999), 195-212.

James T. Carlton, John W. Chapman, Jonathan B. Geller u.a., Tsunami-driven Rafting: Transoceanic Species Dispersal and Implications for Marine Biogeography. In: *Science*, Vol. 357, Nr. 6358 (2017), 1402-1406.

Sherwin Carlquist, *Island Biology* (New York 1974).

Sherwin J. Carlquist, *Island Life. A Natural History of the Islands of the World* (New York 1965).

Phillip Cassey, Miquel Vall-Llosera, Ellie Dyer u.a., The Biogeography of Avian Invasions. History, Accident and Market Trade. In: João Canning-Clode (Hg.), *Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions* (Warschau u.a. 2015), 37-54.

Gerardo Ceballos, Paul R. Ehrlich, Anthony D. Barnosky u.a., Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. In: *Science Advances*, Vol. 1, Nr. 5 (2015), Artikelnr: 1400253 (doi: 10.1126/sciadv.1400253).

Michelle T. Christy, Julie A. Savidge, Gordon H. Rodda, Multiple Pathways for Invasion of Anurans on a Pacific Island. In: *Diversity and Distributions*, Vol. 13, Nr. 5 (2007), 598-607.

Larry Clar, Peter J. Savarie, Efficacy of Aerial Broadcast Baiting in Reducing Brown Treesnake Numbers. In: *Human-Wildlife Interactions*, Vol. 6, Nr. 2 (2012), 212-221.

Peter Coates, Editorial Postscript. The Naming of Strangers in the Landscape. In: *Landscape Research*, Vol. 28, Nr. 1 (2003), 131-137.

Robert I. Colautti, Hugh J. MacIsaac, A Neutral Terminology to Define 'Invasive' Species. In: *Diversity and Distributions*, Vol. 10, Nr. 2 (2004), 135-141.

Paul J. Conry, Management of Feral and Exotic Game Species on Guam. In: *Transactions of the Western Section of the Wildlife Society*, Vol. 24 (1988), 26-30.

C. Barry Cox, Peter D. Moore, Richard J. Ladle, *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach* (Oxford u.a. 2016).

Franck Courchamp, Jean-Louis Chapuis, Michel Pascal, Mammal Invaders on Islands. Impact, Control, and Control Impact. In: *Biological Reviews*, Vol. 78, Nr. 3 (2003), 347-383.

Jeffrey A. Crooks, Lag Times and Exotic Species. The Ecology and Management of Biological Invasions in Slow-Motion. In: *Ecoscience*, Vol. 12, Nr. 3 (2005), 316-329.

Alfred W. Crosby, *The Columbian Exchange. Biological and Cultural Consequences of 1492* (Westport 1972).

Lawrence J. Cunningham, Janice J. Beatty, *A History of Guam* (Hawaii 2001).

Lawrence J. Cunningham, Janice J. Beatty, *Guam. A Natural History* (Hawaii 2001).

Philip J. Darlington, Carabidae of Mountains and Islands. Data on the Evolution of Isolated Faunas, and on Atrophy of Wings. In: *Ecological Monographs*, Vol. 13, Nr. 1 (1943), 37-61.

Mark A. Davis, *Invasion Biology* (Oxford 2009).

Mark A. Davis, J. Philip Grime, Ken Thompson, Fluctuating Resources in Plant Communities. A General Theory of Invasibility. In: *Journal of Ecology*, Vol. 88 (2000), 528-534.

Wayne Dawson, Dietmar Moser, Mark van Kleunen u.a., Global Hotspots and Correlates of Alien Species Richness Across Taxonomic Groups. In: *Nature Ecology and Evolution*, Vol. 1 (2017), 1-7.

Michael E. Dorcas, John D. Willson, *Invasive Pythons in the United States: Ecology of an Introduced Predator* (Athens / GA 2011).

Marjorie G. Driver, *The Account of Fray Juan Pobre's Residence in the Marianas 1602* (Mangilao 1989).

Gil L. Dryden, The Food and Feeding Habits of *Varanus indicus* on Guam. In: *Micronesia*, Vol. 2, Nr. 1 (1965), 73-76.

David C. Duffy, Paula Capece, Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 7. The Domestic Cat (*Felis catus*). In: *Pacific Science*, Vol. 66, Nr. 2 (2012), 173-212.

Friedrich Edelmayer, Der globale Transfer von Pflanzen und Tieren in der Neuzeit. In: Friedrich Edelmayer, Sven Tost (Hg.), *Flora und Fauna im globalen Kontext – eine Transfersgeschichte*. In *Memoriam Markus Cerman (Historische Sozialkunde 4, Wien 2015)*, 27-36.

Friedrich Edelmayer, Sven Tost (Hg.), *Flora und Fauna im globalen Kontext – eine Transfersgeschichte*. In *Memoriam Markus Cerman (Historische Sozialkunde 4, Wien 2015)*.

Les E. Ehler, Planned Introductions in Biological Control. In: Lev R. Ginzburg (Hg.), *Assessing Ecological Risks of Biotechnology* (Boston u.a. 1991), 21-39.

Uno Eliasson, Patterns of Diversity in Island Plants. In: Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function* (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995), 35-50.

Charles S. Elton, Animal Invaders. In: *The Times*, 6. Mai 1933, 1-2.

Charles S. Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (London 1958).

Charles S. Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. (Nachdruck, Chicago 2000).

Jannike Falk-Petersen, Thomas Bøhn, Odd Terje Sandlund, On the Numerous Concepts in Invasion Biology. In: *Biological Invasions*, Vol. 8, Nr. 6 (2006), 1409-1424.

Deidre K. Fontenot, Scott P. Terrell, Kevin Malakooti u.a., Health Assessment of the Guam Rail (*Gallirallus Owstoni*) Population in the Guam Rail Recovery Program. In: *Journal of Avian Medicine and Surgery*, Vol. 20, Nr. 4 (2006), 225-233.

F. Raymond Fosberg, Disturbance in Island Ecosystems. In: J. Linsley Gressitt (Hg.), *Pacific Basin Biogeography. A Symposium* (Honolulu 1963), 557-561.

F. Raymond Fosberg, The Vegetation of Micronesia. In: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. 119 (1960), 1-75.

Richard Frankham, Do Island Populations Have Less Genetic Variation Than Mainland Populations? In: *Hereditary*, Vol. 78, Nr. 3 (1997), 311-327.

Thomas H. Fritts, The Brown Tree Snake, *Boiga irregularis*, a Threat to Pacific Islands. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report, Vol. 88, Nr. 31 (Washington, D.C. 1988), 36 S.

Thomas H. Fritts, Gordon H. Rodda, The Role of Introduced Species in the Degradation of Island Ecosystems. A Case History of Guam. In: Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 291, Nr. 1 (1998), 113-140.

Bella S. Galil, Ferdinando Boero, Marnie L. Campbell u.a., 'Double Trouble'. The Expansion of the Suez Canal and Marine Bioinvasions in the Mediterranean Sea. In: Biological Invasions, Vol. 17, Nr. 4 (2015), 973-976.

Francisco García, SJ, Sanvitores in the Marianas. In: MARC Working Papers, Vol. 22 (Übers., 1980).

Kevin J. Gaston, John I. Spicer, Biodiversity. An Introduction (Oxford<sup>2</sup>2004).

Lev R. Ginzburg (Hg.), Assessing Ecological Risks of Biotechnology (Boston u.a. 1991).

Peter R. Grant, Epilogue and Questions. In: Peter R. Grant (Hg.), Evolution on Islands (Oxford u.a. 1998), 305-319.

Peter R. Grant (Hg.), Evolution on Islands (Oxford u.a. 1998).

Peter R. Grant, Patterns on Islands and Microevolution. In: Peter R. Grant (Hg.), Evolution on Islands (Oxford u.a. 1998), 1-17.

Peter R. Grant, Speciation. In: Peter R. Grant (Hg.), Evolution on Islands (Oxford u.a. 1998), 83-101.

J. Linsley Gressitt, Introduction. In: J. Linsley Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography. A Symposium (Honolulu 1963), 1-3.

J. Linsley Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography. A Symposium (Honolulu 1963).

J. Linsley Gressitt, C. M. Yoshimoto, Dispersal of Animals in the Pacific. In: J. Linsley Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography. A Symposium (Honolulu 1963), 283-292.

Christian E. Grue, Pesticides and the Decline of Guam's Native Birds. In: Nature, Vol. 316, Nr. 6026 (1985), 301.

Marcus Hall, Editorial. The Native, Naturalized and Exotic – Plants and Animals in Human History. In: Landscape Research, Vol. 28, Nr. 1 (2003), 5-9.

Thomas C. Hall, Operational Control of the Brown Tree Snake on Guam. In: Proceedings of the Seventeenth Vertebrate Pest Conference, Vol. 17 (1996), 234-240.

William L. Halvorson, Gloria J. Maender (Hg.), The Fourth California Islands Symposium. Update on the Status of Resources (Santa Barbara 1994).

Ned Hettinger, Exotic Species, Naturalisation, and Biological Nativism. In: Environmental Values, Vol. 10, Nr. 2 (2001), 193-224.

Garry Hill, David Greathead, Economic Evaluation in Classical Biological Control. In: Charles Perrings, Mark Williamson, Silvana Dalmazzone (Hg.), The Economics of Biological Invasions (Cheltenham u.a. 2000), 208-223.

Elden T. Holldorf, Shane R. Siers, Jonathan Q. Richmond u.a., Invaded Invaders. Infection of Invasive Brown Treesnakes on Guam by an Exotic Larval

Cestode with a Life Cycle Comprised of Non-Native Hosts. In: PLoS One, Vol. 10, Nr. 12 (2015), 1-39.

Cang Hui, David M. Richardson, *Invasion Dynamics* (Oxford 2017).

Philip E. Hulme, Trade, Transport and Trouble. Managing Invasive Species Pathways in an Era of Globalization. In: *Journal of Applied Ecology*, Vol. 46, Nr. 1 (2009), 10-18.

Michiko Intoh, Pigs in Micronesia. Introduction or Reintroduction by the Europeans? In: *Man and Culture in Oceania*, Vol. 2 (1986), 1-26.

David Jablonski, W. G. Chaloner, Extinctions in the Fossil Record (and Discussion). In: *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, Vol. 344, Nr. 1307 (1994), 11-17.

Mark Jaffe, *And No Birds Sing: The Story of an Ecological Disaster in a Tropical Paradise* (New York u.a. 1994).

J. Mark Jenkins, The Native Forest Birds of Guam. In: *Ornithological Monographs*, Vol. 31 (1983), 1-61.

Samantha S. Kahl, Scott E. Henke, Marc A. Hall u.a., Examining a Potential Brown Treesnake Transport Pathway. Shipments from Guam. In: *Human-Wildlife Interactions*, Vol. 6, Nr. 2 (2012), 204-211.

Attila Kalmar, David J. Currie, A Global Model of Island Biogeography. In: *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 15, Nr. 1 (2006), 72-81.

Kenneth Y. Kaneshiro, Evolution, Speciation, and the Genetic Structure of Island Populations. In: Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function* (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995), 23-33.

Bernhard Kegel, *Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen* (Zürich 1999).

Reuben B. Keller, David M. Lodge, Prevention. Designing and Implementing National Policy and Management Programs to Reduce the Risks from Invasive Species. In: Charles Perrings, Harold Mooney, Mark Williamson (Hg.), *Bioinvasions and Globalization. Ecology, Economics, Management, and Policy* (Oxford u.a. 2010), 220-234.

Alexander M. Kerr, Low Frequency of Stabilimenta in Orb Webs of *Argiope appensa* (Araneae: Araneidae) from Guam. An Indirect Effect of an Introduced Avian Predator. In: *Pacific Science*, Vol. 47, Nr. 4 (1993), 328-337.

David Lack, *Island Biology, Illustrated by the Land Birds of Jamaica* (Oxford 1976).

Björn Lardner, Robert N. Reed, Amy A. Yackel Adams, Selective Predation by Feral Cats on a Native Skink on Guam. In: *Reptiles and Amphibians*, Vol. 20, Nr. 1 (2013), 16-19.

Brendon M. H. Larson, An Alien Approach to Invasive Species. Objectivity and Society in Invasion Biology. In: *Biological Invasions*, Vol. 9, Nr. 8 (2007), 947-956.

Rebecca J. Laws, Dylan C. Kesler, A Bayesian Network Approach for Selecting Translocation Sites for Endangered Island Birds. In: *Biological Conservation*, Vol. 155 (2012), 178-185.

M. A. B. Lee, Distribution of Native and Invader Plant Species on the Island of Guam. In: *Biotropica*, Vol. 6, Nr. 3 (1974), 158-164.

William G. Lee, Islands. In: Daniel Simberloff, Marcel Rejmánek (Hg.), *Encyclopedia of Biological Invasions* (Berkeley 2011), 391-395.

David M. Lodge, Susan Williams, Hugh J. MacIsaac u.a., Biological Invasions. Recommendations for U.S. Policy and Management. In: *Ecological Applications*, Vol. 16, Nr. 6 (2006), 2035-2054.

Craig Loehle, Willis Eschenbach, Historic Bird and Terrestrial Mammal Extinction Rates and Causes. In: *Diversity and Distributions*, Vol. 18, Nr. 1 (2011), 84-91.

Gábor L. Lövei, Biodiversity. Global Change through Invasion. In: *Nature*, Vol. 388, Nr. 6643 (1997), 627-628.

Sarah Lowe, Michael Brown, Souyad Boudjelas u.a., 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A Selection from the Global Invasive Species Database. Published by *The Invasive Species Specialist Group (ISSG)* a Specialist Group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN) (2000), 12 S.

Robert H. MacArthur, Edward O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography* (Princeton 1967).

Michael Margolis, Jason F. Shogren, Carolyn Fischer, How Trade Politics Affect Invasive Species Control. In: *Ecological Economics*, Vol. 52, Nr. 3 (2005), 305-313.

Malcolm L. McCallum, Vertebrate Biodiversity Losses Point to a Sixth Mass Extinction. In: *Biodiversity and Conservation*, Vol. 24, Nr. 10 (2015), 2497-2519.

Michael J. McCoid, Thomas H. Fritts, Earl W. Campbell III, A Brown Tree Snake (*Boiga irregularis*) Sighting from Texas. In: *Texas Journal of Science*, Vol. 46, Nr. 4 (1994), 365-368.

Jeffrey A. McNeely, As the World Gets Smaller, the Chances of Invasion Grow. In: *Euphytica*, Vol. 148, Nr. 1 (2006), 5-15.

Félix M. Medina, Elsa Bonnaud, Eric Vidal u.a., A Global Review of the Impacts of Invasive Cats on Island Endangered Vertebrates. In: *Global Change Biology*, Vol. 17, Nr. 11 (2011), 3503-3510.

Nick Middleton, *The Global Casino. An Introduction to Environmental Issues* (London 42008).

Andrew C. Millington, Mark A. Blumler, Udo Schickhoff (Hg.), *The SAGE Handbook of Biogeography* (London u.a. 2011).

Wallace C. Mitchell, Verification of the Absence of Oriental Fruit and Melon Fruit Fly Following an Eradication Program in the Mariana Islands. In: *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, Vol. 23, Nr. 2 (1980), 239-243.

Harold A. Mooney, Elsa E. Cleland, The Evolutionary Impact of Invasive Species. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 98, Nr. 10 (2001), 5446-5451.

Aubrey Moore, Gillian W. Watson, Jesse Bamba, First Record of Eggplant Mealybug, *Coccidohystrix insolita* (Hemiptera: Pseudococcidae), on Guam. Potentially a Major Pest. In: *Biodiversity Data Journal* 2 (2014), Artikelnr.: 1042 (doi: 10.3897/BDJ.2.e1042).

P. J. Moors (Hg.), *Conservation of Island Birds. Case Studies for the Management of Threatened Island Species* (Bristol 1985).

Steffen Oppel, Brent M. Beaven, Mark Bolton u.a., Eradication of Invasive Mammals on Islands Inhabited by Humans and Domestic Animals. In: *Conservation Biology*, Vol. 25, Nr. 2 (2011), 232-240.

Robert T. Paine, A Note on Trophic Complexity and Community Stability. In: American Naturalist, Vol. 103, Nr. 929 (1969), 91-93.

Theodore S. Palmer, The Danger of Introducing Noxious Animals and Birds. In: Publications from USDA-ARS / UNL Faculty, Paper 1194 (1898), 87-110.

Gustav Paulay, *Metopograpsus oceanicus* (Crustacea: Brachyura) in Hawai'i and Guam. Another Recent Invasive? In: Pacific Science, Vol. 61, Nr. 2 (2007), 295-300.

Jonah H. Peretti, Nativism and Nature. Rethinking Biological Invasion. In: Environmental Values, Vol. 7, Nr. 2 (1998), 183-192.

Charles Perrings, Harold Mooney, Mark Williamson (Hg.), Bioinvasions and Globalization. Ecology, Economics, Management, and Policy (Oxford u.a. 2010).

Charles Perrings, Mark Williamson, Silvana Dalmazzone (Hg.), The Economics of Biological Invasions (Cheltenham u.a. 2000).

Gad Perry, Gordon H. Rodda, Brown Treesnake. In: Daniel Simberloff, Marcel Rejmánek (Hg.), Encyclopedia of Biological Invasions (Berkeley 2011), 78-80.

George D. Peterson Jr., Studies on Control of the Giant African Snail on Guam. In: Hilgardia, Vol. 26, Nr. 16 (1957), 643-658.

David Pimentel (Hg.), Biological Invasions. Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species (Boca Raton 2011).

David Pimentel, Environmental and Economic Costs Associated with Alien Invasive Species in the United States. In: David Pimentel (Hg.), Biological

Invasions. Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species (Boca Raton 2011), 411-430.

David Pimentel, Introduction. Nonnative Species in the World. In: David Pimentel (Hg.), Biological Invasions. Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species (Boca Raton 2011), 1-7.

William C. Pitt, Daniel Vice, Dana Lujan u.a., Freeing Islands from Rodents. Broadcast Rodenticides Help Native Species Recover. In: Wildlife Professional (2012), 33-34.

Gregory G. Pregill, David W. Steadman, The Prehistory and Biogeography of Terrestrial Vertebrates on Guam, Mariana Islands. In: Diversity and Distributions, Vol. 15, Nr. 6 (2009), 983-996.

Frank W. Preston, On Modeling Islands. Review the Theory of Island Biogeography by Robert H. MacArthur and Edward O. Wilson. In: Ecology, Vol. 49, Nr. 3 (1968), 592-594.

David Quammen, The Song of the Dodo. Island Biogeography in an Age of Extinction (New York 1996).

Gadi V.P. Reddy, Rosalie S. Kikuchi, Rangaswamy Muniappan, The Impact of *Cecidochares connexa* on *Chromolaena odorata* in Guam. In: Costas Zachariades, Lorraine W. Strathie, Rangaswamy Muniappan (Hg.), Proceedings of the Eighth International Workshop on Biological Control and Management of *Chromolaena odorata* and other Eupatorieae, Nairobi, Kenya, 1-2 November 2010 (Pretoria 2013), 128-133.

James D. Reichel, Gary J. Wiles, Phil O. Glass, Island Extinctions. The Case of the Endangered Nightingale Reed Warbler. In: The Wilson Bulletin, Vol. 104, Nr. 1 (1992), 44-54.

David M. Richardson (Hg.), Fifty Years of Invasion Ecology. The Legacy of Charles Elton (Hoboken / NJ u.a. 2011).

Jonathan Q. Richmond, James W. Stanford, Testing for Multiple Invasion Routes and Source Populations for the Invasive Brown Treesnake (*Boiga irregularis*) on Guam. Implications for Pest Management. In: Biological Invasions, Vol. 17, Nr. 1 (2015), 337-349.

Gordon H. Rodda, Thomas H. Fritts, David Chiszar, The Disappearance of Guam's Wildlife. New Insights for Herpetology, Evolutionary Ecology, and Conservation. In: BioScience, Vol. 47, Nr. 9 (1997), 565-574.

Gordon H. Rodda, Julie A. Savidge, Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 2. *Boiga irregularis*, the Brown Tree Snake (Reptilia: Colubridae). In: Pacific Science, Vol. 61, Nr. 3 (2007), 307-324.

Haldre S. Rogers, Eric R. Buhle, Janneke HilleRisLambers u.a., Effects of an Invasive Predator Cascade to Plants via Mutualism Disruption. In: Nature Communications, Vol. 8 (2017), Artikelnr.: 14557  
(doi:10.1038/ncomms14557).

Haldre S. Rogers, Janneke HilleRisLambers, Ross Miller u.a., 'Natural Experiment' Demonstrates Top-Down Control of Spiders by Birds on a Landscape Level. In: PLoS One, Vol. 7, Nr. 9 (2012), Artikelnr.: 43446  
(doi.org/10.1371/journal.pone.0043446).

Robert F. Rogers, Destiny's Landfall. A History of Guam (Honolulu 1995).

Christina M. Romagosa, Contribution of the Live Animal Trade to Biological Invasions. In: João Canning-Clode (Hg.), Biological Invasions in Changing Ecosystems. Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions (Warschau u.a. 2015), 116-134.

Odd Terje Sandlund, Peter J. Schei, Åslaug Viken (Hg.), *Invasive Species and Biodiversity Management* (Dordrecht 1999).

Peter J. Savarie, W. Scott Wood, Gordon H. Rodda u.a., *Effectiveness of Methyl Bromide as a Cargo Fumigant for Brown Tree Snakes*. In: *International Biodeterioration & Biodegradation*, Vol. 56, Nr. 1 (2005), 40-44.

Julie A. Savidge, *Extinction of an Island Forest Avifauna by an Introduced Snake*. In: *Ecology*, Vol. 68, Nr. 3 (1987), 660-668.

Julie A. Savidge, *The Ecological and Economic Impacts of an Introduced Snake on Guam and its Threat to other Pacific Islands*. In: *PLES*, Vol. 3 (1987), 29-34.

Julie A. Savidge, *The Role of Disease and Predation in the Decline of Guam's Avifauna* (Dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign 1986).

Julie A. Savidge, Thomas F. Seibert, *An Infrared Trigger and Camera to Identify Predators at Artificial Nests*. In: *The Journal of Wildlife Management*, Vol. 52, Nr. 2 (1988), 291-294.

Dov F. Sax, Steven D. Gaines, *Species Invasions and Extinction. The Future of Native Biodiversity on Islands*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 105, Nr. 1 (2008), 11490-11497.

Dov F. Sax, Steven D. Gaines, James H. Brown, *Species Invasions Exceed Extinctions on Islands Worldwide. A Comparative Study of Plants and Birds*. In: *The American Naturalist*, Vol. 160, Nr. 6 (2002), 766-783.

Dov F. Sax, Steven D. Gaines, John J. Stachowicz, *Introduction*. In: Dov F. Sax, John J. Stachowicz, Steven D. Gaines (Hg.), *Species Invasions. Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sunderland / MA 2005), 1-7.

Dov F. Sax, John J. Stachowicz, Steven D. Gaines (Hg.), Species Invasions. Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography (Sunderland / MA 2005).

Ilse Schreiner, Donald Nafus, Accidental Introductions of Insect Pests to Guam, 1945-1985. In: Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, Vol. 27 (1986), 45-52.

Alvin Seale, Report of a Mission to Guam (Honolulu 1901).

Hanno Seebens, Tim M. Blackburn, Ellie E. Dyer u.a., No Saturation in the Accumulation of Alien Species Worldwide. In: Nature Communications, Vol. 8 (2017), 1-9.

Thomas F. Seibert, Biological Control of the Weed, *Chromolaena odorata* [Asteraceae], by *Pareuchaetes pseudoinsulata* [Lep.: Arctiidae] on Guam and the Northern Mariana Islands. In: Entomophaga, Vol. 34, Nr. 4 (1989), 531-539.

Greg Sherley (Hg.), Invasive Species in the Pacific. A Technical Review and Draft Regional Strategy. South Pacific Regional Environmental Programme (Apia u.a. 2000).

Greg Sherley, Sarah Lowe, Towards a Regional Invasive Species Strategy for the South Pacific. Issues and Option. In: Greg Sherley (Hg.), Invasive Species in the Pacific. A Technical Review and Draft Regional Strategy. South Pacific Regional Environmental Programme (Apia u.a. 2000), 7-18.

Aaron B. Shiels, William C. Pitt, Robert T. Sugihara u.a., Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 11. *Rattus rattus*, the Black Rat (Rodentia: Muridae). In: Pacific Science, Vol. 68, Nr. 2 (2014), 145-184.

Daniel Simberloff, Charles Elton. Neither Founder nor Siren, but Prophet. In: David M. Richardson (Hg.), Fifty Years of Invasion Ecology. The Legacy of Charles Elton (Hoboken / NJ u.a. 2011), 11-24.

Daniel Simberloff, Confronting Introduced Species. A Form of Xenophobia? In: Biological Invasions, Vol. 5, Nr. 3 (2003), 179-192.

Daniel Simberloff, Extinction-Proneness of Island Species – Causes and Management Implications. In: The Raffles Bulletin of Zoology, Vol. 48, Nr. 1 (2000), 1-9.

Daniel Simberloff, Foreword. In: Charles S. Elton, The Ecology of Invasions by Animals and Plants. (Nachdruck, Chicago 2000), vii-xiv.

Daniel Simberloff, Keynote Address. Conservation Biology and the Unique Fragility of Island Ecosystems. In: William L. Halvorson, Gloria J. Maender (Hg.), The Fourth California Islands Symposium. Update on the Status of Resources (Santa Barbara 1994), 1-8.

Daniel Simberloff, Keystone Species and Community Effects of Biological Introductions. In: Lev R. Ginzburg (Hg.), Assessing Ecological Risks of Biotechnology (Boston u.a. 1991), 1-19.

Daniel Simberloff, We Can Eliminate Invasions or Live With Them. Successful Management Projects. In: Biological Invasions, Vol. 11, Nr. 1 (2009), 149-157.

Daniel Simberloff, Why Do Introduced Species Appear to Devastate Islands More Than Mainland Areas? In: Pacific Science, Vol. 49, Nr. 1 (1995), 87-97.

Daniel Simberloff, Betsy Von Holle, Positive Interactions of Nonindigenous Species. Invasional Meltdown? In: Biological Invasions, Vol. 1, Nr. 1 (1999), 21-32.

Daniel Simberloff, Marcel Rejmánek (Hg.), *Encyclopedia of Biological Invasions* (Berkeley 2011).

Hanne Skovgaard Mortensen, Yoko Luise Dupont, Jens M. Olesen, A Snake in Paradise. Disturbance of Plant Reproduction Following Extirpation of Bird Flower-Visitors on Guam. In: *Biological Conservation*, Vol. 141, Nr. 8 (2008), 2146-2154.

Daniel Sol, Are Islands More Susceptible to be Invaded Than Continents? Birds Say No. In: *Ecography*, Vol. 23, Nr. 6 (2000), 687-692.

Michael Springborn, Christopher Costello, Peyton Ferrier, Optimal Random Exploration for Trade-related Nonindigenous Species Risk. In: Charles Perrings, Harold Mooney, Mark Williamson (Hg.), *Bioinvasions and Globalization. Ecology, Economics, Management, and Policy* (Oxford u.a. 2010), 127-144.

John J. Stachowicz, David Tilman, Species Invasions and the Relationship between Species Diversity, Community Saturation, and Ecosystem Functioning. In: Dov F. Sax, John J. Stachowicz, Steven D. Gaines (Hg.), *Species Invasions. Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sunderland / MA 2005), 41-64.

David W. Steadman, Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds. Biodiversity Meets Zooarchaeology. In: *Science*, Vol. 267, Nr. 5201 (1995), 1123-1131.

Will Steffen, Paul J. Crutzen, John R. McNeill, The Anthropocene. Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature? In: *Ambio*, Vol. 36, Nr. 8 (2007), 614-621.

L. F. Steiner, W. V. Mitchell, E. J. Harris u.a., Oriental Fruit Fly Eradication by Male Annihilation. In: Journal of Economic Entomology, Vol. 58, Nr. 5 (1965), 961-964.

Banu Subramaniam, The Aliens Have Landed! Reflections on the Rhetoric of Biological Invasions. In: Meridians: Feminism, Race, Transnationalism, Vol. 2, Nr. 1 (2001), 26-40.

Shinji Sugiura, Yuichi Yamaura, Potential Impacts of the Invasive Flatworm *Platydemus manokwari* on Arboreal Snakes. In: Biological Invasions, Vol. 11, Nr. 3 (2009), 737-742.

George H. H. Tate, Bats from the Pacific Islands, Including a new Fruit Bat from Guam. In: American Museum Novitates, Nr. 713 (1934), 1-3.

Edward Tenner, Die Tücken der Technik. Wenn Fortschritt sich rächt (Frankfurt a. M. 1997).

Robert F. Thorne, Biotic Distribution Patterns in the Tropical Pacific. In: Linsley Gressitt (Hg.), Pacific Basin Biogeography. A Symposium (Honolulu 1963), 311-350.

David R. Towns, Ian A. E. Atkinson, Charles H. Daugherty, Have the Harmful Effects of Introduced Rats on Islands Been Exaggerated? In: Biological Invasions, Vol. 8, Nr. 4 (2006), 863-891.

Jason van Driesche, Roy van Driesche, Nature Out of Place. Biological Invasions in the Global Age (Washington, D.C. 2000).

Mark van Kleunen, Wayne Dawson, Franz Essl u.a., Global Exchange and Accumulation of Non-Native Plants. In: Nature 525 (2015) 100-103.

Peter M. Vitousek, Henning Adersen, Lloyd L. Loope, Introduction – Why Focus on Islands? In: Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function* (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995), 1-4.

Peter M. Vitousek, Lloyd L. Loope, Henning Adersen (Hg.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function* (Ecological Studies 115, New York u.a. 1995).

Scott R. Vogt, Laura L. Williams, *Common Flora and Fauna of the Mariana Islands* (Saipan 2004).

Alfred R. Wallace, *Island Life. Or, The Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates* (London 1880).

Alfred R. Wallace, *Natural Selection and Tropical Nature. Essays on Descriptive and Theoretical Biology* (London, New York 1891).

Alfred R. Wallace, *The Geographical Distribution of Animals. With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface* (London 1876).

Gian-Reto Walther, Alain Roques, Philip E. Hulme u.a., *Alien Species in a Warmer World. Risks and Opportunities*. In: *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 24, Nr. 12 (2009), 686-693.

Charles R. Warren, *Perspectives on the 'Alien' versus 'Native' Species Debate. A Critique of Concepts, Language and Practice*. In: *Progress in Human Geography*, Vol. 31, Nr. 4 (2007), 427-446.

David Western, Mary C. Pearl (Hg.), *Conservation for the Twenty-first Century* (New York u.a. 1989).

Robert J. Whittaker, José María Fernández-Palacios, *Island Biogeography. Ecology, Evolution, and Conservation* (Oxford 2007).

Andrew S. Wiewel, Amy A. Yackel Adams, Gordon H. Rodda, *Distribution, Diversity, and Biomass of Introduced Small Mammals in the Southern Mariana Islands*. In: *Pacific Science*, Vol. 63, Nr. 2 (2009), 205-222.

Gary J. Wiles, *A Checklist of the Birds and Mammals of Micronesia*. In: *Micronesica*, Vol. 38, Nr. 1 (2005), 141-189.

Gary J. Wiles, *Decline of a Population of Wild Seeded Breadfruit (Artocarpus mariannensis) on Guam, Mariana Islands*. In: *Pacific Science*, Vol. 59, Nr. 4 (2005), 509-522.

Gary J. Wiles, *The Status of Fruit Bats on Guam*. In: *Pacific Science*, Vol. 41, Nr. 1-4 (1987), 148-157.

Gary J. Wiles, Jonathan Bart, Robert E. Beck Jr. u.a., *Impacts of the Brown Tree Snake. Patterns of Decline and Species Persistence in Guam's Avifauna*. In: *Conservation Biology*, Vol. 17, Nr. 5 (2003), 1350-1360.

Gary J. Wiles, Donald W. Buden, David J. Worthington, *History of Introduction, Population Status, and Management of Philippine Deer (Cervus mariannus) on Micronesian Islands*. In: *Mammalia*, Vol. 63, Nr. 2 (1999), 193-215.

Gary J. Wiles, David H. Woodside, *History and Population Status of Guam Swiftlets on O'ahu, Hawai'i*. In: *'Elepaio*, Vol. 59, Nr. 7 (1999), 57-61.

Mark Williamson, *Explaining and Predicting the Success of Invading Species at Different Stages of Invasions*. In: *Biological Invasions*, Vol. 8, Nr. 7 (2006), 1561-1568.

Mark Williamson, Guest Editorial. The MacArthur and Wilson Theory Today. True but Trivial. In: Journal of Biogeography, Vol. 16, Nr. 1 (1989), 3-4.

Mark Williamson, K. C. Brown, The Analysis and Modelling of British Invasions. In: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 314, Nr. 1167 (1986), 505-522.

Edward O. Wilson, Diversity of Life (Cambridge / MA 1992).

Mark Woods, Paul V. Moriarty, Strangers in a Strange Land. The Problem of Exotic Species. In: Environmental Values, Vol. 10, Nr. 2 (2001), 163-191.

David H. Wright, Species-Energy Theory. An Extension of Species-Area Theory. In Oikos, Vol. 41 (1983), 496-506.

Costas Zachariades, Lorraine W. Strathie, Rangaswamy Muniappan (Hg.), Proceedings of the Eighth International Workshop on Biological Control and Management of *Chromolaena odorata* and other Eupatorieae, Nairobi, Kenya, 1-2 November 2010 (Pretoria 2013).

Lainie Zarones, Adrienne Sussman, John M. Morton u.a., Population Status and Nest Success of the Critically Endangered Mariana Crow *Corvus kubaryi* on Rota, Northern Mariana Islands. In: Bird Conservation International, Vol. 25, Nr. 2 (2015), 220-233.

Erika S. Zavaleta, Richard J. Hobbs, Harold A. Mooney, Viewing Invasive Species Removal in a Whole-Ecosystem Context. In: Trends in Ecology and Evolution, Vol. 16, Nr. 8 (2001), 454-459.

## X. Internetquellen

Aquarium of the Pacific: Guam Kingfisher, online unter [http://www.aquariumofpacific.org/onlinelearningcenter/species/guam\\_kingfisher](http://www.aquariumofpacific.org/onlinelearningcenter/species/guam_kingfisher) (abgerufen am 30.11.17).

Central Intelligence Agency: The World Factbook: Australia-Oceania: Guam: People and Society: Ethnic Groups, online unter <https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/geos/gq.html> (abgerufen am 30.11.17).

Federal Register: The Daily Journal of the United States Government: Draft Revised Recovery Plan for the Aga or Mariana Crow (*Corvus kubaryi*): A Notice by the Fish and Wildlife Service on 01/11/2006, online unter <https://www.federalregister.gov/documents/2006/01/11/E6-143/draft-revised-recovery-plan-for-the-aga-or-mariana-crow-corvus-kubaryi> (abgerufen am 30.11.17).

Global Invasive Species Database, online unter <http://issg.org/database/species/search.asp?sts=sss&st=sss&fr=1&x=1&y=11&sn=&rn=Guam&hci=-1&ei=-1&lang=EN> (abgerufen am 30.11.17).

Hawaii Invasive Species Council: Brown Tree Snake, online unter <https://dlnr.hawaii.gov/hisc/info/invasive-species-profiles/brown-tree-snake/> (abgerufen am 30.11.17).

Mother Nature Network: 12 Surprising Flightless Birds, online unter <https://www.mnn.com/earth-matters/animals/photos/12-surprising-flightless-birds/guam-rail> (abgerufen am 30.11.17).

Rare: Endemic Guam Rail Reintroduced onto Guam after two Decades of Extinction in the Wild, online unter [https://www.rare.org/stories/endemic-guam-](https://www.rare.org/stories/endemic-guam-rail)

rail-reintroduced-guam-after-two-decades-extinction-wild#.WdOGm9FCRdg (abgerufen am 30.11.17).

Smithsonian's National Zoo & Conservation Biology Institute: Earth Optimism: Returning Guam Rails to the Wild, online unter <https://nationalzoo.si.edu/center-for-species-survival/news/earth-optimism-returning-guam-rails-wild> (abgerufen am 30.11.17).

Smithsonian's National Zoo & Conservation Biology Institute: Guam Kingfisher, online unter <https://nationalzoo.si.edu/animals/guam-kingfisher> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Corvus kubaryi*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22705959/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Hypotaenidia owstoni*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22692441/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Myiagra freycineti*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22707354/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Pteropus mariannus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/18737/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Pteropus tokudae*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/18763/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Rhipidura rufifrons*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/103710458/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Todiramphus cinnamominus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/22725862/0> (abgerufen am 30.11.17).

The IUCN Red List of Threatened Species: *Zosterops conspicillatus*, online unter <http://www.iucnredlist.org/details/103889155/0> (abgerufen am 30.11.17).

The National Aviary: Guam Kingfisher, online unter <https://www.aviary.org/animals/Guam-Kingfisher> (abgerufen am 30.11.17).

The Wall Street Journal: North Korea Threat Enlivens Opposition to U.S. Military Expansion on Guam, online unter <https://www.wsj.com/articles/north-korean-threat-spurs-an-identity-crisis-on-guam-1503048603> (abgerufen am 30.11.17).

Triton`s Call: University of Guam Campus Newspaper: Dealing with the Stray Animal Population, online unter <http://tritonscall.com/dealing-stray-animal-population/> (abgerufen am 30.11.17).

United States Department of Agriculture: Natural Resources Conservation Service: Introduced, Invasive, and Noxious Plants, online unter <https://plants.usda.gov/java/noxious?rptType=Federal> (abgerufen am 30.11.17).

U.S. Department of State: Case Study: Brown Tree Snake, online unter <https://2001-2009.state.gov/g/oes/ocns/inv/cs/2309.htm> (abgerufen am 30.11.17).

U.S. Fish and Wildlife Service: Fish and Aquatic Conservation: Injurious Wildlife, online unter <https://www.fws.gov/injuriouswildlife/> (abgerufen am 30.11.17).

U.S. Fish & Wildlife Service: Pacific Islands Fish and Wildlife Office: Endangered Species in the Pacific Islands: Guam Rail, online unter <https://www.fws.gov/pacificislands/fauna/guamrail.html> (abgerufen am 30.11.17).

## **XI. Abstract**

Biological invasions are nowadays acknowledged as being a major threat to our modern globalized world and recognized as a leading cause of animal and plant extinctions. Particularly islands are affected by non-native species, and Guam is one of the most extreme examples.

After providing some theoretical background on definitions, dynamics and hypotheses in invasion biology, a short historical overview makes obvious that the rate of biological invaders has accelerated enormously, especially in the last centuries.

As can be seen in the further course of the master thesis, biodiversity is neither distributed homogeneously on earth, nor are so-called “alien” species. Unambiguously, islands host far more introduced animals and plants than continents. In addition, the rates of extinction are exorbitantly high on islands. Therefore, the insular vulnerability is scrutinized.

The studied area, the island of Guam, is introduced by presenting its geography, demography, politics and history very briefly. It is not the purpose of this work to provide a full list of all introduced species on the island, but to highlight some of them and their influence on Guam’s nature. Most emphasis is put on the brown tree snake, the most destructive species. Arriving on Guam as a stowaway in the 20<sup>th</sup> century, it became the protagonist in an unprecedented story, being not only responsible for the extinction and extirpation of almost the entire avifauna and the decline of other animals native to Guam, but also causing economic damage and health risks for humans. Different measures taken to combat this invader are also depicted, followed by a brief description of current U.S. policy regarding biological invasions. The conclusion consists of a recap of certain aspects, the mention of current threats and a comment on the management of invasive species on Guam.

## **XII. Eidesstattliche Erklärung**

Ich erkläre hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht.

Die Arbeit wurde bisher in gleicher oder ähnlicher Form keiner anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und auch noch nicht veröffentlicht.

Wien, Januar 2018