

Spitzbergen und Südgeorgien: Ein ökologischer Vergleich*

Hermann Remmert

Abstract: At first view Svalbard (Spitzbergen) and South Georgia are very similar in geographic and biological appearance. A close examination reveals significant differences, which are explained in terms of different geographic latitude (and therefore different abiotic conditions), different history and different distance from the nearest continent.

Spricht man von Inseln der Polargebiete, so werden Spitzbergen und Südgeorgien in einem Atemzug genannt. Obwohl Spitzbergen fast 15mal so groß ist wie Südgeorgien, erscheint diese Gleichsetzung durchaus berechtigt. Beide Inseln liegen an der Grenze von kalten polaren und warmen Meeresströmungen. Beide werden im Winter vom Eis umschlossen und sind - zumindest über weite Bereiche - im Sommer eisfrei. Beide sind typische Beispiele für frühere, sehr reiche Vorkommen von Walen und Robben und für die auf Spitzbergen (schon um 1700) und auf Südgeorgien (1900-1950) erfolgte Vernichtung sehr großer Walbestände. Das Meer um die Inseln ist überaus nahrungsreich. Das resultiert in einer quantitativ wie qualitativ reichen Seevogelfauna. Die von den Bergen ausgehenden Gletscher reichen auf beiden Inselgruppen vielfach bis ins Meer hinunter; Die Vegetation ist eine echte Tundra ohne jeden Baumwuchs. Auf vielen Photos ist daher nicht ohne weiteres erkennbar, ob das Bild eine Landschaft Spitzbergens oder Südgeorgiens zeigt (Abb. 1).

Ganz verschieden ist jedoch die geographische Lage, ist die Entfernung zum Pol. Spitzbergen reicht bis auf 1.000 km an den Nordpol heran. Es geht über 80° nördlicher Breite hinauf. Südgeorgien dagegen liegt bei etwa 54° südlicher Breite - das entspricht etwa der geographischen Breite von Kiel. Diese unterschiedliche geographische Lage sollte eigentlich trotz aller Ähnlichkeiten zu sehr verschiedenen Klimaten führen. Die zunächst erfolgte Gleichsetzung wird so in Frage gestellt.

Die während der Tagesstunden im Sommer pro Zeiteinheit auf dem Boden ankommende Strahlung ist auf Südgeorgien unvergleichlich viel stärker als auf Spitzbergen, da die Sonne wesentlich höher am Horizont steht. Somit können die Sommertemperaturen in geschützten Buchten sehr häufig während des Tages 20° übersteigen. Nachts aber sinkt die Quecksilbersäule infolge der Ausstrahlung nicht selten in die Nähe des Gefrierpunktes ab. Großflächige Eisbildung während der Nacht auf den Seen und selbst auf vom Süßwasser beeinflussten Meeresbuchten ist daher schon im Januar keine Seltenheit. In Spitzbergen dagegen geht die Sonne während der Sommermonate nicht unter. Die Einstrahlung am Tage ist geringer (da die Sonne nur niedrig über dem Horizont steht), auf der anderen Seite erfolgt keine Abkühlung während der Nachtstunden, und so resultiert eine außerordentliche gleichmäßige Temperatur. Der Tagesgang der Temperatur ist in Südgeorgien also viel stärker ausgeprägt als auf Spitzbergen. Entsprechendes gilt für den Winter, wo auf Spitzbergen über mehrere Monate die Einstrahlung mit Null anzusetzt.

* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zum 70. Geburtstag gewidmet.



Abb. 1a: Spitzbergen
Küste Spitzbergens
Tundra Spitzbergens
Rentier auf Spitzbergen

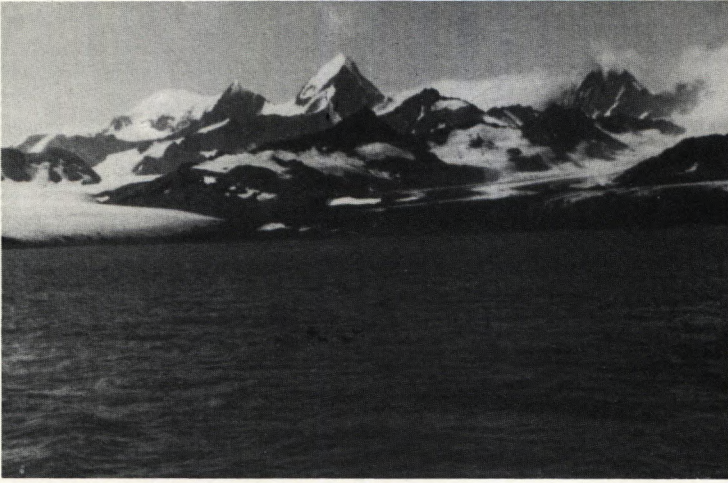


Abb. 1b: Südgeorgien
Küste Südgeorgiens
Tundra Südgeorgiens
Tussockgras im Flußmündungsgebiet mit Suhlen von See-Elefanten

zen ist, während in Südgeorgien tagsüber regelmäßig die Sonne scheint. Daraus resultieren unterschiedliche Jahresmitteltemperaturen und sehr unterschiedlich lange Vegetationszeiten (auf Spitzbergen etwa 2 Monate, auf Südgeorgien etwa 6 Monate); daraus resultiert auch, daß Spitzbergen ein typisches Permafrostgebiet ist, während es auf Südgeorgien keinen Dauerfrostboden gibt. Wegen des fehlenden Dauerfrostes fließen in Südgeorgien auch die kleineren Bäche den ganzen Winter über. Auf Spitzbergen liefern die Gletscher im Winter kein Wasser mehr, die Bäche gefrieren, nur wenige Flüsse und größere Seen können noch Wasser enthalten (Abb. 2, 3).

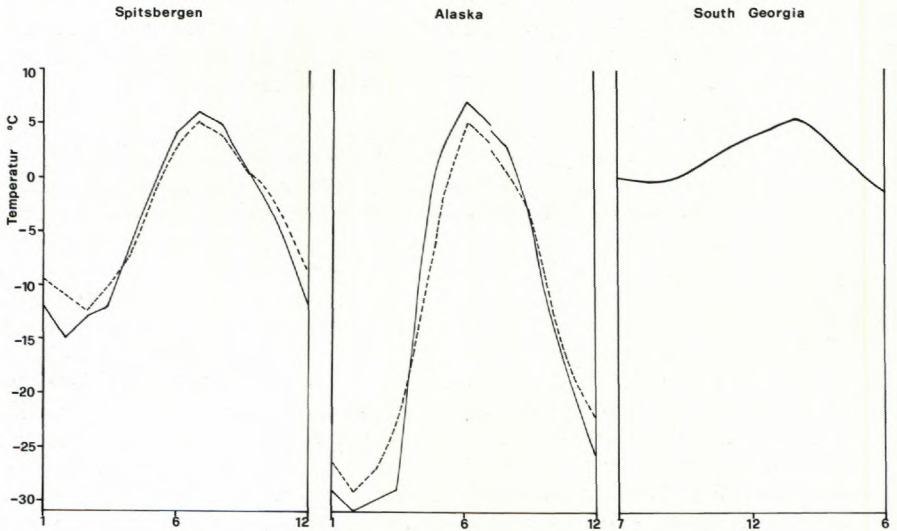


Abb. 2: Einstrahlung im Verlauf eines Sommertages auf Südgeorgien (oben; Januar 1981) und Spitzbergen (unten; Juli 1975, Daten von Brzoska).

Diese Verhältnisse werden durch Niederschläge modifiziert. Südgeorgien erhält im Jahresdurchschnitt 1.500 mm Niederschlag, während Spitzbergen bereits zum arktischen Trockengebiet gehört. Nur an der Westküste Spitzbergens kann man mit stärkeren Niederschlägen rechnen - im ganzen aber erreichen die Niederschläge wohl nie mehr als 350 mm im Jahr. Viele Gebiete Westspitzbergens haben zwar vielfach eine Wolkendecke, aus der manchmal ein dünner Sprühregen fällt, der jedoch quantitativ wenig bringt. So ist in vielen Gebieten die Erreichbarkeit von Wasser ein Schlüsselfaktor für das Gedeihen von Pflanzen. Die sehr starke Wolkenbedeckung hemmt die theoretisch mögliche Strahlung auf Südgeorgien und so liegen die Durchschnittstemperaturen des südgeorgischen Sommers kaum höher als die von Spitzbergen, wenn es auch tagsüber immer wärmer, nachts aber immer kälter ist als auf der nördlichen Insel.

Bei genauerer Betrachtung sind also sehr charakteristische Unterschiede zwischen den Klimaten Spitzbergens und Südgeorgiens gegeben. Aus diesen klimatischen Differenzen lassen sich eine Reihe von theoretischen Schlußfolgerungen über die Pflanzen- und Tierwelt ableiten.

- a) Auf Südgeorgien sollte die lange Vegetationsperiode, die hohe Einstrahlung während der Tagesstunden und die gute Verfügbarkeit von Wasser das Pflanzenwachstum begünstigen und eine hohe Produktivität von Gefäßpflanzen ermöglichen. Die Produktivität sollte daher deutlich höher sein als auf Spitzbergen, wo Wasser ein Minimumfaktor ist, wo die Vegetationszeit nur knapp zwei Monate beträgt und wo die Einstrahlung zwar pro Tag genau so hoch sein kann wie auf Südgeorgien, wo diese Einstrahlung aber wegen einer Ruheperiode der Pflanzen nicht voll genutzt werden kann. Bei wechselwarmen Landtieren sollte auf Südgeorgien die tagesperiodisch schwankende

Temperatur (REMMERT 1980 a) und die lange jährliche Vegetationsperiode zu höheren Wachstums(= Produktions-)leistungen führen als auf Spitzbergen. Da die mittlere Luftfeuchtigkeit als gleich anzusetzen ist, und die mittlere Größe epigäischer wechselwarmer Landtiere von der Luftfeuchtigkeit, von der Temperatur und von der Länge der Vegetationsperiode bestimmt wird (REMMERT 1981), sollte die Tiergröße auf Südgeorgien ein wenig höher liegen als auf Spitzbergen.

- b) Die aufgrund des Dauertages im Sommer und der Dauernacht im Winter auf Spitzbergen oft gestellte Frage nach dem Tagesrhythmus von Pflanzen und Tieren dürfte aufgrund der Arbeiten von Krüll (REMMERT 1980 b), die die im Tageslauf wechselnde spektrale Zusammensetzung des Lichtes als Zeitgeber nachwies, erledigt sein. Hier liegt also kein prinzipieller Unterschied zwischen Spitzbergen und Südgeorgien vor, die „Nacht“ auf Spitzbergen ist daher lediglich kürzer.
- c) Diese theoretische Konstruktion der Ökosysteme Spitzbergens und Südgeorgiens wird durch die Tatsache kompliziert, daß Südgeorgien vom nächsten Festland wesentlich weiter entfernt liegt als Spitzbergen. Die nächste Verbindung von Spitzbergen zu einer größeren Landmasse beträgt etwa 300 km (nach Grönland) und etwa 500 km (nach Norwegen). Mit dem kalten Polarstrom kommen zudem regelmäßig große Mengen Treibholz von Sibirien nach Spitzbergen und mit diesem Treibholz werden Tiere transportiert. Mit Luftströmungen gelangen in jedem Sommer große Mengen von Insekten (besonders Blattläuse von Nadelwäldern) nach Spitzbergen. Schließlich transportiert auch der von Süden kommende warme Golfstrom Tiere mit sich (der Staphylinide *Micralymma marinum* scheint ein solches Golfstromtier zu sein). Nichts von alledem gilt für Südgeorgien: es ist vom nächsten Land (Südspitze Südamerikas) über 2.000 km entfernt; kein Meeresstrom und kein Wind erleichtert den Transport von Pflanzen und Tieren zu dieser Insel. Entsprechend der Inseltheorie von McArthur ist daher eine sehr geringe Artenzahl auf Südgeorgien im Vergleich zu Spitzbergen zu erwarten. Diese Voraussage wird noch verstärkt durch die geringe

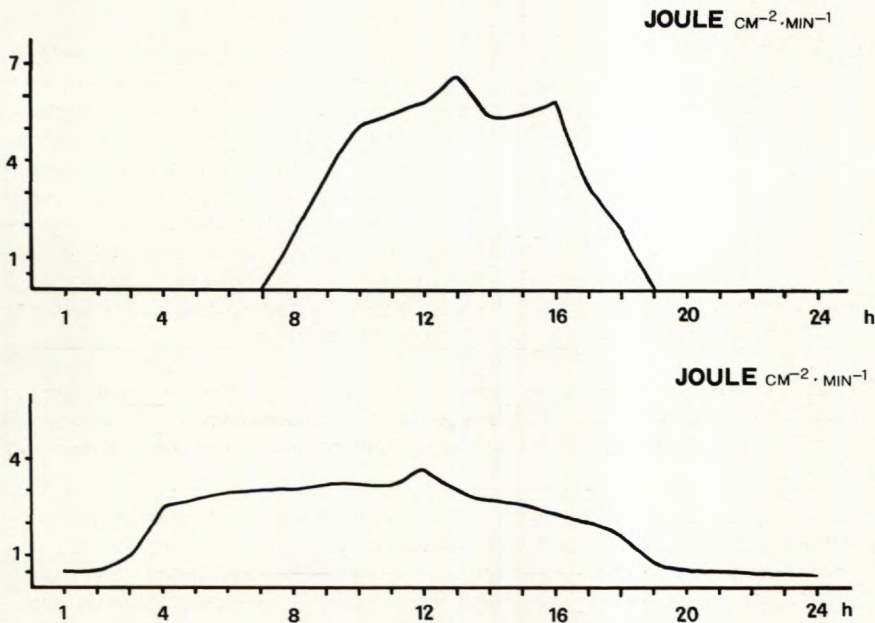


Abb. 3: Jahresgang der Temperatur in Alaska (— Prudhoe, --- Barrow), Spitzbergen (— Longyearbyen, --- Kap Linné) und Südgeorgien (Grytviken) (in Anlehnung an REMMERT 1980 b).

Größe Südgeorgiens. Allerdings hat Südgeorgien eine sehr viel stabilere Geschichte als Spitzbergen: seit dem Tertiär hat sich hier offenbar das Klima nicht sehr wesentlich geändert, und so könnten geringe Größe und große Entfernung vom nächsten Festland teilweise kompensiert werden. Eine geringere Artenzahl sollte zu einer größeren Nischenbreite, zu einer breiteren ökologischen Valenz von Pflanzen und Tieren führen.

Der reale Befund bestätigt diese Vorhersagen. Während auf Spitzbergen wohl nur eine Blütenpflanze als endemisch anzusehen ist (*Ranunculus spitzbergensis* - RÖNNING 1966) und die Spitzbergenrassen des Rentieres eine klar abgegrenzte eigene Form darstellt (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), sind die Organismen Südgeorgiens zu einem erheblichen Teil endemisch. Das gilt für die Landvögel - einen Pieper (*Anthus antarcticus*) und eine Ente (*Anas georgiae*), bei denen allerdings wahrscheinlich ist, daß sie nur subspezifisch von ihren südamerikanischen Verwandten verschieden sind. Stärker abgewandelt sind offenbar die Käfer, die den auffälligsten Teil der Insektenfauna Südgeorgiens darstellt (Tab. 1).

Tab. 1: Pflanzen und Tiere auf Spitzbergen und Südgeorgien.

Bemerkenswert sind die sehr großen Unterschiede bei den Gefäßpflanzen und Landarthropoden, denen ein relativ geringer Unterschied bei dem Collembolen gegenübersteht. Die auf Spitzbergen brütenden Vögel sind während der Brutzeit vielfach Land- und Süßwasserarten (zwei Singvögel, drei Gänse, mehrere Strandläufer und Enten). Auf Südgeorgien ist lediglich eine Ente und ein Singvogel als Land- bzw. Süßwasservogel anzusehen (möglicherweise brütet noch eine weitere Ente nicht nur gelegentlich, sondern regelmäßig auf Südgeorgien).

	Spitzbergen	Südgeorgien
Gefäßpflanzen	162	24
	+ 7 eingeschleppt	+ 8 eingeschleppt
Landarthropoden - excl. Acarina Collembola an Warmblütern parasitierende	ca. 130	22
Collembola	40	16
Landschnecken	-	1
Lumbricidæ	-	1
Vögel (Brutvögel)	25	22
Landsäuger	2 Rentier, Eisfuchs	-
Meeressäuger (excl. Wale)	+ Eisbär 5 Robben	5 Robben

So ist die Fauna und Flora Südgeorgiens stärker eigenständig als die Spitzbergens. Die Artenzahlen sind allerdings sehr deutlich geringer als auf Spitzbergen (Tab. 1). Eine gewisse Ausnahme macht wahrscheinlich die Tierwelt des Strandanwurfs. Die hier existie-

renden Arten - ein Landamphipode, mehrere Fliegen und Käfer - haben eine viel größere Mannigfaltigkeit als der Strandanwurf Spitzbergens, wo nur wenige Collembolen und Milben, Enchytraen und sehr selten Fliegen existieren.

Spitzbergen besitzt die typische Meeresstrandfauna Nordeuropas - lediglich ein wenig gegenüber Nordeuropa verarmt. Der eigentliche Strand ist damit eine reiche Nahrungsquelle für Vögel. Ganz anders liegt die Situation auf Südgeorgien. Hier hat sich offenbar in Anpassung an die seit dem Tertiär regelmäßige allwinterliche Eisbedeckung eine besondere Situation entwickelt. Der eigentliche Strand ist faktisch tier- und pflanzenleer. Statt dessen wächst vor der Küste von großen Tiefen herauf der braune Riesentang *Macrocystis*, der mit festsitzenden Meerestieren dicht besiedelt ist. Er erreicht die Wasseroberfläche etwa 20-100 m von der Strandlinie entfernt: hier findet sich ein reiches tierisches Leben und hier ist damit der Sammelpunkt der von Meerestieren lebenden Vögel. Im *Macrocystis*-Bereich tauchen die Seeschwalben nach Nahrung, suchen die Dominikanermöwen und Kaptauben (*Daption capensis*) nach Nahrung, tauchen die Kormorane (*Phalacrocorax atriceps*). Der Streifen reichen Vogel Lebens, den man im Norden im Gezeitenbereich an der Küste gewohnt ist, ist also ins Wasser hinausgeschoben. Für Pflanzen und Tiere hat dies den Vorteil, daß bei Eisbildung kein Abrasieren stattfindet, sondern das lediglich die obersten Spitzen des Riesentangs mit der hier lebenden Tierwelt betroffen werden.

Neben der reduzierten Artenzahl Südgeorgiens ist die völlig verschiedene Ausstattung mit systematischen Gruppen auffällig; sie ist wohl historisch zu erklären. Bekannt ist dies von den Vögeln (Pinguine; so starke Entfaltung der Sturmvögel auf Südgeorgien; Lummern und starke Entfaltung der Möwen auf Spitzbergen). Auf Spitzbergen spielen Dipteren (vor allen Dingen Sciariden und Mycetophiliden) die entscheidene Rolle beim Abbau der Pflanzsubstanz. Auf Südgeorgien sind diese Tiere vielleicht nur durch den Menschen eingeschleppt (die norwegischen Walfänger brachten nicht nur Pflanzen, sondern auch Erde aus Norwegen mit, da jeder Tote auf sein Grab eine Schaufel norwegische Erde bekam). Die häufigsten Tiere und Hauptbeteiligten bei der Zersetzung des Bestandesabfalls sind Käfer aus der Familie der Perimylopiden, die zusammen mit ihren Larven in der Streuschicht außerordentlich zahlreich sind (bis 455 ad + 620 larv/m²). Aufgrund der Daten über den Sauerstoffverbrauch der Tiere (BLOCK 1981) läßt sich ein Futterverbrauch von mindestens 165 g pro m² und Jahr abschätzen. Bei einer angenommenen Verdaulichkeit des Futters von ca. 30 % müßten also mindestens 500 g Pflanzenmasse pro m² produziert werden. Diese erste Abschätzung lehrt, daß größenordnungsmäßig die Käfer als wichtigste Destruenten in der Streuschicht Südgeorgiens wirken können.

Entsprechend der geringen Artenzahl ist die ökologische Nische der einzelnen Arten durchweg sehr breit. Tussockgras (*Poa flabellata*) gedeiht besonders auf Schlammflächen im Mündungsgebiet der Flüsse; es geht aber auch weit feuchte wie trockene Bergänge empor und kann Dünen in der gleichen Weise wie Strandhafer (*Ammophila arenaria*) in Mitteleuropa besiedeln. *Acaena magellanica* bildet dichte Bestände auf Sumpfwiesen; sie kann aber auch an recht trockenen Stellen gut gedeihen. Natürlich gibt es daneben auch Arten, die nur an ganz spezifischen Standorten vorkommen - so ist der Farn *Polystichum mohrioides* an warme sonnenbeschienene Nordhänge gebunden. Die beiden Perimylopidenarten (*Perimylops antarcticus* und *Hydromedion sparsutum*) besiedeln in großer Zahl anthropogene Lebensräume - man findet sie ebenso wie den Laufkäfer *Merizodus soledadinus* unter Brettern in den Siedlungen - sie sind aber sehr häufig in feuchten *Rostkovia*-Wiesen, in höher gelegenen *Poa flabellata*-Beständen oder *Acaena*-Wiesen. Sie sind Primärzersetzer des Bestandesabfalls, fressen aber auch gerne Keimlinge der verschiedensten Art, lassen sich ohne weiteres mit synthetischem Futter für Grillen halten und gehen gelegentlich auch an frische Blätter heran. Die wichtigste Chironomide Südgeorgiens (*Parochlus steineni*) lebt im feuchten Moos, im Wasser ebenso wie in feuchten Böden in Wassernähe, gleichgültig ob es sich dabei um fließendes oder um stehendes Wasser handelt. Das vielleicht einzige Wasserinsekt Südgeorgiens, der Gelbbrandkäfer *Lancetes claussi*, lebt als Larve wie als Imago in kleinsten Tümpeln und

großen Seen. Larven wie Imagines finden sich aber auch im fließenden Wasser, solange die Wasserbewegung nicht zu rasch ist. Die große Raubmöwe (*Catharacta skua*) geht nicht nur auf See auf Nahrungssuche, sondern hat die Rolle terrestrischer Raubvögel mit übernommen. Sie raubt Eier und Jungvögel und schlägt besonders gerne die dunkelaktiven Sturmvögel beim Weg von ihrer Nisthöhle zum Meer und wieder zurück. Die Ente Südgeorgiens lebt nicht nur an kleinen Teichen und den von See-Elefanten geschaffenen Suhlstellen. Sie ist auch zum Aasfressen übergegangen (PARMELEE 1980).

Bemerkenswerterweise existiert auf Südgeorgien die sonst so allgemeine Symbiose von Insekt und Pflanzenblüte offenbar nicht. Fast alle Pflanzen sind windblütig; wo noch ein Schauapparat vorhanden ist, ist dieser sehr unscheinbar (z. B. *Galium antarcticum*, *Ranunculus antarcticus*, *Colobanthus quitensis*) und dürfte ohne Insekten zur Bestäubung auskommen. Der im Ort Grytviken heute weit verbreitete Löwenzahn (*Taraxacum officinalis*) mit seinen leuchtend gelben Blüten lockt keine Insekten an; eine Analyse von vielen Blüten brachte kein einziges Insekt hervor. Auch Fänge mit Gelbschalen ergaben keinen Hinweis auf anlockende Wirkung dieser Farbe. Auf Spitzbergen gibt es viele Blütenpflanzen mit Schauapparaten, die auch regelmäßig von Insekten (vor allen Dingen Fliegen und Schlupfwespen) besucht werden. Zwar sind nur wenige Arten auf regelmäßige Bestäubung durch Insekten angewiesen (HOEG in REMMERT 1980 b), doch dürfte Insektenbestäubung auf Spitzbergen eine große Rolle spielen.

Die Pflanzengesellschaften mit der höchsten jährlichen oberirdischen Produktion sind auf Spitzbergen reine Bestände des Wollgrases *Eriophorum scheuchzeri*, wo 420 g pro m² und Jahr produziert werden. Dann folgen Bestände von *Dupontia fischeri* mit etwa 250 g. Die ausgedehnten trockenen Fjellheiden produzieren oberirdisch pro Jahr vielfach nur etwa 20 g organische Substanz. Ungleich höher ist die Produktivität der Pflanzengesellschaften Südgeorgiens. Auf schlammigen, gut gedüngten Standorten kann das Tussockgras *Poa flabellata* mehr als 5.000 g pro m² und Jahr oberirdisch produzieren. In Beständen von *Acaena magellanica* werden 850 g pro m² und Jahr produziert, während die trockenen Fjellheiden, die in der Hauptsache von dem Gras *Festuca contracta* bestanden sind, etwa 800 g pro m² und Jahr an Zuwachs verzeichnen. Das Gras *Festuca* macht dabei allein 160 g aus (Daten für Spitzbergen BRZOSKA 1976, für Südgeorgien WALTON 1975 und Lewis SMITH 1975). Aus diesen Angaben kann natürlich nicht auf die durchschnittliche Produktivität der Gesamtflächen geschlossen werden, da der größte Teil der Landgebiete beider Inseln keine Vegetation trägt oder gar von Gletschern bedeckt ist. Dennoch ist die sehr starke Überlegenheit der Produktivität Südgeorgiens deutlich.

Beim Abbau dieser Primärproduktion spielen auf Spitzbergen warmblütige Pflanzenfresser eine deutliche Rolle. Das Schneehuhn (*Lagopus mutus*), drei Gänse (*Anser brachyrhynchus*, *Branta leucopsis* und *Branta bernicla*) sowie vor allen Dingen das Rentier sind hier zu nennen. Möglicherweise ist das Rentier eine Schlüsselart für die Tundra Spitzbergens. Es scheint Zyklen mit einer Länge von 50-100 Jahren zu zeigen und entsprechend diesen Zyklen schwankt möglicherweise die Vegetation (REMMERT 1980 a + b), sowie der Anteil an der Primärproduktion, den Rentiere aufnehmen (vielleicht zwischen 5 % und mehr als 20 %). Wechselwarme Pflanzenfresser treten in Gestalt von Rüsselkäfern (vor allem *Rynchaenus flagellum*) und verschiedenen Blattwespen auf, die jedoch alle so selten sind, daß sie beim Energiefluß nicht ins Gewicht fallen. Tatsächlich ist Spitzbergen mit Sicherheit zu kalt, als daß wechselwarme Pflanzenfresser eine bedeutende Rolle spielen könnten (REMMERT 1980 b). Auf Südgeorgien fehlen warmblütige terrestrische Pflanzenfresser vollkommen, und für wechselwarme Pflanzenfresser liegen die Temperaturen ebenfalls nicht hoch genug.

Die Käfer aus der Familie der Perimylopoden nehmen zwar regelmäßig frische Vegetation auf (vor allen Dingen Keimlinge), ihre Hauptbedeutung liegt jedoch in der Ersterzung des Bestandesabfalls. Zusammen mit Milben, Collembolen und Pilzen erfolgt eine

sehr rasche Remineralisierung - *Acaena*-Blätter verschwinden innerhalb weniger Monate (Lewis Smith mündlich).

Auf Spitzbergen erfolgt die Zersetzung des Bestandesabfalls vor allen Dingen durch eine große Zahl von Mycetophiliden und Sciariden, ebenfalls in Kooperation mit Collembolen und Milben. Rechnungen von SENDSTAD et al. 1977 zeigten, daß diese Tiere ohne weiteres in der Lage sind, den Bestandesabfall abzubauen. Allerdings dauert die Remineralisierung auf Spitzbergen ganz allgemein viel länger als in Südgeorgien. In den „Stühlen“ des Tussockgrases spielen Regenwürmer offenbar eine wichtige Rolle beim Abbau der Pflanzensubstanz; auf Spitzbergen kommen Regenwürmer nicht vor. Allerdings: das Gebiet mit der vergleichsweise extrem hohen Produktion an gut verdaulicher Pflanzensubstanz hat keine echten Pflanzenfresser hervorgebracht; allein die Detritusnahrungskette ist für den Abbau zuständig, während auf Spitzbergen immerhin ein deutlicher Teil der produzierten Substanz von Pflanzenfressern direkt genutzt wird.

Offenbar sind die meisten Pflanzen Südgeorgiens leichter zu remineralisieren als die Pflanzen Spitzbergens. Seit mindestens dem Tertiär haben sich diese Pflanzen in Abwesenheit von Pflanzenfressern entwickelt und so scheinen sie keine Abwehrstoffe gegenüber Tierfraß zu besitzen. *Acaena*-Blätter und Blätter von *Poa flabellata* trocknen im Trockenschrank praktisch geruchlos. Sie scheinen damit nicht über die sekundären Pflanzenstoffe zu verfügen, die normalerweise für höhere Pflanzen so typisch sind. Es wäre interessant, Standorte von *Poa flabellata* und *Acaena magellanica* vergleichsweise zu studieren, an denen Pflanzenfresser eine bedeutende Rolle spielen, so etwa am süd-amerikanischen Festland. Wenn trotz dieser leichten Zersetzbarkeit auch auf Südgeorgien Torfbildung an vielen Stellen vorkommt, so ist dies eine Folge der niedrigen Temperaturen, der hohen Niederschläge und der hohen Produktivität der Pflanzen.

Spitzbergen und Südgeorgien sind insulare Systeme und ohne das umgebende Meer nicht denkbar. Der überwiegende Teil der Säugetiere und Vögel kommt nur zum Rasten und (oder) zur Fortpflanzung an Land. Dabei bringen sie Nahrung aus dem Meer an Landgebiete; gebietsweise erfolgt eine starke Düngung. Wenn die Vogelkolonien in unmittelbarer Küstennähe liegen und der Kot sofort ins Meer zurückgespielt wird, macht sich diese Düngung kaum bemerkbar. Vielfach aber liegen die Brutplätze auch weiter vom Meer entfernt. Das gilt auf Spitzbergen für eine Fülle von Plätzen, an denen Eissturmvogel, Dickschnabellumme und Krabbentaucher leben und an denen EUROLA und HAKALA (1977) eine sehr starke Düngung nachweisen konnten. SENDSTAD schätzt, daß eine Kolonie mit 750 Vögeln (vor allen Dingen Dreizehenmöven, *Rissa tridactyla*) im Jahr etwa 3.850 kg Exkrememente in der Nähe des Vogelfelsens produziert. Hier gibt es auf Spitzbergen eine sehr typische reiche Vegetation mit sehr reicher Insektenwelt (HINZ 1976, EUROLA und HAKALA 1877, SENDSTAD 1977, REMMERT 1980 b). Auf Südgeorgien findet man so tief am Land nur kleine Kolonien verschiedener Sturmvögel. Die Düngung wird also gleichmäßiger verteilt als auf Spitzbergen. Selbst Pinguine können so weit vom Meer entfernt nisten, daß die von ihnen erzeugte Eutrophierung für Landökosysteme bedeutsam ist. Der Eselspinguin (*Pygoscelis papua*) bildet normalerweise kleine Kolonien von etwa 20 Paaren, die nach einigen Jahren an einen anderen Platz verlegt werden. Hier werden Eier ausgebrütet und die Jungen bis zum Erreichen des Adultgewichtes gefüttert. Derartige Kolonien kündigen sich schon auf große Entfernungen durch fast schwarz-grüne Färbung der Pflanzen an. Dünengebiete mit *Poa flabellata* werden besonders gerne besiedelt. Hier ist *Poa* normalerweise hellgrün gefärbt und so heben sich die Kolonien des Eselspinguins mit dem schwarz-grünen Tussock weit von der Umgebung ab. Eine ganz besondere Rolle spielen Robben. Im 19. Jahrhundert war der Bestand sowohl der Pelzrobbe als auch der See-Elefanten Südgeorgiens praktisch vollständig vernichtet. Beide Arten haben sich heute weitgehend erholt, aber ihr Bestand scheint noch immer nicht auf der alten Höhe zu sein und steigt weiter stark an. Die hochproduktiven Flächen an Flußmündungen mit Tussockgras werden heute weitgehend von Robben besiedelt, die hier große Suhlen schaffen und Durchgänge durch das Tussock, so daß die Situation an afrikanische Sumpfbereiche mit Nilpferden (*Hippopotamus*) erin-

nert. Bei hoher Robbendichte werden diese *Poa flabellata*-Bestände jedoch vollständig zerstört. Offenbar kann *Poa flabellata* ihre eigentlichen Optimalstandorte unter natürlichen Bedingungen mit hohem Robbenbestand gar nicht besiedeln. Auf Spitzbergen hat sich der Robbenbestand von seiner früheren Vernichtung nie in der Weise erholt, wie dies jetzt auf Südgeorgien der Fall ist. Welche Robben hier früher an Land gegangen sind, läßt sich kaum sagen, wahrscheinlich aber haben Walrosse eine ähnliche Rolle gespielt, wie das heute See-Elefanten auf Südgeorgien tun.

Damit sind wir bei einer entscheidenden Einschränkung. Die Wale, die früher so zahlreich waren, fehlen heute in beiden Gebieten. Welche Bedeutung das für das terrestrische Ökosystem hat, läßt sich nicht mehr abschätzen. Eine wesentliche Komponente, zumindest des marinen Ökosystems, ist damit verschwunden. Auf der anderen Seite hat der Mensch auch zusätzliche Organismen in die Ökosysteme hineingebracht.

Auf Spitzbergen ist dieser Faktor offenbar zu vernachlässigen. Wir haben keine Belege über eingeschleppte Pflanzen, die auf Spitzbergen wirklich Fuß gefaßt haben und das gleiche gilt für Tiere. Die eingeführten Hasen sind ebenso wie die eingeführten Moschusochsen verschwunden; Ratten und Mäuse halten sich jeweils nur wenige Jahre in der Nähe der Siedlungen. Auf Südgeorgien liegen die Dinge anders. Eine besondere Bedeutung haben zwei eingeschleppte Säugetiere, die Wanderratte und das Rentier. Die Wanderratte ist heute im küstennahen Gebiet Südgeorgiens allgemein verbreitet und sie lebt hier unabhängig vom Menschen. Im allgemeinen scheint ihr Einfluß gering zu sein, lediglich das heute weitgehende Fehlen des antarktischen Piepers wird mit dem Auftreten der Ratten in Beziehung gebracht. Auf kleinen Inseln ohne Ratten, um die Hauptinsel Südgeorgiens herum, leben die Pieper nämlich noch in großer Zahl (z. B. Bird Island). Rentiere sind vom Menschen bewußt in zwei Gebieten ausgesetzt worden, und sie haben sich hier stark vermehrt. Die einheimische Vegetation ist sehr stark geschädigt worden. Vor allen Dingen Tussock und *Acaena* sind sehr stark durch die Rentiere beeinträchtigt. Beide Pflanzen werden hier jetzt vielfach durch das eingeschleppte *Poa annua* ersetzt. (LEADER-WILLIAMS, WALTON und Lewis SMITH).

Der ökologische Vergleich zweier auf den ersten Blick zum Verwechseln ähnlicher Inseln, zeigt eine Fülle von Differenzen, die sich aufgrund physiologischer und historischer Überlegungen erklären lassen. Ganz verschiedene Organismen sorgen für Produktion und Abbau. Ganz verschiedene Organismen sorgen für eine Verzahnung von Meer und Land.

Es sind nicht nur verschiedene Organismen. Während auf der Nordhalbkugel bei Ebbe ein Streifen Landes mit reicher Pflanzen- und Tierwelt trockenfällt, der in stark eisgefährdeten Gebieten nahezu frei von jeglicher Makrofauna sein kann (weil das Eis alles weg-radiert) ermöglicht auf der Südhalbkugel der Riesentang *Macrocystis* eine Litoralfauna und Litoralfloora, die mit dem Gezeitenhub auf- und niedersinkt, die dem Eis und sehr niedrigen Lufttemperaturen weitgehend entzogen ist, und damit entsteht nicht unmittelbar an der Küste, sondern vor der Küste das reiche Litoral, das hier nun allerdings von schwimmenden Vögeln, von Robben und Fischen genutzt wird. Es sind also auch verschiedene Prinzipien.

Zwei physiognomisch ganz ähnliche Gebiete - doch sehr verschieden. Wenn man ein drittes Gebiet hinzuzieht, welches physiognomisch zum Verwechseln ähnlich ist, das arktische Alaska (Abb. 2) werden die Differenzen noch deutlicher.

Mitteuropäer haben sich sehr daran gewöhnt, unsere Eiszeit mit den heutigen Verhältnissen in Nordnorwegen oder in Nordkanada gleichzusetzen. Wie voreilig und leichtfertig das ist, geht aus diesem Vergleich hervor. Wir hatten in Mitteleuropa während der Eiszeit keinen Dauertag. Wir hatten die hohe Einstrahlung in den Tagesstunden, die wir auch heute bei uns haben. Wir haben daher ganz sicher einen sehr starken Temperaturwechsel zwischen Tag und Nacht gehabt - im Gegensatz zu den gleichförmigen Temperaturen

der heutigen Arktis. Ganz sicher erforderte das von den Tieren und Pflanzen ganz andere Anpassungen als sie in der heutigen Arktis notwendig sind. Ein Organismus, der zum Wachsen hohe Temperaturen brauchte und hohe Einstrahlungen, der aber auch zur Not tiefe Temperaturen ertragen kann, ohne zu wachsen, wäre während der Eiszeit bei uns sicher lebensfähig gewesen. Vielleicht erklärt sich so das Überdauern mancher Tertiär-Relikte in Mitteleuropa.

Wir haben die Eiszeit fast durchweg zu einfach gesehen. Wir werden die Eiszeit mit ihren Auswirkungen auf die Zusammensetzung unserer heutigen Pflanzen- und Tierwelt in Deutschland unter diesem Aspekt neu überdenken müssen.

Literatur:

- BLOCK, W. (1981): Respiration Studies in some South Georgian Coleoptera. - Coll. Ecosystem. Terr. Subantartique, Univ. Rennes, 1981.
- BRZOSKA, W. (1976): Produktivität und Energiegehalte von Gefäßpflanzen im Avestdalen (Spitzbergen). - *Oecologia*, Berlin **22**: 387-398.
- CROXALL, J. P. and KIRKWOOD, E. D. (1979): The distribution of Penguins on the Antarctic Peninsula and Islands of the Scotia Sea. - British Antarctic Survey, 186 pp.
- EUROLA, S. (1971): The driftwoods of the Arctic Ocean. - Rep. Kevo Subarct. Res. Stat. **7**: 74-80.
- EUROLA, S. (1972): Germination of seeds collected in Spitsbergen. - *Ann. Bot. Fenn.* **9**: 149 - 159.
- EUROLA, S. and HAKALA, A. V. K. (1977): The bird cliff vegetation of Svalbard. - *Aquilo Ser. Bot.* **15**: 1-18.
- GRESSITT, J. L. (1970): Subantarctic entomology, particularly of South Georgia and Heard Island. - *Pacific Insects Monograph* **23**, 1-374.
- HINZ, W. (1976): Zur Ökologie der Tundra Zentralspitzbergens. - *Nor. Polarinst. Skr.* **163**: 1-47.
- KIGHTLEY, S. P. J. and SMITH, R. I. L. (1976): The influence of reindeer on the vegetation of South Georgia: I. Long term effects of unrestricted grazing and the establishment of enclosure experiments in various plant communities. - *Br. Antarct. Surv. Bull.* **44**: 57-76.
- LEADER-WILLIAMS, N. (1978): The history of the introduced reindeer of South Georgia. - *Deer*, 4, 5: 256-261.
- LEADER-WILLIAMS, N. (1980): Population dynamics and mortality of reindeer introduced into South Georgia. - *J. Wildl. Manage* **44**, 3: 640-657.
- LEADER-WILLIAMS, N. (1980): Population ecology of reindeer in South Georgia. - Proc. 2nd. Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway: 664-676.
- LØVENSKIOLD, H. (1964): Avifauna Svalbardensis. - *Nor. Polarinst. Skr.* **129**: 7-740..
- MURPHY, R. C. (1936): *Oceanic Birds of South America*. - 2 vols, 1.245 pp. McMillan, New York.
- PARMELEE, D. F. (1980): *Bird Island in Antarctic Waters*. - University of Minnesota Press, Minneapolis, 140 pp.
- REMMERT, H. (1980 a): *Ökologie, ein Lehrbuch*. - 2. Aufl. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 304 pp.
- REMMERT, H. (1980 b): *Arctic Animal Ecology*. - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 250 pp.
- REMMERT, H. (1981): Body Size of terrestrial Arthropods and Biomass of their populations in Relation to the abiotic Parameters of their milieu. - *Oecologia* **50**: 12-13.
- RØNNING, O. I. (1964): Svalbards flora. - Norsk Polarinstitut, 123 pp.
- SENDSTAD, E., SOLEM, J. O. and AAGARD, K. (1977): Studies of terrestrial chironomids (Diptera) from Spitsbergen. - *Norsk Ent. Tidsskr.* **23**: 91-98.

- SENDSTAD, E. (1978): Notes on the biology of an Arctic bird rock. - Norsk Polarinstitut, 265-270.
- SMITH, R. I. L. and WALTON, D. W. H. (1975): In: Rosswall, T. and Heal, O. W., Structure and Function of Tundra Ecosystems. - Ecol. Bull. (Stockholm), South Georgia, Subantarctic, **20**: 399-423.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. Remmert, Fachbereich Biologie der Philipps-Universität,
K.-v.-Frisch-Str., D-3550 Marburg/Lahn