

# Biogeographic comparisons of plant distribution in oceanic islands

**Doctoral Thesis**

**Author(s):**

Zhang, Jialin

**Publication date:**

2014

**Permanent link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-010171567>

**Rights / license:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#)

DISS. ETH NO. 21682

**BIOGEOGRAPHIC COMPARISONS OF PLANT DISTRIBUTION  
ON OCEANIC ISLANDS**

A thesis submitted to attain the degree of  
DOCTOR OF SCIENCES of ETH ZURICH

(Dr. sc. ETH Zurich)

presented by

Jialin Zhang

BSc in Marine Science and Engineering,  
Tianjin University of Science and Technology

born on 18<sup>th</sup> September, 1984

citizen of China

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Peter J. Edwards, examiner

Dr. Christoph Küffer, co-examiner

Prof. Dr. José Maria Fernández-Palacios, co-examiner

2014

## Summary

**1** Oceanic islands are excellent model systems to study biogeography, ecology, evolution and conservation. Thanks to the isolation of many islands, they exhibit special patterns of biodiversity, such as lower species diversity, high endemism and disharmony. Important processes in the assembly of these communities are immigration, extinction (increasingly through human agency), and adaptive radiation. These processes help explain why island plant species exhibit, albeit to different degrees, a common set – or syndrome – of traits, including reduced dispersal ability, low competitive ability, and characteristic breeding systems. The overall aim of this PhD thesis was to improve our understanding of biodiversity patterns on oceanic islands, including the role of humans as dispersal agents for changing island biogeography.

**2** The ‘island disharmony’ hypothesis states that species on islands are more unequally distributed among higher taxa (genera or families) than on continents. To investigate this hypothesis, I assembled a global data set of the floristic composition of both oceanic islands and, for comparison, of continental regions. Taxonomic disharmony varied strongly with size of the flora, island floras being more disharmonic than expected from random assembly from the global flora, but not more disharmonic than continental ones. Indeed, smaller island floras tend to be particularly diverse phylogenetically, underlining their importance for global biodiversity.

**3** The same data were used to investigate the role of three possible factors – species richness, niche pre-emption, and predisposition of families (including their dispersibility) – as drivers of adaptive radiation on islands. Species richness and other factors (isolation from nearest continent, island type, maximal elevation, number of islands, and latitude) were shown to influence speciation rates on islands. I conclude that rapid speciation is possible in all plant families, but arriving on an island soon after its formation increases the likelihood that this actually occurs. Because there is a strong element of chance in which families reach an island first, the relative abundance of plant families varies greatly among islands.

**4** In a field study, I measured plant functional traits in the subalpine flora of Tenerife, a subtropical island in the Canary islands (Macaronesia), and related these to important

dimensions of plant adaptation (competition, growth strategy, phenology, plant-nutrient relations, and plant-water relations). I found high functional diversity, especially within genera that were not specialized to high elevation habitat, while species from specialized and putatively pre-adapted species showed a narrower range of traits more typical of the habitat (e.g. low leaf area and specific leaf area). It appears that adaptive radiations from herbaceous species have been able to fill a broad range of niches within this subalpine habitat, but that the niche of larger woody plants is occupied by species from high elevation genera.

**5** To investigate the role of humans as new dispersal agents for island biogeography, I made the following trait comparisons for European plants: (a) species introduced to the Hawaiian archipelago (Pacific ocean) *versus* species that were not introduced, and (b) species that became invasive *versus* species that did not become invasive. My results show that traits conferring success during the introduction phase were partly different from those important in the invasion phase. While the majority of species introduced to Hawaii were mostly from fertile, anthropogenic habitats, the species that went on to become invasive came from a broad range of habitats. Climate matching played an important role in the first stage, with species from warm lowland areas and evergreen species being overrepresented among introduced species, while edaphic factors became more significant in the invasion phase. I conclude that correlative studies of the traits of invasive species ('invasiveness') will only produce reliable results if they take account of which species are actually introduced to an area.

**6** As well as providing new insights into island biogeography, the work described here challenges several fundamental assumptions of island biogeography, especially regarding the relative importance of immigration and *in situ* speciation. The data highlight the often high phylogenetic and functional diversity of island floras, underscoring their importance for global biodiversity. My results also show the great potential of using global datasets to disentangle the factors determining patterns of biodiversity on islands. Further studies based on more comprehensive and diverse datasets hold much promise for advancing island biogeography and ecology more generally.

## Zusammenfassung

**1** Ozeanische Inseln sind ausgezeichnete Untersuchungsgebiete für die Biogeografie, Ökologie, Evolutionsbiologie, und Naturschutzbiologie. Wegen ihrer oft grossen Isolation, beherbergen Inseln eine spezielle Biodiversität, welche sich durch tiefe Artenvielfalt, hohen Endemismusgrad, und taxonomische Disharmonie auszeichnet. Wichtige Prozesse, welche die Biodiversität auf Inseln prägen, sind Immigration, Aussterben (zunehmend auch durch den Einfluss des Menschen), und adaptive Radiation. Diese Prozesse helfen zu erklären, weshalb Pflanzen auf Inseln zum Teil durch ähnliche Eigenschaften charakterisiert sind: reduzierte Fähigkeit zur Ausbreitung, tiefe Konkurrenzkraft, und charakteristische Reproduktionsbiologie. Das Ziel dieser Dissertation war es, ein besseres Verständnis von Biodiversität auf Inseln zu erlangen, inklusive der Rolle des Menschen als Verbreiter von Arten für die Insel-Biogeografie.

**2** Die ‘Insel-Disharmonie’-Hypothese besagt, dass Arten auf Inseln ungleicher zwischen Gattungen und Familien verteilt sind als auf Kontinenten. Um diese Hypothese zu untersuchen, habe ich einen globalen floristischen Datensatz von Inseln und kontinentalen Gebieten erstellt. Es zeigte sich, dass die taxonomische Disharmonie stark von der Grösse einer Flora abhängt. Inseln sind disharmonischer als durch zufällige Auswahl von Arten von Kontinenten zu erwarten wäre, aber sie sind nicht disharmonischer als vergleichbare kontinentale Floren. Vielmehr sind kleine Inseln phylogenetisch besonders vielfältig, was ihre grosse Bedeutung für die globale Biodiversität zusätzlich unterstreicht.

**3** Der gleiche Datensatz wurde verwendet, um die Beeinflussung von adaptiver Radiation durch drei Einflussfaktoren – Artenvielfalt, unbesetzte Nischen, und die Prädisposition von Pflanzenfamilien (und insbesondere deren Ausbreitungsfähigkeit) – zu untersuchen. Es zeigte sich, dass Artenvielfalt wie auch andere Faktoren (Isolation von Kontinenten, Inseltyp, maximale Höhe der Insel, Anzahl von Inseln im Archipel, und Breitengrad) die Artenbildung auf Inseln beeinflussen. Schnelle Artenbildung scheint in allen Pflanzenfamilien möglich zu sein, aber ein früher Zeitpunkt der Besiedelung nach der Formierung einer Insel beeinflusst die Artenbildungsrate in einer Pflanzenfamilie. Weil der Besiedlungszeitpunkt stark vom Zufall abhängt, variiert die relative Häufigkeit von Pflanzenfamilien stark zwischen

verschiedenen Inseln.

**4** In einer Feldstudie habe ich verschiedene funktionelle Eigenschaften der subalpinen Flora auf Teneriffa, einer subtropischen Insel der Kanarischen Inseln (Makaronesien), gemessen, welche mit wichtigen Dimensionen der ökologischen Anpassung von Pflanzen (Konkurrenzverhalten, Wachstumsstrategie, Phänologie, Pflanzen-Boden-Interaktionen, und Wasserhaushalt) verbunden sind. Ich habe eine hohe funktionelle Diversität dokumentiert, insbesondere bei denjenigen Gattungen, welche sich nicht für ein Leben in der subalpinen Klimazone spezialisiert haben, während mutmasslich an dieses Habitat spezielle angepasste Gattungen eine kleinere Breite an funktionellen Eigenschaften zeigten, welche für das Habitat besonders typisch sind (zum Beispiel kleine Blattfläche und spezifische Blattfläche [‘specific leaf area’]). Es scheint, dass Krautpflanzen durch adaptive Radiation eine grosse Breite an Nischen in diesem subalpinen Habitat besetzen konnten, aber nicht die Nische der grösseren Gehölzpflanzen, welche durch subalpine Gattungen besetzt ist.

**5** Um die Rolle des Menschen als neuer Verbreiter von Pflanzen für die Insel-Biogeografie zu untersuchen, habe ich folgende Vergleiche von Eigenschaften der Pflanzen Westeuropas gemacht: (a) Arten, welche im Hawaiianischen Archipel (Pazifischer Ozean) eingeführt wurden oder nicht, und (b) Arten, welche in Hawaii invasiv wurden oder nicht. Meine Analyse zeigt, dass Eigenschaften, welche den Erfolg von Arten bei der Einfuhr fördern zum Teil andere sind, als diejenigen, welche den Invasionserfolg begünstigen. Während die Mehrzahl der in Hawaii eingeführten Arten an nährstoffreiche, anthropogene Standorte angepasst ist, wurden Arten von vielen verschiedenen Standorten invasiv. Während die Voranpassung an ein Hawaiianisches Klima eine wichtige Rolle für die erfolgreiche Einfuhr und Etablierung spielte – die meisten eingeführten Arten waren Tieflandarten und immergrüne Arten waren übervertreten, war in der Invasionsphase die Anpassung an Bodenbedingungen besonders wichtig. Eine wichtige Schlussfolgerung dieser Analyse ist, dass korrelative Studien von Eigenschaften invasiver Arten (‘invasiveness’) nur verlässliche Resultate liefert, wenn einbezogen wird, welche Arten in ein neues Gebiet eingeführt wurden und welche nicht.

**6** Durch diese Dissertation wurden ein erweitertes Verständnis von wichtigen Prozessen der Insel-Biogeografie erarbeitet; zum Teil sind diese Einsichten von fundamentaler Bedeutung. Insbesondere zeigte sich, dass die Bedeutung der Isolation überschätzt und die *in situ* Artbildung unterschätzt wird. Die Studie zeigt auch, dass Inselfloren häufig sowohl eine hohe

phylogenetische wie auch funktionelle Diversität aufweisen, was die hohe Bedeutung von Inseln für die globale Biodiversität zusätzlich unterstreicht. Meine Analyse illustriert das grosse Potenzial von globalen Datensätzen, um die relative Bedeutung von verschiedenen Mechanismen für die Artenbildung auf Inseln besser zu verstehen. Weitergehende Studien mit umfassenderen Datensätzen dürften daher von grossem Wert für die Inselbiogeografie und allgemeiner die ökologische Forschung sein.