

**Zeitschrift:** Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

**Herausgeber:** Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

**Band:** 45 (1977)

**Artikel:** Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen, insbesondere bei Gebüsch-Ökosystemen der Hartlaubgebiete

**Autor:** Gigon, Andreas

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-377691>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen, insbesondere bei Gebüsch-Ökosystemen der Hartlaubgebiete**

von

Andreas GIGON

## **Inhaltsangabe**

1. Einleitung und Problemstellung
2. Zum Phänomen der Konvergenz
3. Methoden zur Erfassung der Konvergenz
4. Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen bei Gebüsch-Oekosystemen der Hartlaubgebiete
5. Diskussion und Schlussfolgerungen

Zusammenfassung - Summary

Literatur

## 1. Einleitung und Problemstellung

Konvergenz kann definiert werden als die Evolution struktureller oder funktioneller Aehnlichkeiten bei phylogenetisch nicht miteinander verwandten Organismen unter dem Einfluss ähnlicher Umweltbedingungen. Konvergenz kann die Gesamtheit der lebenswichtigen Eigenschaften von Organismen umfassen oder nur ein einziges Merkmal (Teilkonvergenz). Sie kommt vor zwischen nicht miteinander verwandten Organismen, die im gleichen geographischen Gebiet unter ähnlichen Umweltbedingungen leben, oder zwischen Organismen, die in verschiedenen Teilen der Erde unter ähnlichen Umweltbedingungen leben (ökologische Aequivalenz). Ethymologisch kommt das Wort "Konvergenz" vom Lateinischen *con-vergere*, was zusammen-neigen heisst.

Im einleitenden Teil der vorliegenden Arbeit wird der Begriff der Konvergenz im Rahmen verwandter biologischer Konzepte, wie jenen der Analogie, Homologie und Divergenz diskutiert. Dabei werden auch viele botanische und zoologische Beispiele von Konvergenzen auf verschiedenen Organisationsstufen der Biosphäre, also Lebensgemeinschaft, Organismus, Zelle und biologische Makromoleküle vorgestellt. Diese Beispiele sollen helfen, die Frage zu beantworten, ob Konvergenz ein Spezialfall oder ein allgemeines Naturphänomen ist.

Im Hauptteil der Arbeit geht es darum, anhand des Phänomens der Konvergenz Einblicke in die Beziehungen zwischen Evolution und Umwelt sowie in die Struktur der Oekosysteme zu erhalten. Dabei stellen sich unter anderem die folgenden Fragen:

- Gibt es beliebig viele Strategien für die Lebewesen, um unter bestimmten Umweltbedingungen zu leben? Wenn nein; warum nicht?
- Was sind die Ursachen der Konvergenz?
- Hat Konvergenz bezüglich eines Teilbereiches eines biologischen Systems auch Konvergenz bezüglich anderer Teilbereiche zur Folge?

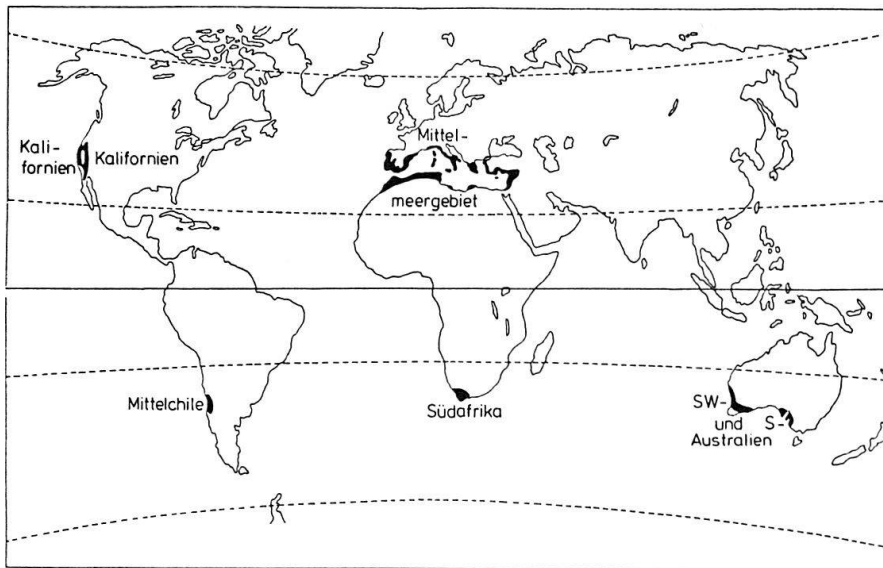


Abb. 1. Die fünf Gebiete der Erde mit mediterranem Klima (umgezeichnet aus ASCHMANN 1973).

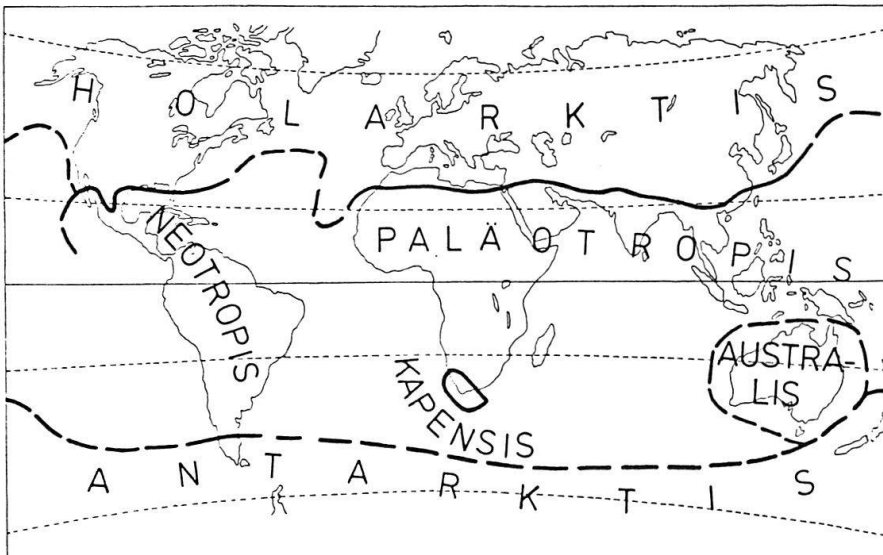


Abb. 2. Die Florenreiche der Erde (vereinfacht aus ODUM 1971).

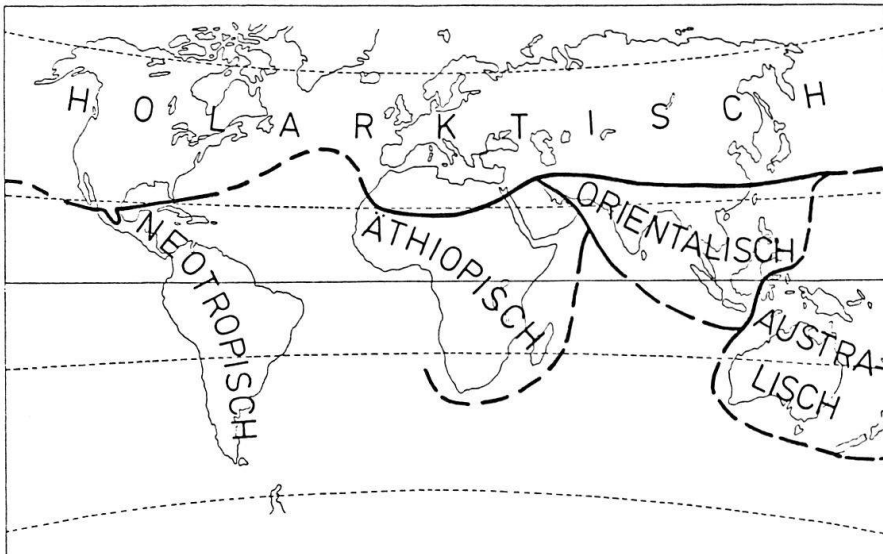


Abb. 3. Die tiergeographischen Regionen der Erde (vereinfacht aus ODUM 1971).

- "Bewirkt" Konvergenz bei den grünen Pflanzen auch Konvergenz bei den Pflanzenfressern? Hier ist das Phänomen der Koevolution angesprochen.
- Bedeutet Konvergenz auf einer Organisationsstufe z.B. jener der Physiognomie der Pflanzen auch Konvergenz auf anderen Stufen, z.B. jenen der Oekophysiologie und Zytologie?

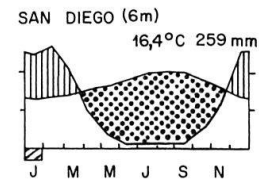
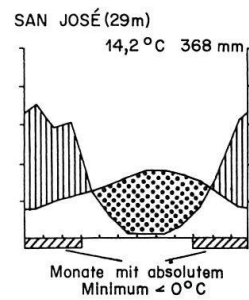
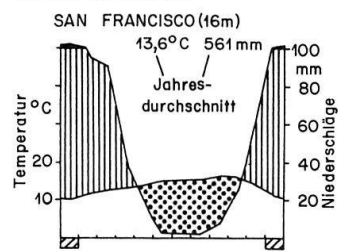
Es ist klar, dass diese und ähnliche Fragen nur anhand mutmasslich konvergenter Oekosysteme bearbeitet werden können, für die sehr viele Untersuchungsergebnisse vorliegen. Dies ist bei den von Hartlaubsträuchern dominierten Oekosystemen der Fall. Diese Oekosysteme kommen in fünf weit voneinander getrennten Gebieten der Erde vor, die grossenteils in verschiedenen Florenreichen und tiergeographischen Regionen liegen: Mittelmeergebiet, Kalifornien, Mittelchile, Süd- und Südwest-Australien, Südafrika (Kapland) (siehe Abb. 1 - 3)\*. Alle diese Gebiete sind durch heisse, trockene Sommer und kühle, feuchte Winter, also durch das sogenannte mediterrane Klima charakterisiert; (das Adjektiv "mediterran" wird im folgenden nicht nur zur Charakterisierung des Mittelmeergebietes verwendet, sondern für alle fünf erwähnten Winterregengebiete der Erde). In der Abb. 4 sind Diagramme des oben erwähnten Klimatyps zusammengestellt. Diese Abbildung gibt einen guten Eindruck der klimatischen Aehnlichkeiten der Hartlaubgebiete der fünf Kontinente; andererseits deutet sie auch die Variation an, die innerhalb eines jeden dieser Gebiete vorhanden ist.

Die Konvergenz besteht nun darin, dass in den fünf erwähnten Gebieten offensichtlich unter dem Einfluss des mediterranen Klimas im Laufe der Evolution physiognomisch und morphologisch ähnliche Pflanzengemeinschaften entstanden sind, und zwar obwohl die Arten, die diese Gemeinschaften bilden sippensystematisch nicht miteinander verwandt sind. Eine der wichtigen, charakteristischen konvergenten Pflanzengemeinschaften ist der immergrüne Hart-

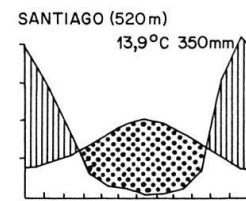
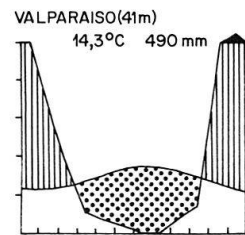
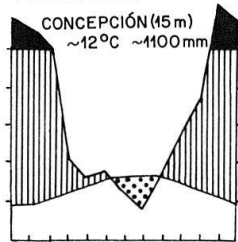
---

\* Hartlaubsträucher kommen übrigens auch in anderen Gebieten vor: als Unterwuchs in Laubwäldern und als ericoide Zwergsträucher in der gemässigten Zone in Savannen, in trockenen Teilen der Gebirgstropen und in der Encinal-Vegetation in Gebieten mit Winter- und Sommerregen in Arizona (vgl. WALTER 1968). Diese Vegetationen werden in der vorliegenden Arbeit nicht behandelt, da sie unter Bedingungen vorkommen, die mit dem beschriebenen mediterranen Klima nur schwer vergleichbar sind.

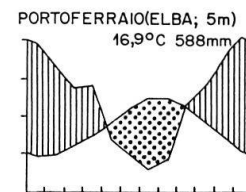
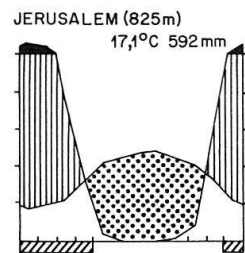
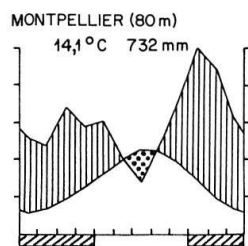
## KALIFORNIEN



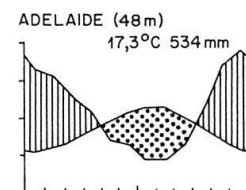
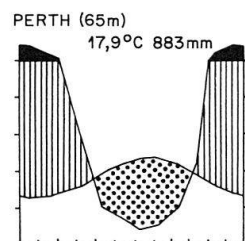
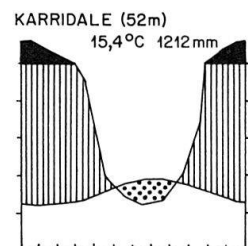
## MITTELCHILE



## MITTELMEERGEBIET



## S- und SW-AUSTRALIEN



## SÜDAFRIKA

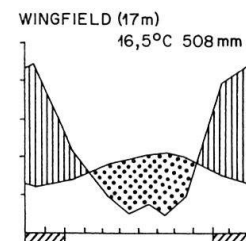
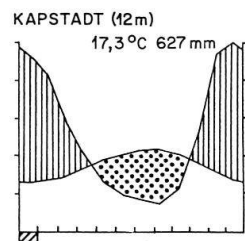
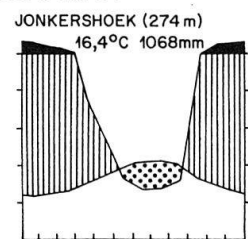


Abb. 4. Ähnlichkeit der Klimadiagramme (aus WALTER und LIETH 1960-67, sowie für Concepción aus DI CASTRI 1973a) der fünf mediterranen Hartlaubgebiete der Erde.

laubbusch, der im Mittelmeergebiet *macchia* oder *maquis* heisst, in Kalifornien *chaparral*, in Mittelchile *matorral*, in Australien *malle-scrub* und in Südafrika *fynbos* (siehe auch Tab. 1). Die Konvergenz zwischen diesen Pflanzenformationen wurde wohl zuerst von GRISEBACH (1872) wissenschaftlich beschrieben ("klimatische Analogie"). Die morphologischen, physiologischen und ökologischen Besonderheiten der pflanzlichen Lebensformen und der Vegetation des mediterranen Klimas wurden zuerst im Mittelmeergebiet untersucht, vor allem in den Arbeiten von GUTTENBERG (1907 und 1927), GUTTENBERG und BUHR (1935), OPPENHEIMER (1932), BRAUN-BLANQUET und WALTER (1931), BRAUN-BLANQUET (1936), ROUSCHAL (1938), in neuerer Zeit auch von LARCHER (1961) und ILIJANIĆ und GRAČININ (1972). Dann folgten intensive Forschungen auch in den anderen Gebieten mit mediterranem Klima, sowie Vergleiche zwischen den verschiedenen Gebieten; hierzu seien die Arbeiten von KUBITZKI (1964), NAVEH (1967), SPECHT (1969), HELLMUTH (1969), MOONEY et al. (1970) sowie MOONEY und DUNN (1970) erwähnt. Synthesen haben SCHIMPER und FABER (1935) sowie WALTER (1968) gegeben. Viele neue, auch die Tiere, das Edaphon und die Einflüsse der Menschen umfassende Ergebnisse hat das amerikanische Projekt über "Origin and Structure of Ecosystems" im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) geliefert. In diesem Projekt wurden vor allem die mediterranen Gebiete Kaliforniens und Chiles, z.T. auch jene des Mittelmeergebietes untersucht. Als wichtigste Publikationen darüber seien das von DI CASTRI und MOONEY (1973) herausgegebene Werk über "Mediterranean Type Ecosystems" erwähnt sowie die Arbeiten von PARSONS (1976), PARSONS und MOLDENKE (1975) und FUENTES (1976). Da sie erst nach Fertigstellung des vorliegenden Manuskriptes publiziert wurden, konnten die Arbeiten von THROWER und BRADBURY (1978), MOONEY (1978) sowie die Review von CODY und MOONEY (im Druck) nicht mehr berücksichtigt werden. Im obererwähnten IBP Projekt untersuchte ich die Oekophysiologie mediterraner Sträucher (GIGON 1978). Diese Untersuchungen, mehrere Studienreisen in Kalifornien und im nordwestlichen Mittelmeergebiet, sowie eine Aufarbeitung der Literatur bilden Anlass und Grundlage zur vorliegenden Arbeit.

## Verdankungen

Dem Vorsteher des Geobotanischen Instituts ETH, Stiftung Rübel, Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT danke ich für mannigfache Unterstützung und Anregungen sowie für eine kritische Durchsicht des Manuskriptes. Dieses wurde auch von Herrn Prof. Dr. F. KLÖTZLI (ETH Zürich) gelesen und mit Hinweisen und Anregungen versehen, wofür ich bestens danke. Herrn Prof. Dr. H.A. MOONEY, Stanford University, Kalifornien, verdanke ich die Einführung in die Oekologie der Hartlaubgebüsche sowie die Möglichkeit, am Projekt "Origin and Structure of Ecosystems" des Internationalen Biologischen Programms (IBP) mitzuarbeiten. Finanziell wurde meine anderthalbjährige Arbeit in Kalifornien durch ein Stipendium des Nationalfonds, Kredite für das amerikanische IBP und eine Anstellung an der Universität Stanford, Kalifornien, ermöglicht, was ich hiermit verdanke.

Frau E. WOHLMANN-BRÄM zeichnete die komplizierten Abbildungen, ihr, Frau PD Dr. K. URBANSKA sowie den anderen Mitarbeitern des Geobotanischen Instituts ETH bin ich zu Dank verpflichtet.

Meiner Frau danke ich für die Mithilfe im Feld und bei den Zeichnungen sowie für viel Geduld, die sie während der langen Entstehungszeit der vorliegenden Arbeit aufgebracht hat.

## 2. Zum Phänomen der Konvergenz

Als Vorbemerkung sei erwähnt, dass sich die in diesem Kapitel verwendeten Begriffe Konvergenz, Analogie, Homologie, Parallelismus usw. nicht immer klar abgrenzen lassen und es bestehen sogar Uebergänge zwischen ihnen. So gilt etwa die Struktur der Flügel des Vogels und jene der Fledermaus allgemein als Beispiel für Homologie; denn aus dem Grundtyp der Wirbeltier-Vorderextremität sind im Laufe der Evolution ganz verschieden gebaute Organe entstanden. Andererseits kann man es auch als Analogie (Konvergenz) ansehen, wenn bei phylogenetisch so weit entfernten Gruppen wie den Vögeln und den Säugetieren im Laufe der Evolution funktional so ähnliche Organe entstanden sind wie die Flügel.

## 2.1. Historischer Ueberblick

Einen historischen Ueberblick über das Konzept der Konvergenz hat vor kurzem JOHNSON (1973) gegeben, weswegen dieser Aspekt hier nur stichwortartig behandelt zu werden braucht. Die Entwicklung des wissenschaftlichen Begriffs der Konvergenz ist eng mit den pflanzengeographischen Arbeiten von A. von HUMBOLDT (1807), GRISEBACH (1872), ENGLER (1899), DRUDE (1890), WARMING und GRAEBNER (1933 bzw. 1896), RÜBEL (1930), SCHIMPER und FABER (1935) und anderen verbunden. Von einem Forscher zum folgenden mit immer mehr Fakten untermauert und mit immer grösserer Klarheit ausgedrückt, wurde festgestellt, dass unter ähnlichen Klimabedingungen physiognomisch ähnliche Pflanzengemeinschaften vorkommen, auch wenn sie in ganz verschiedenen Erdteilen liegen. In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wurde in der vergleichenden Anatomie der Begriff der Analogie entwickelt, der eng mit jenem der Konvergenz zusammenhängt (siehe 2.2.). Der evolutionäre, dynamische Aspekt der Konvergenz (und besonders der Divergenz) wurde bereits in "The origin of species" von DARWIN (1897, Kap. IV) diskutiert. Seiner Ansicht nach wäre es äusserst unbesonnen ("extremely rash"), eine strukturelle Ähnlichkeit zwischen Nachkommen von zwei verwandtschaftlich weit voneinander getrennten Lebensformen einer Konvergenz zuzuschreiben. DARWIN kommt zu diesem Schluss, weil er vor allem die Unendlichkeit komplexer Beziehungen ("infinitude of complexe relations") bei den Lebewesen betrachtet; und da die Selektion von diesen Beziehungen abhängt, sei es nicht vorstellbar, dass ausgeprägte Konvergenzen entstehen können.

Grosse strukturelle und funktionelle Ähnlichkeiten zwischen ganz verschiedenen Lebewesen, die unter ähnlichen Umweltbedingungen leben, haben nicht erst die Wissenschaftler beobachtet und ausgedrückt! Viele Volksnamen liefern uns dafür einen Beweis. In der deutschen Sprache werden zum Beispiel Vertreter der *Cetacea* und der *Cephalopodes* als Wal fisch bzw. als Tintenfisch bezeichnet, weil sie an das Leben im Wasser angepasst sind; im Englischen gibt es noch den jelly fish (Qualle), der zu den *Coelenterata* gehört. Die physiognomische, morphologische und z.T. auch ökologische Ähnlichkeit von *Fagus* (*Fagaceae*) und *Carpinus* (*Betulaceae*) wird mit dem Namen (Rot)buche und Hagebuche gut verdeutlicht.

CODY (1973a) weist darauf hin, dass sich auch die frühen Systematiker in der Einteilung der Lebewesen von physiognomischen und ökologischen Ähnlichkeiten haben (ver-)leiten lassen. So wurden z.B. von LINNE amerikanische und afrikanische Vögel, die der europäischen Lerche ähnlich sind, in die Gattung *Alauda* (Lerche, Fam. *Alaudinae*) gestellt. Erst später stellte sich dann heraus, dass derart grosse Unterschiede vorhanden sind, dass eine Einteilung in verschiedene Familien gerechtfertigt erscheint. Die amerikanische "Lerche" wird heute in die Familie der *Icteridae* gestellt, die afrikanische in jene der *Motacillidae* die auch in Europa vorkommt (stelzenartige Vögel).

## 2.2. Der Begriff der Analogie

Als Analogien werden funktionelle Aehnlichkeiten bezeichnet, die aus verschiedenen Grundformen entstanden sind (Funktionsgleichheit). Sie kommen bei systematisch weit voneinander getrennten, aber auch bei relativ eng miteinander verwandten Organismen vor. Der Begriff der Konvergenz betont eher den dynamischen Aspekt und die Aehnlichkeit der Umweltbedingungen, jener der Analogie eher das (statische) Ergebnis konvergenter Evolution. Das Konzept der Analogie wurde im Bereich der Morphologie, besonders der Tiere entwickelt. Ein bekanntes Beispiel ist denn auch die Analogie (Funktionsgleichheit aber Ursprungsverschiedenheit) zwischen dem Grabbein des Maulwurfs und jenem der Maulwurfsgrille. (Der Begriff der Homologie wird in 2.6. behandelt)

## 2.3. Beispiele von Konvergenzen auf verschiedenen Organisationsstufen

Um eine Vorstellung der Verbreitung und Bedeutung des Phänomens der Konvergenz (und der Analogie) in der Biosphäre zu erhalten, sind in diesem Kapitel Beispiele zusammengestellt, die bewusst aus ganz verschiedenen Bereichen ausgewählt wurden. Diese Beispiele sind nach dem Schema der Organisationsstufen gruppiert, wie es von GIGON (1974, Tab. 2) vorgeschlagen worden ist.

### Organisationsstufe der Lebensgemeinschaft.

Ein Beispiel für Konvergenz bei Lebensgemeinschaften ist die physiognomische Aehnlichkeit zwischen Pflanzengemeinschaften, die unter ähnlichen Klimabedingungen in verschiedenen Florenreichen vorkommen (vgl. die globalen Vegetationskarten z.B. von RÜBEL 1930, WALTER 1968). Solche Aehnlichkeiten bestehen etwa zwischen den tropischen, immergrünen Regenwäldern Südamerikas, Afrikas, Asiens und Australiens (Florenreiche: Neotropis, Paläotropis und Australis, siehe Abb. 2).

Ein Beispiel aus dem Tierreich ist die Konvergenz zwischen den Beuteltieren (*Marsupialia*) und den Placentatieren (*Placentalia*) bezüglich der Physiognomie und der Rolle im Oekosystem (kurze Beschreibung in Kap. 4.3.3.).

## Organisationsstufe der Population

Ein Beispiel hierfür sind Ähnlichkeiten im Sozialverhalten bei nicht näher miteinander verwandten Tierarten. So erwähnt ALCOCK (1975), dass kooperatives Jagen sowie Teilen und Beschützen der Beute vorkommen beim Löwen (*Felidae*), beim Wildhund und beim Wolf (*Canidae*), sowie bei der Hyäne (*Hyaenidae*).

## Organisationsstufe der mehrzelligen Organismen

Konvergenzen bei Organismen bezüglich der Gesamterscheinung (Physiognomie) und anderer auffallender Merkmale sind weit verbreitet.

Ein Beispiel aus dem Pflanzenreich ist etwa die Lebensform der Polsterpflanze, die als Anpassung an die harten Umweltbedingungen in der alpinen Höhenstufe bei ganz verschiedenen Familien vorkommt, so bei den *Cyperaceae*, *Cruciferae*, *Caryophyllaceae*, *Crassulaceae*, *Saxifragaceae* und *Primulaceae*; oder die Lebensform des Spalierstrauches, der an steilen alpinen Südhängen auf Karbonat vorkommt, bei Vertretern der *Salicaceae*, *Rosaceae*, *Cistaceae*, *Globulariaceae* und *Polygalaceae* (vgl. z.B. GIGON 1971).

Aus dem Tierreich ist der Lebensformtyp des Schaufelgräbers bekannt, der beim Maulwurf (*Talpa europaea*), der Blindmaus (*Spalax typhlus*) und dem Beutelmull (*Notoryctes typhlops*) verwirklicht ist (TISCHLER 1976).

Ein besonderes Beispiel, weil es neben dem Verhalten und der Morphologie auch den Gebrauch des Werkzeuges umfasst, stellt die konvergente Evolution der spechtartigen Ernährungsweise dar: bei den europäischen Spechten (*Picidae*), dem auf Hawaii endemischen Specht-Kleidervogel (*Hemignatus wilsoni*) und den Specht-Darwinfinken (*Cactospiza pallida* und *C. heliobates*), die auf den Galapagosinseln endemisch sind. Diese Darwinfinken holen mit einem Hölzchen, das sie im Schnabel halten, Insektenlarven aus Baumstämmen heraus, analog, wie es die anderen genannten Vögel mit ihrem Schnabel machen (siehe z.B. ALCOCK 1975). Mit ganz verschiedenen Mitteln, in völlig verschiedenen geographischen Gebieten und bei nicht miteinander verwandten Arten ist die gleiche Ernährungsweise mehrmals im Laufe der Evolution entstanden.

Auch bei Wasserlebewesen kommen Konvergenzen vor, z.B. im Brandungsgebiet oder in schnell fliessenden Bächen und Flüssen. Ausser Algen (Tangen) leben hier auch bestimmte Tiere sessil, mit einer breiten Kriechsohle oder Saugnäpfen festgesaugt; so etwa Schnecken der Gattung *Chiton* und *Patella* oder im Süsswasser der Gattung *Ancylus*, Larven der Mückengattung *Liponeura*, Kaulquappen mancher Kröten und Frösche, der Panzerwels (*Callichthys*) u.a.m. (RENSCH 1963).

## Organisationsstufe der Organe

Konvergenzen und Analogien auf dieser Organisationsstufe sind sehr häufig und vor allem aus dem Tierreich schon lange bekannt.

Das klassische Beispiel ist das Linsenauge, das in mehreren Tierstämmen unabhängig voneinander entwickelt worden ist: bei den Wirbeltieren, den Kopffüssern (Tintenfische und ähnliche) und einigen freischwimmenden Vielborstern aus dem Stamm der Ringelwürmer.

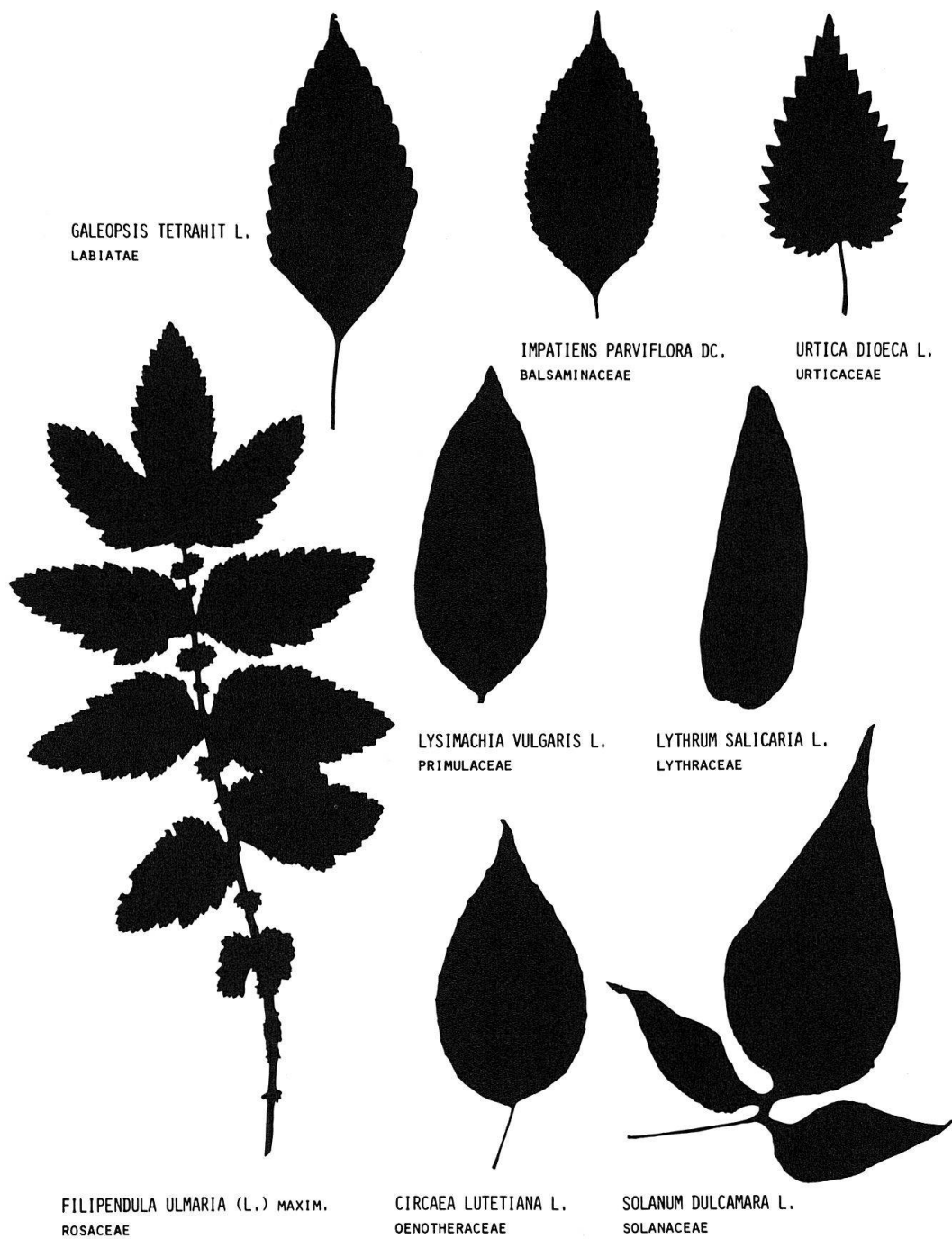


Abb. 5. Ähnlichkeit in Form und Grösse der ausgewachsenen Blätter bzw. Teilblätter bei systematisch nicht miteinander verwandten Krautpflanzen, die gemeinsam in einem gestörten, eutrophen Erlenbruch in der Nähe von Zürich vorkommen.

Als Beispiel aus dem Pflanzenreich seien die Ähnlichkeiten zwischen nicht miteinander verwandten Kräutern in einem eutrophen Erlenbruch erwähnt (Abb. 5). Diese Konvergenzen umfassen unter anderem Physiognomie und Höhe der Pflanzen, Grösse und Form der ausgewachsenen Blätter bzw. Teilblätter sowie ihren hygromorphen Bau.

Ein überraschendes Beispiel von Konvergenz sind die Ähnlichkeiten zwischen Wüstenpflanzen und Wüstentieren, auf die HADLEY (1972) hingewiesen hat. Das Integument vieler Wüsteninsekten hat einen ähnlichen Schichtaufbau wie die Kutikula dort lebender Pflanzen, und die Spaltöffnungen der letzteren sind ähnlich aufgebaut wie die Tracheenöffnungen bestimmter Wüstenkäfer der *Scarabaeoideae*. Salzausscheidungsorgane gibt es nach HADLEY (1972) in der Wüste nicht nur bei den Pflanzen (z.B. bei *Atriplex*) sondern auch bei einigen Kriechtieren und Vögeln.

#### Organisationsstufe der Zelle bzw. der Einzeller

Hier sei auf die planktische Lebensweise hingewiesen, die bei den verschiedensten Gruppen von Lebewesen vorkommt, ohne dass die eine Gruppe aus der anderen hervorgegangen wäre oder nähere Verwandtschaften bestünden. So gibt es einzellige Plankter u.a. bei den Blaualgen, den Grünalgen, den Phytoflagellaten und den Diatomeen; im Tierreich bei den Zooflagellaten, den Rhizopoden und den Ciliaten. Mehrzellige planktische Organismen gibt es bei Vertretern (z.T. nur im Larvenstadium) fast aller Tierstämme: bei den *Coelenterata*, den *Arthropoda*, den *Mollusca*, den *Echinodermata* und sogar den *Chordata*.

#### Organisationsstufe der biologischen Makromoleküle

Hierzu wird ein sehr überzeugendes Beispiel von CZIHAK et al. (1976) erwähnt. Das Hämoglobin ist im Tierreich offenbar in mehreren Stämmen unabhängig voneinander entwickelt worden. Bekannt ist es als sauerstoffübertragender Blutfarbstoff bei den *Vertebrata*; es kommt aber auch bei den *Annelida*, bei manchen Krebsen (z.B. *Daphnia*) und den Zuckmücken (*Chironomidae*) vor, also auch im Stamm der *Arthropoda*. Selbst im Stamm der *Mollusca* ist es zu finden, nämlich bei der Wasser-Lungenschnecke (*Planorbis*). Die prosthetische Gruppe aller tierischen Hämoglobine ist identisch. Auch kann wieder auf eine Konvergenz zwischen Tieren und Pflanzen hingewiesen werden, denn die Leguminosen synthetisieren in Symbiose mit den Knöllchenbakterien das sogenannte Leghämoglobin.

#### Konvergenzphänomene für die es spezielle Bezeichnungen gibt

Die ökogeographischen Regeln bei Tieren bezeichnen in Grunde genommen nichts anderes als Konvergenzerscheinungen im Zusammenhang mit dem Temperatur- und Strahlungsfaktor. So kann etwa die BERGMANNSCHE Regel auch im Hinblick auf die Konvergenz formuliert werden: "Innerhalb verschiedener Gruppen von Tieren sind Vertreter, die in kalten Gegenden leben, grösser als solche, die in warmen Gegenden leben" (Beispiel: Braunbär, Rothirsch, Wildschwein, Fuchs usw.). Ähnliches gilt auch für die ALLENSCHE Regel nach der, je höher die Aussentemperatur, desto grösser die Länge der Körperteile ist (weitere Angaben und Beispiele siehe z.B. KÜHNELT 1970).

Auch Mimikry, also das "Nachahmen" der äusseren Gestalt einer Art durch eine andere, nicht verwandte Art ist ein Spezialfall von Konvergenz, wie dies JOHNSON (1973) mit Recht betont. Bekanntes Beispiel hierzu sind "harmlose" Insekten, die dadurch vor Feinden geschützt sind, dass sie anderen, nicht verwandten, giftigen Insekten zum Verwechseln ähnlich sehen. Auch die sogenannten Wandelnden Blätter, also Schmetterlinge, die in Ruhestellung ähnlich wie Blätter aussehen, gehören zu den mimetischen Phänomenen.

In diesen Problemkreis gehört auch der Begriff des Vikarismus (im weiteren Sinne), den VIERHAPPER (1919) als Substitution bezeichnet und definiert als die "Vertretung wesensähnlicher Sippen in verschiedenen Gebieten oder Formationen schlechtweg". Nach diesem Autor muss unterschieden werden zwischen einem echten Vikarismus, bei dem die Sippen "in den betreffenden Gebieten oder Formationen aus gemeinsamen Stammformen entstanden" sind, und dem Pseudovikarismus (falscher Vikarismus), bei dem die Sippen nicht in den betreffenden Gebieten oder Formationen entstanden und/oder nicht aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen sind. Echte Vikaristen können meist noch Gene austauschen, sind also so nahe verwandt, dass Ähnlichkeiten nicht auf Konvergenz beruhen. Eine ausführliche Liste mit sogenannten klimatischen und edaphischen Vikaristen gibt LANDOLT (1971).

Bei den Pseudovikaristen sind die, einander stellvertretenden Sippen unter Umständen aus systematisch weit entfernten Stammformen entstanden. Und Ähnlichkeiten in den allgemeinen Umweltbedingungen haben durch Konvergenz zu Ähnlichkeiten in Physiognomie, Morphologie, Stellung im Oekosystem und anderen Merkmalen geführt (Wesensähnlichkeit nach VIERHAPPER 1919). Nur bezüglich spezieller Umweltbedingungen (z.B. Bodeneigenschaften) besteht eine Differenzierung, die zur Stellvertretung führt. Ein Beispiel für Pseudovikarismus ist das Paar *Calluna vulgaris* (L.) Hull auf sauren Böden und *Erica carnea* L. auf Karbonatböden. Konvergenzen bei diesen nicht sehr nahe miteinander verwandten Arten bestehen in der Physiognomie (Zwergsträucher), in der Blattform (kleine Schuppen bzw. Nadeln), in der Höhenverbreitung (von der kollinen bis in die untere alpine Stufe) und in anderen Eigenschaften.

#### Zusammenfassende Gesichtspunkte zu den Beispielen von Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen

Die vielen, bewusst aus ganz verschiedenen Bereichen zusammengestellten Beispiele dieses Kapitels zeigen, dass Konvergenz überall in der Biosphäre vorkommt und offenbar ein allgemeines Naturphänomen ist. Konvergenzerscheinungen sind in der belebten Natur so allgegenwärtig und selbstverständlich, dass sie oft gar nicht mehr realisiert werden. Wem fällt es noch auf, dass ein mitteleuropäischer Laubmischwald aus Bäumen besteht, die in der Physiognomie, Höhe und Blatt- bzw. Teilblatttyp sehr ähnlich sind, aber aus so verschiedenen systematischen Verwandtschaftskreisen stammen wie die *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Rosaceae*, *Aceraceae*, *Tiliaceae* und *Oleaceae*? Auf die kleinsten Unterschiede wird oft mehr geachtet als auf die überwiegenden Gemeinsamkeiten der Lebewesen.

Die Beispiele zeigen auch, dass Konvergenzphänomene auf allen Organisationsstufen vorkommen. Eine Frage, die sich nun ergibt, ist, ob Konvergenz auf einer Organisationsstufe auch Konvergenz auf anderen bedeutet. Eine Teilantwort auf diese Frage wird im anschliessenden Kapitel über Syndrome von Konvergenzen angedeutet. Eine umfassende Antwort zu geben ist eines der Ziele der gesamten, vorliegenden Arbeit.

#### 2.4. *Syndrome von Konvergenzen*

Tritt bei phylogenetisch weit voneinander entfernt stehenden Organismen eine ganze Reihe von verschiedenen, aber miteinander zusammenhängenden Konvergenzphänomenen auf, so kann man von einem Konvergenzen-Syndrom sprechen.

Als Beispiel seien die vielen besonderen Merkmale erwähnt, die die Pflanzen mit dem Dikarbonsäurezyklus der Photosynthese, also die sogenannten  $C_4$ -Pflanzen auszeichnen. Dieser Photosynthesetyp ist im Laufe der Evolutionsgeschichte offenbar mehrfach entwickelt worden, denn er kommt bei Vertretern weit voneinander entfernt stehender Pflanzenfamilien vor. Einzelheiten zum  $C_4$ -Syndrom sind der Abbildung 6 zu entnehmen (siehe auch SCHOPFER 1973 und DOWNTON 1975).

#### 2.5. *Parallele Evolution (Parallelismus) und Homoiologie*

Strukturelle oder funktionelle Ähnlichkeit, die auf gleiche Abstammung zurückzuführen ist, wird als parallele Evolution oder Parallelismus bezeichnet. EHRLICH und HOLMS (1963) bringen als Beispiel aus der Paläontologie, dass von säugetierähnlichen Reptilien vielleicht mehrere (parallele) Entwicklungsreihen zu den Formen geführt haben, die man als Säugetiere bezeichnet. Als Beispiel aus dem Pflanzenreich kann erwähnt werden, dass aus verholzten Urformen der *Polycarpicae* im Laufe der Evolution mehrmals und unabhängig voneinander krautige Pflanzenformen entstanden sind, etwa bei

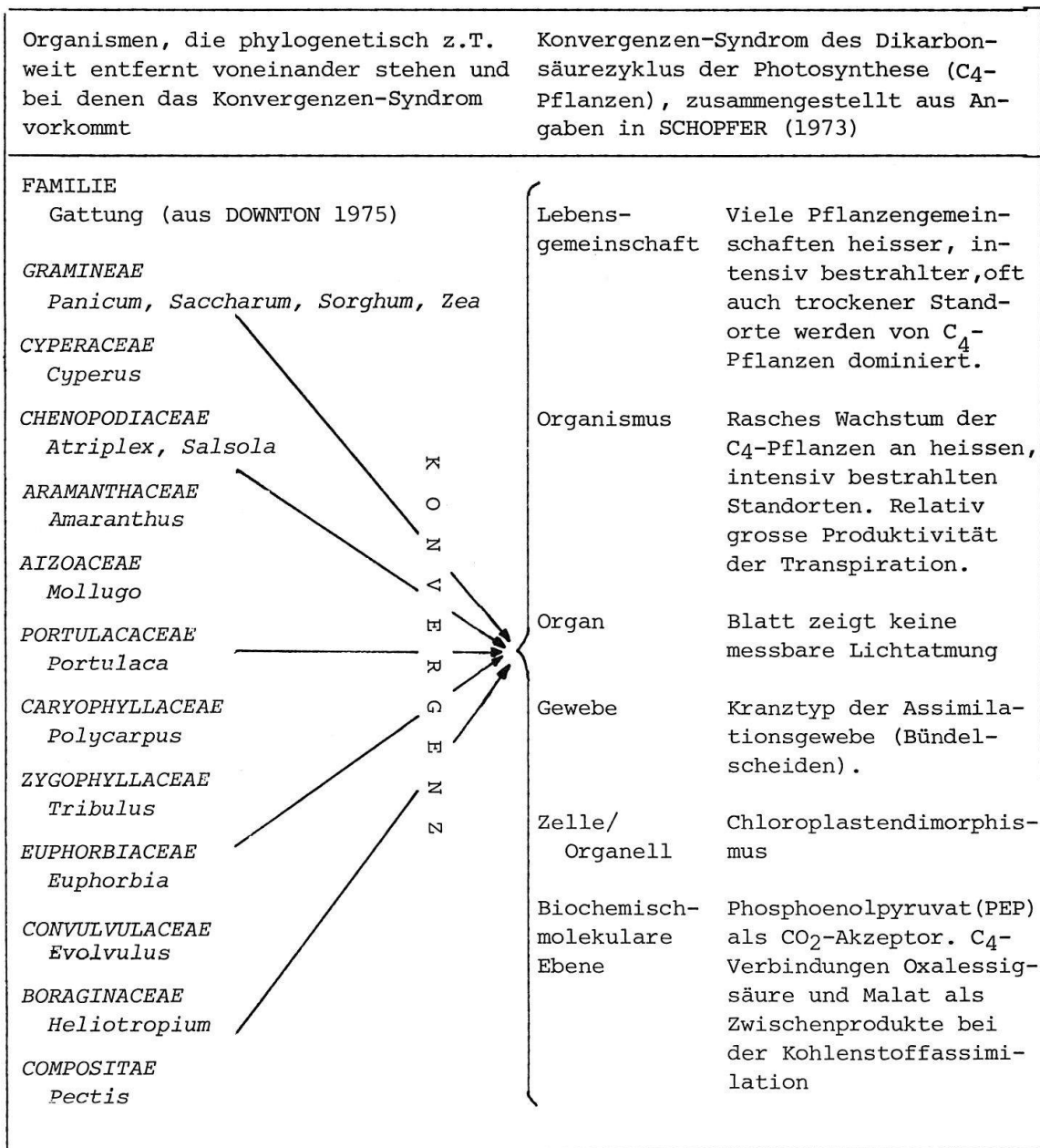


Abb. 6. Das Syndrom von Konvergenzen bei systematisch weit voneinander entfernten Gattungen mit dem Dikarbonsäurezyklus der Photosynthese (sogenannte C<sub>4</sub>-Pflanzen).

den *Ranunculaceae* oder den *Berberidaceae*.

Parallelismus ist ein Begriff, der nur schlecht definiert ist; präziser zu fassen ist jener der Homoiologie. Dies ist das Vorhandensein von strukturellen oder funktionellen Aehnlichkeiten, die unabhängig voneinander aber aus der selben Grundform hervorgegangen sind (also bei phylogenetisch verwandten Organismen). Als Beispiel wird in CZIHAK et al.(1976) erwähnt, dass unabhängig voneinander bei verschiedenen Säugetier-Ordnungen aus der Vergrößerung und Verfestigung der Haare Stacheln entstanden sind, so beim Igel (*Insectivora*), beim Stachelschwein (*Rodentia*) und beim Schnabeligel (*Monotremata*).

## 2.6. Homologie und ökologische Divergenz

Als Gegenstück zum Begriff der Analogie muss noch kurz auf den Begriff der Homologie eingegangen werden. Als homolog werden Strukturen und Funktionen bezeichnet, die aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangen sind, also ursprungsgleich sind. Parallele Evolution führt also immer zu Homologien; jedoch entstehen nicht alle Homologien durch parallele Evolution, denn meist wird die Homologie besonders betont bei Strukturen, bei denen man nicht ohne weiteres vermutet, dass sie aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangen sind und die nicht funktional ähnlich sind! Klassisches Beispiel aus der Zoologie ist die Homologie von Vogelflügel, Grabbein des Maulwurfs, Vorderbein des Pferdes und anderer Säugetiere, sowie von Arm und Hand des Menschen. Alle sind aus einem Urtyp der Vorderextremität der Wirbeltiere hervorgegangen.

Bei den Pflanzen hat wohl GOETHE (1790) in seiner "Metamorphose der Pflanze" als einer der ersten auf die Homologie zwischen Laubblatt, Blütenblatt (Corolla, Krone), Staubblatt (Anthere) und Fruchtblatt (Gynaeceum) hingewiesen. Alle diese Organe sind durch verschiedene Umwandlungen (Metamorphosen) des "Urblattes" entstanden.

Ebenso wie Analogien, so kommen auch Homologien auf allen Organisationsstufen der Biosphäre vor.

# PHYLOGENETISCHE UND ÖKOLOGISCHE BEZIEHUNGEN BEI DER EVOLUTION VON

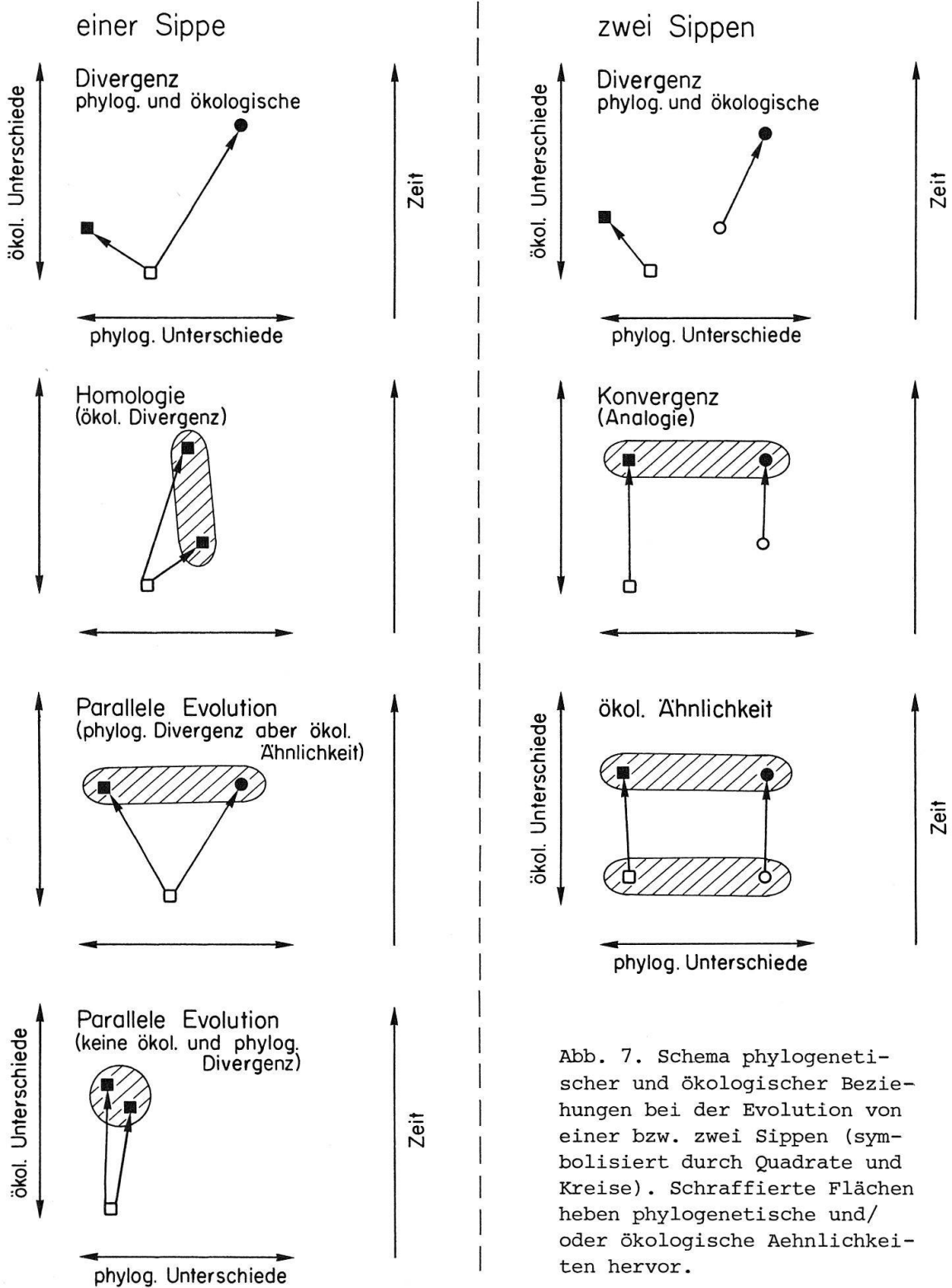


Abb. 7. Schema phylogenetischer und ökologischer Beziehungen bei der Evolution von einer bzw. zwei Sippen (symbolisiert durch Quadrate und Kreise). Schraffierte Flächen heben phylogenetische und/oder ökologische Ähnlichkeiten hervor.

Als ökologische Divergenz kann der Prozess bezeichnet werden, der im Laufe der Evolution zu verschiedenen, aber homologen Strukturen und Funktionen führt. In diesem Sinn wurde der Begriff der Divergenz bereits von DARWIN (1897) verwendet.

## 2.7. *Schema phylogenetischer und ökologischer Beziehungen bei der Evolution*

In der Abbildung 7 sind verschiedene Sippen jeweils als Quadrate oder Kreise in einem Koordinatensystem dargestellt. Die Abzissenrichtung bedeutet phylogenetische Verschiedenheit, die Ordinatenrichtung ökologische, also funktionelle( strukturelle) Verschiedenheit. Je weiter zwei Punkte voneinander getrennt sind, desto verschiedener sind die Sippen, die sie symbolisieren sollen. Eine weitere Dimension in den Koordinatensystemen ist die Zeit, die von unten nach oben verlaufend dargestellt ist. In der Abbildung 7 sind nun verschiedene, mit jenem der Konvergenz verwandten Begriffe schematisch dargestellt. Da diese Begriffe bereits in den vergangenen Kapiteln erläutert und mit Beispielen belegt worden sind, braucht die Abbildung 7 nicht weiter diskutiert zu werden. Ihr Zweck ist, eine zusammenfassende Uebersicht zu geben.

## 3. Methoden zur Erfassung der Konvergenz

In der Einleitung wurde Konvergenz definiert als "die Evolution struktureller oder funktioneller Aehnlichkeiten bei phylogenetisch nicht miteinander verwandten Organismen unter dem Einfluss ähnlicher Umweltbedingungen". Damit entschieden werden kann, ob Konvergenz besteht, müssen Methoden entwickelt werden um festzulegen, was "strukturelle oder funktionelle Aehnlichkeit", "phylogenetisch nicht miteinander verwandt" und "ähnliche Umweltbedingungen" bedeuten.

"Ähnlichkeit in den Umweltbedingungen" kann relativ einfach bestimmt werden, etwa durch graphische Vergleiche oder mathematische Tests mit Messwerten wichtiger Standortsfaktoren, wie Klimadaten, Gehalte an Bodennährstoffen usw. Was die vorliegende Untersuchung betrifft, so zeigt ein einfacher graphischer Vergleich der Klimadiagramme in WALTER und LIETH (1960-1967), dass die mediterranen Gebiete von Kalifornien, Mittelchile und des eigentlichen Mittelmeergebietes ein ausserordentlich ähnliches Klima besitzen (siehe Abb. 4), eine Tatsache, die von DI CASTRI (1973a) ausführlich behandelt worden ist.

Als "phylogenetisch weit voneinander getrennt" können in den meisten Fällen Arten bezeichnet werden, die verschiedenen Familien angehören. Allerdings können auch innerhalb der selben Familie oder Gattung grosse phylogenetische Unterschiede bestehen; in diesen Fällen können nur paläogeschichtliche Untersuchungen, wie sie etwa AXELROD (1973) und RAVEN (1973) durchgeführt haben, weiterhelfen (siehe 4.2.1.).

Das grösste Problem in der Definition von Konvergenz kann mit der Frage umschrieben werden: Wie gross muss die strukturelle oder funktionelle Ähnlichkeit sein, damit man von Konvergenz sprechen kann? Im allgemeinen besteht die Ähnlichkeit nicht bezüglich aller Merkmale der Lebewesen. Deshalb muss auf jeden Fall spezifiziert werden, welche Merkmale in der Konvergenz-Untersuchung betrachtet werden. Damit ist aber das Problem, wie gross die Ähnlichkeit sein muss, noch keinesfalls gelöst. Ähnlichkeiten lassen sich nur mit Hilfe einer Bezugsbasis beurteilen. Der einfachste Fall ist der, bei dem zwischen zwei Organismen eine Ähnlichkeit besteht, die auffallender und grösser ist, als jene zu irgend einem andern Organismus. Ein Beispiel hierfür ist die Ähnlichkeit in Physiognomie und in vielen Blattmerkmalen zwischen den beiden immergrünen Hartlaubsträuchern *Arbutus unedo* L. (Ericaceae) aus dem Mittelmeergebiet und *Heteromeles arbutifolia* Roem. (Rosaceae) aus Kalifornien (siehe 4.2.2.).

Ist die Ähnlichkeit nicht so ausgeprägt, so kann durch Vergleiche zwischen ausgewählten Organismen eine Bezugsbasis für ihre Beurteilung erarbeitet werden. So wurden z.B. von GIGON (1978) ökophysiologische Merkmale der immergrünen Hartlaubsträucher mit den Merkmalen derjenigen Stäucher verglichen, die an ökologisch benachbarten Standorten vorkommen, d.h. der trockenkahl-mesomorphen Sträucher (siehe 4.1. und 4.2.). Die (geringe) Ähnlichkeit zwischen den beiden Gruppen kann nun als Massstab zur Beurteilung der Ähnlichkeiten innerhalb einjeder Gruppe benützt werden. Die verschiedenen Vergleiche umfassten unter anderem die Messwerte Photosynthese, Atmung und Diffusionswiderstände an ausgewählten Tagen, wie auch Graphiken der Jahresgänge der selben ökophysiologischen Parameter. Von Konvergenz kann nun gesprochen werden, wenn die Ähnlichkeit zwischen den immergrünen Hartlaubsträuchern aus Kalifornien und Chile grösser ist als die Ähnlichkeit zwischen den immergrünen und den trockenkahl-mesomorphen Sträuchern, die im gleichen geographischen Gebiet vorkommen, also innerhalb Kaliforniens (bzw. innerhalb Chiles). Auf die gleiche Weise kann natürlich auch die Konvergenz zwischen den trockenkahl-mesomorphen Sträuchern beurteilt werden.

Selbstverständlich können Ähnlichkeiten (Konvergenzen) zwischen biologischen Systemen auch mit mathematischen Methoden erfasst werden. PARSONS (1973 und 1976) z.B. benützte dazu multivariate statistische Analysen, die jenen der numerischen Taxonomie ähnlich sind, und FUENTES (1976) erfasste Ähnlichkeiten mit einem Vektor-Modell.

#### 4. Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen bei Gebüsch-Oekosystemen der Hartlaubgebiete

Dieses Kapitel besteht aus zwei Teilen und einer Einführung mit allgemeinen Angaben über Biogeographie, Physiognomie und Standortsansprüche der Gebüsch-Oekosysteme der Hartlaubgebiete. Im ersten Hauptteil wird am Beispiel des mediterranen Strauches die Konvergenz auf den Organisationsstufen des ganzen Organismus, also der grünen Pflanze und auf jener der Organe (in unserem Fall des Blattes) und ihrer Funktionen (Photosynthese) besprochen. Damit diese Diskussion der Konvergenz auf einer soliden Grundlage beruht, wird am Anfang des ersten Hauptteils die Paläogeschichte der mediterranen Vegetationen kurz beschrieben. Im zweiten Hauptteil wird die Konvergenz auf der Organisationsstufe des Oekosystems besprochen. Dabei wird von den Pflanzen, als den Produzenten ausgegangen; dann werden die Destruenten erwähnt und die Konsumenten (Tiere) behandelt. Den Abschluss bildet ein besonderes Kapitel über "Konvergenz in den Anpassungen an Brand und in der sekundären Sukzession".

##### 4.1. *Biogeographie, Physiognomie und Standorte der Gebüsch-Oekosysteme der Hartlaubgebiete*

Gebüsch-Oekosysteme sind ein charakteristischer und wichtiger Vegetationstyp der Gebiete mit sogenanntem mediterranem Klima, für das typische Klimadiagramme in Abbildung 4 dargestellt sind (siehe auch WALTER und LIETH 1960-1967 und DI CASTRI 1973a). Gebiete mit diesem Winterregen-Klima sind, wie bereits erwähnt, die Küsten fast rund um das Mittelmeer, Teile von Kalifornien, Mittelchile, die Kapprovinz in Südafrika und Teile von Südwest- und Südastralien (siehe Abb. 1). Die biographische Lage dieser fünf Gebiete ist leicht aus den Abbildungen 2 und 3 zu ersehen. Die Gebiete um das Mittelmeer und jene in Kalifornien gehören dem holarktischen Floren- bzw. Faunenreich an. Die übrigen Gebiete liegen je in einem eigenen biographischen Reich. Ein Spezialfall ist das südafrikanische Gebiet, das in einem besonderen Florenreich, der Kapensis liegt, dem kein besonderes Faunenreich entspricht. Auf die Paläogeschichte der mediterranen Vegetation wird in Kap. 4.2.1. eingegangen.

Bei den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen können im wesentlichen zwei Haupttypen unterschieden werden: der immergrüne Hartlaubbusch und der trockenkahl-mesomorphe Busch. Die Bezeichnung "trockenkahl-mesomorph" rührt daher, dass die Büsche dieses Vegetationstyps während der Sommertrockenheit die Blätter abwerfen, mit Ausnahme von Büscheln kleiner, noch nicht entwickelter Blätter an den Triebspitzen. Die Blätter können als mesomorph bezeichnet werden, da sie weder xeromorph noch hygromorph sind. Meist sind sie relativ weich, weswegen WALTER (1968) die Bezeichnung malakophyll verwendet (griechisch: malakos = weich, aber nicht wegen Behaarung). Die harten Blätter des Hartlaubbusches können auch als sklerophyll bezeichnet werden (vom Griechischen skleros = hart). In der Tab. 1 sind allgemeine Merkmale und Standortsangaben sowie die Namen, die die beiden erwähnten Typen von Gebüsch-Oekosystemen in den verschiedenen Gebieten haben, zusammengestellt. Je nach geologischer Unterlage, Relief und Lokalklima kommen ganz verschiedene Varianten dieser Oekosysteme vor. Ausserdem prägt das Feuer, das in Gebieten mit mediterranem Klima als natürlicher Faktor anzusehen ist, die Vegetation entscheidend (WALTER 1968, BISWELL 1974, NAVEH 1974). Und der Mensch hat die Vegetation aller Winterregengebiete stark beeinflusst: durch künstliches Abbrennen, Weidenlassen von Ziegen, Schafen und Rindern, Holznutzung, Anbau von Kulturpflanzen usw. (siehe z.B. WALTER 1968, ASCHMAN 1973, NAVEH und DAN 1973, OBERDORFER 1960).

Als Ergänzung zu den in Kap. 1 erwähnten Arbeiten seien hier einige wichtige, besonders pflanzensoziologische Vegetationsbeschreibungen erwähnt; solche gibt es für das gesamte Mittelmeergebiet (RIKLI 1942-1948), Südfrankreich (Arbeiten von BRAUN-BLANQUET, insbesondere jene von 1936), Südosteuro-pa (HORVAT et al. 1974) und den Mittleren Osten (ZOHARY 1973). Vor Kurzem haben BARBOUR und MAJOR (1977) einen Gesamtüberblick über die Vegetation Kaliforniens herausgegeben (siehe dazu auch KNAPP 1965). Eine pflanzensoziologische Gliederung Chiles hat unter anderem OBERDORFER (1960) ausgearbeitet; viele Vegetationsuntersuchungen Australiens zitiert SPECHT (1973).

Tab. 1. Wichtige Merkmale, Standorte und Namen der Gebüsch-Oekosysteme der Hartlaubgebiete.

| Merkmale gut entwickelter Stadien             | Immergrüner Hartlaubbusch                                       | Trockenkahl-mesomorpher Busch   |
|---|---|---|
| Höhe  | 1 - 4 m   | 0,3 - 1,5 m   |
| Wichtige Lebensformen                         | Immergrüne Hartlaubsträucher (Sklerophylle)                     | Trockenkahl-mesomorphe (malakophylle) Sträucher, graminoiden Hemikryptophyten, (Therophyten, Geophyten) |
| Anpassung an Feuer                            | vorhanden   | vorhanden   |
| Natürliche Standorte                          | trocken, aber nicht dürr  | dürr  |
| Zum Teil anthropogene Ersatzgesellschaft von: | immergrünem Hartlaubwald  | immergrünem Hartlaubbusch   |
| Namen*  |   |   |
| Mittelmeergebiet                              |   |   |
| Italien                                       | macchia   | macchia a cisti, gariga   |
| Frankreich                                    | maquis (oft auf Silikat)<br>garigue m. <i>Quercus coccifera</i> | garigue (oft auf Karbonat)  |
| Spanien                                       | monte bajo, matorral  | tomillares (mit <i>Thymus</i> )   |
| Balkan  | xerovuni, (phrygana)  | phrygana  |
| Israel  | choresh (maquis)  | batha (garigue)   |
| Kalifornien                                   | (hard) chaparral<br>sclerophyll scrub                           | drought-deciduous scrub,<br>coastal sage (soft chaparral)   |
| Chile   | matorral (espinal)  |   |
| Australien                                    | mallee-scrub,<br>mulga scrub,<br>heath (wenn erikoid)           |   |
| Südafrika                                     | fynbos  | renosterbos   |

\* Nach Angaben in RIKLI (1943-1948), SPECHT (1969), BISWELL (1974), NAVEH (1974) und anderen.

## 4.2. Konvergenz bei den mediterranen Sträuchern

### 4.2.1. Paläogeschichte der mediterranen Vegetationen

Für unsere Untersuchungen der Konvergenz von Ökosystemen mit mediterranen Sträuchern ist wichtig zu wissen, ob diese unabhängig voneinander entstanden sind und welcherart die Entstehungsbedingungen waren. Diese Fragen sollen mit Hilfe der eingehenden paläohistorischen Arbeiten von AXELROD (1973) und von RAVEN (1973) abgeklärt werden.

Das mediterrane, durch Winterregen und Sommertrockenheit charakterisierte Klima ist in Kalifornien, im Mittelmeergebiet und wohl auch in Chile, Südafrika und Südastralien erst in geologisch jüngster Zeit, nämlich im Pleistozän entstanden. Es ist dort also nicht älter als etwa 1 Million Jahre (AXELROD 1973). Dies ist zu wenig Zeit für die Evolution der immergrün-skleromorphen und trockenkahl-mesomorphen Lebensstrategie aus völlig andersartigen Strategien. In den Erdperioden vor dem Pleistozän waren Kalifornien und das Mittelmeergebiet im Bereich der Randtropen (RAVEN 1973) mit reichlichem Sommerniederschlag und immergrünen Wäldern und Savannen (AXELROD 1973). Nach AXELROD (1973, S. 272) muss man sich vorstellen, dass seit jener Zeit an besonderen, trockenen Standorten Bäume und Sträucher mit tiefem Wurzelwerk und immergrünem und hartem (skleromorphen) Laub zu entstehen begannen. Fossilien aus dem Eozän beweisen dies. Als darauf das Klima zunehmend trockener wurde, erwiesen sich diese Formen als besonders gut angepasst: aus dem Spät-Miozän (vor mehr als 12 Millionen Jahren) sind viele immergrüne und hartlaubige Holzpflanzen bekannt, die kaum zu unterscheiden sind von jenen, die heute in Kalifornien und im Mittelmeergebiet vorkommen. Als dann im Pleistozän die Gebiete mit sogenanntem Mediterranklima die heutige Lage und Ausdehnung erlangten, entwickelte sich aus den erwähnten Holzpflanzen-Formen die Strauch- und Baum-Komponente der mediterranen Vegetation. Die krautige Komponente dieser Vegetation ist nach AXELROD (1973) ganz anders entstanden, nämlich in den heutigen Gebieten mit mediterranem Klima, unter dem Einfluss dieses besonderen Klimas. Ähnlich wie in Kalifornien und dem Mittelmeergebiet dürfte nach AXELROD (1973) auch die Paläogeschichte der mediterranen Gebiete der

südlichen Hemisphäre gewesen sein.

Zur Frage, ob die mediterranen Ökosysteme unabhängig voneinander entstanden sind, lässt sich aufgrund der Paläogeschichte sagen, dass nicht nur die mediterranen Ökosysteme der südlichen Hemisphäre, sondern auch jene der nördlichen Hemisphäre unabhängig voneinander entstanden sind. Denn, nachdem das mediterrane Klima und somit die mediterrane Vegetation in der heutigen Lage und Ausdehnung entstanden waren, konnte niemals mehr ein direkter Austausch zwischen diesen Vegetationen stattfinden.

Allerdings kommen viele Gattungen sowohl im Mittelmeergebiet wie auch in Kalifornien vor, z.B. *Quercus*, *Rhamnus*, *Lonicera*, *Prunus*, *Rosa*. Die einzelnen Arten dieser Gattungen haben sich jedoch unabhängig voneinander entwickelt (RAVEN 1973). Es erhebt sich nun natürlich die Frage, ob man von Konvergenzen sprechen kann, wenn diese Arten ähnliche Strukturen und Funktionen haben. Dazu müsste man auf jeden Fall wissen, ob der gemeinsame Vorfahre schon ähnliche Strukturen und Funktionen hatte, wie die heutigen Vertreter. Ist dies der Fall, so müsste man eher von Divergenz (in Richtung auf verschiedene Arten) als von Konvergenz sprechen. War der gemeinsame Vorfahre der Arten hingegen strukturell-funktionell stark verschieden von den heutigen, einander ähnlichen Vertretern, so muss man von paralleler Evolution sprechen. Auf jeden Fall kann man bei den Arten von Gattungen, die das Mittelmeergebiet und Kalifornien gemeinsam haben, nicht von Konvergenz sprechen, weil die Evolution nicht von phylogenetisch verschiedenen Ausgangspunkten ausgegangen ist.

#### 4.2.2. Konvergenz physiognomischer und morphologischer Merkmale der Sträucher

Physiognomische, morphologische und phänologische Merkmale, sowie die Familienzugehörigkeit dominanter und charakteristischer immergrüner Hartlaubsträucher und trockenkahl-mesomorpher Sträucher aus Kalifornien, Chile und dem nordwestlichen Mittelmeergebiet sind in den Tab. 2 und 3 zusammengestellt. Diese Tabellen dienen auch als Grundlage für die Kapitel 4.2.3.-4. und 4.3.1., in denen die Standortsansprüche, die Ökophysiologie und die Rolle im Ökosystem von einigen dieser Sträucher besprochen werden. Die Darstellungsart und die meisten Angaben über die kalifornischen und chilenischen Sträucher entstammen der fast 100 Arten beschreibenden Arbeit von PARSONS (1973). Die Angaben über die Sträucher des Mittelmeergebietes wurden vom Autor auf mehreren Exkursionen nach Italien, Südfrankreich, Nordspanien und Nordjugoslawien erarbeitet; ausserdem wurden die Floren von GIACOMINI und FENAROLI (1958), FIORI (1923-1929) und FOURNIER (1946), sowie WALTER (1968) herangezogen.

Tab. 2. Gruppierung von immergrünen Hartlaubsträuchern aus Südkalifornien, Mittelchile und dem n.w. Mittelmeergebiet gemäss (blatt-)morphologischer und ökologischer Ähnlichkeit.

| Gebiet | STRAUCHART, AUTOR,<br>FAMILIE  | Höhenklasse<br>m | BLATTMERKMALE |              |      |                                    |               |           |        |                                  | PHAENOLOGIE     |    | Anpassung<br>an Feuer | Standort |
|--------|--|------------------|---------------|--------------|------|------------------------------------|---------------|-----------|--------|----------------------------------|-----------------|----|-----------------------|----------|
|        |  |                  | Winkel        | Größenklasse | Rand | Skleromorphie<br>g/dm <sup>2</sup> | Reflektivität | Behaarung | Geruch | Vegetatives<br>Wachstum<br>Monat | Blühen<br>Monat |    |                       |          |
| Kl.    | <i>Heteromeles arbutifolia</i> Roem.<br>ROSACEAE                                     | 3-5              | V             | D            | Z    | skl.<br>(2,2)                      | r             | 0/0       | -      | 4-7                              | 7-8             | +  | t-m                   |          |
|        | Ch. <i>Kageneckia oblonga</i> R. & Pav.<br>ROSACEAE                                  | 3-5              | V             | D            | Z    | skl.<br>(2,1)                      | R             | 0/0       | -      | 10-7                             | 4-5             | +  | m                     |          |
|        | Mm. <i>Arbutus unedo</i> L.<br>ERICACEAE   | 3-5              | V             | C            | Z    | int.<br>(1,8)                      | RR            | 0/0       | -      | 10-7                             | 10-3            | +  | t                     |          |
| Kl.    | <i>Rhus ovata</i> Wats.<br>ANACARDIACEAE   | 2-3              | 45            | D            | G    | skl.<br>(2,5)                      | RR            | 0/0       | +      | 5-7                              | 6-8             | +  | t-m                   |          |
|        | Ch. <i>Lithraea caustica</i> (Mol.) H. & A.<br>ANACARDIACEAE                         | 3-5              | 45            | C            | G    | skl.<br>(2,5)                      | r             | 0/0       | -      | 9-2<br>5-6                       | 6-7             | +  | d-m                   |          |
| Kl.    | <i>Ceanothus greggii</i> var.<br><i>perplexens</i> (Trel. Jeps.<br>RHAMNACEAE        | 2-3              | 45            | B            | Z    | skl.                               | r             | 0/0       | -      | 12-1<br>3-7                      | 3-4             | -  | d-m                   |          |
|        | Ch. <i>Colliguaya odorifera</i> Mol. —<br>EUPHORBIACEAE                              | 2-3              | V             | C            | Z    | skl.<br>(2,5)                      | R             | 0/0       | -      | 11-6                             | 2-5             | +  | d-m                   |          |
|        | Mm. <i>Rhamnus Alaternus</i> L.<br>RHAMNACEAE  | 3-5              | 45            | B            | Z    | skl.                               | R             | 0/0       | -      |                                  | 1-4             | +  | d-t                   |          |
| Kl.    | <i>Adenostoma fasciculatum</i> H. & A.<br>ROSACEAE                                   | 1-2              | X             | An           | G    | skl.                               | r             | 0/0       | -      | 6-7                              | 3-7             | +  | d-m                   |          |
|        | Ch. <i>Baccharis linearis</i> (R. & Pav.)<br>Pers. COMPOSITAE                        | 2-3              | H             | B            | G    | int.                               | r             | 0/0       | -      | nb                               | nb              | nb | d-m                   |          |
|        | Ch. <i>Baccharis nosmaniniholia</i> var.<br><i>callistomoides</i> Heer<br>COMPOSITAE | 2-3              | 45            | B            | G    | int.                               | r             | +/+       | +      | 6-11                             | 8-11            | nb | d-m                   |          |
|        | Ch. <i>Satureja gilliesii</i> (Grah.) Big.<br>LABIATAE                               | 1-2              | 45            | B            | G    | int.                               | r             | 0/0       | ++     | 11-12<br>6                       | 6-7             | +  | d-m                   |          |
|        | Mm. <i>Erica arborea</i> L.<br>ERICACEAE   | 2-3              | X             | An           | G    | skl.                               | nb            | 0/0       | -      |                                  | 3-6             | +  | d-m                   |          |

Tab. 3. Gruppierung von trocken-kahl mesomorphen Sträuchern aus Südkalifornien, Mittelchile und dem n.w. Mittelmeergebiet gemäss (blatt-)morphologischer und ökologischer Ähnlichkeit.

| Gebiet<br>STRAUCHART, AUTOR,<br>FAMILIE                          | Höhenklasse<br>m | BLATTMERKMALE |               |      |                                    |               |           | PHÄNOLOGIE |                                  | Anpassung<br>an Feuer | Standort |
|--|------------------|---------------|---------------|------|------------------------------------|---------------|-----------|------------|----------------------------------|-----------------------|----------|
|  |                  | Winkel        | Grössenklasse | Rand | Skleromorphie<br>g/dm <sup>2</sup> | Reflektivität | Behaarung | Geruch     | Vegetatives<br>Wachstum<br>Monat | Blühen<br>Monat       |          |
| Kl. <i>Salvia leucophylla</i> Greene<br>LABIATAE                 | 1-2              | H             | C             | L    | mes.<br>(1,6)                      | r             | +/+       | -          | 12- 6                            | 5-7                   | d        |
| Ch. <i>Lepechinia salviae</i> (Lindl.) Epl.<br>LABIATAE          | 1-2              | 45            | C             | L    | mes.<br>(1,3)                      | r             | +/+       | +          |                                  |                       | nb       |
| Mm. <i>Cistus salviaefolius</i> L.<br>CISTACEAE                  | 0,5-1            | X             | C             | L    | mes.<br>(1,6)                      | r             | +/+       | +          |                                  | 4-6                   | t-m      |
| Mm. <i>Cistus albidus</i> L.<br>CISTACEAE                        | 0,5-1            | H             | C             | L    | int.<br>(1,9)                      | r             | +/+       | -          |                                  | 4-6                   | d        |
| Kl. <i>Salvia mellifera</i> Greene<br>LABIATAE                   | 1-2              | 45            | B             | G    | int.<br>(1,9)                      | r             | +/+       | ++         | 12- 6                            | 4-6                   | d        |
| Mm. <i>Cistus monspeliensis</i> L.<br>CISTACEAE                  | 1-2              | H             | B             | G    | mes.<br>(1,5)                      | r             | +/+       | +          |                                  | 4-6                   | d        |
| Kl. <i>Pentstemon iernatus</i> Torr. ex Gray<br>SCROPHULARIACEAE | 0,5-1            | 45            | B             | Z    | int.                               | nb            | 0/0       | -          |                                  | 6-9                   | m        |
| Ch. <i>Podanthus mitiqui</i> Lindl. —<br>COMPOSITAE              | 1-2              | X             | C             | Z    | mes.<br>(1,4)                      | R             | 0/0       | -          |                                  |                       | d-m      |

Beschreibung der in Tab.2 u.3 verwendeten Merkmale und Abkürzungen. Angaben für Kalifornien (= Kl.) und Chile (= Ch.) grossenteils aus PARSONS (1973). Mm. = Mittelmeergebiet. Unterstrichene Arten wurden von GIGON (1978) ökophysiologisch untersucht.

Allgemein gilt: + = vorhanden, - = fehlend, nb = nicht bestimmt

Winkel:

Grösse:

Blattrand:

Skleromorphie

Reflektivität:

Behaarung:

Phänologie:

Standort:

V = vertikale, H = horizontale, 45 = vorwiegend 45° geneigte Blattstellung, X = alle Richtungen

A < 25 mm<sup>2</sup> < B < 225 mm<sup>2</sup> < C < 1125 mm<sup>2</sup> < D < 2025 mm<sup>2</sup>, n = Nadelblatt

G = ganzrandig, L = gelappt, Z = gezähnt

r = gering, R = mittel, RR = stark. Schätzungen

0/0 = kahl, 0/+ unterseits, +/- beidseits behaart

Zahlen = Monate, wobei zur besseren Vergleichbarkeit die Angaben für Chile um 6 Monate verschoben wurden (Südhemisphäre). Angaben z.T. aus MOONEY et al. (1974), FIORI (1923-29), FORNIER (1946).

d = dürr, t = trocken, m = mässig trocken. Alles in 350-1100 m in Südkalifornien (Kl.), 600-1100 m in Mittelchile (Ch.) bzw. in 0-500 m im nordwestlichen Mittelmeergebiet (Mm.).

In 2-12 g Trockengewicht  
dm<sup>2</sup> Blattfläche  
(einseitig)

### Immergrüne Hartlaubsträucher

In der Tab. 2 wurde versucht, Vertreter immergrüner Hartlaubsträucher aus Kalifornien, Mittelchile und dem Mittelmeergebiet zu Gruppen mit möglichst ähnlicher Physiognomie, Morphologie und Phänologie zusammenzustellen. Diese Gruppen sind durch horizontale Striche voneinander getrennt. Es zeigt sich auf den ersten Blick, dass trotz der geographischen und phylogenetischen Verschiedenheit innerhalb der Gruppen eine grosse Aehnlichkeit besteht (vgl. auch Abb. 8). Besonders gross, bis in die Blattstellung und -zählung (vgl. auch Abb. 8), die Kahlheit, den Mangel an Geruch und die Anpassung an das Feuer ist die Aehnlichkeit in der ersten Gruppe, also zwischen *Arbutus unedo* (Mittelmeergebiet), *Heteromeles arbutifolia* (Kalifornien) und *Kageneckia oblonga* (Chile). Die Aehnlichkeit der Blätter wurde sogar im wissenschaftlichen Namen festgehalten! In einem auf 17 strukturellen und funktionellen Merkmalen basierenden Vergleich von insgesamt 64 Straucharten aus Kalifornien und Chile errechnete PARSONS (1976) für das Paar *Heteromeles* und *Kageneckia* einen Distanzkoeffizienten von 0,25. Die Distanzkoeffizienten der anderen Paare, auch solchen des gleichen geographischen Gebietes, liegen meist um 0,5.

Auch innerhalb der anderen Gruppen der Tab. 2 ist die physiognomische und morphologische Aehnlichkeit zwischen den Vertretern aus Kalifornien, Chile und dem Mittelmeergebiet sehr gross. Dies geht aus der Tabelle so einfach hervor, dass es nicht ausführlich diskutiert zu werden braucht. Bemerkenswert ist, dass in allen drei Gebieten Sträucher mit sehr kleinen, schmalen bis nadelförmigen Blättern vorkommen (vgl. auch Abb. 8), und zwar in völlig verschiedenen Familien. Auf die auffallende Tatsache, dass diese Sträucher alle Standorte, von dürr bis mässig trocken besiedeln können, wird in Kapitel 4.2.3. näher eingegangen.

### Trockenkahle, mesomorphe Sträucher

Wie im vorhergehenden Kapitel, wurde auch in Tab. 3 versucht, Vertreter trockenkahl-mesomorpher Sträucher aus drei Erdteilen zu Gruppen mit möglichst ähnlicher Physiognomie, Morphologie und Phänologie zusammenzustellen. Auch hier zeigen sich, besonders in den ersten beiden Gruppen, auffallende Aehnlichkeiten zwischen den Vertretern aus Kalifornien, Chile und dem Mittelmeergebiet. Sie erstrecken sich auf Wuchshöhe, Blattgrösse, -rand,

-reflektivität und -bahaarung. Den kalifornischen und chilenischen Labiaten-Sträuchern entsprechen im nordwestlichen Mittelmeergebiet die Cistaceen-Sträucher auffallend gut (vgl. auch ZINKE 1973). Dies ist bemerkenswert, da Labiaten auch im nordwestlichen Mittelmeergebiet häufig vorkommen und in bestimmten Typen von Garigue sogar dominieren (*Lavandula*, *Thymus*, *Hyssopus* usw.). Aber diese Arten werden nur 0,5 m hoch und haben kleinere Blätter, so dass sie den Labiaten in Kalifornien und Chile nicht entsprechen (besser entsprechende Labiaten gibt es im östlichen Mittelmeergebiet). Zu erwähnen ist noch, dass im nordwestlichen Mittelmeergebiet keine Art gefunden werden konnte, die *Penstemon* und *Podanthus* physiognomisch und morphologisch entspricht.

Im Gesamtüberblick zeigt sich, dass innerhalb der immergrünen Hartlaubsträucher und innerhalb der trockenkahl-mesomorphen Sträucher aus Kalifornien, Chile und dem Mittelmeergebiet eine ausgeprägte physiognomische, morphologische und phänologische Konvergenz vorliegt. Die Sträucher des Mittelmeergebietes können trotz des in Kap. 4.2.1. Gesagten in diese Aussage über Konvergenz eingeschlossen werden, denn sie stammen aus anderen Familien als die analogen Vertreter in Kalifornien und natürlich auch in Chile.

#### 4.2.3. Konvergenz der Hartlaubsträucher bezüglich der Standortsansprüche

Nachdem im vorhergehenden Kapitel eine ausgeprägte physiognomische und morphologische Aehnlichkeit und somit Konvergenz zwischen kalifornischen, chilenischen und nordwest-mediterranen Sträuchern festgestellt wurde, wird im vorliegenden Kapitel untersucht, ob einander entsprechende Arten auch an ähnlichen Standorten vorkommen. Die Abb. 8 stellt das Vorkommen konvergenter Arten entlang eines Feuchtigkeitsgradienten (auf karbonatfreiem Substrat) dar, der von der dünnen Kuppe bis zur mässig trockenen Schlucht geht. In der obersten und in der untersten Reihe der Abb. 8 ist die Situation klar: physiognomisch und morphologisch ähnliche Arten kommen auch an ähnlichen Standorten vor. Dies lässt auf eine ausgeprägte physiologisch-ökologische Konvergenz bezüglich des Energie- und Wasserhaushaltes der Sträucher schliessen (siehe 4.2.2.). Bei den Sträuchern mit nadeligen oder sehr schmalen Blättern (siehe mittlere Reihe Abb. 8) fällt auf, dass die kalifornische Art *Adenostoma fasciculatum* von den dünnen bis zu den mässig trockenen Standorten mit hoher relativer Frequenz vorkommt. Aehnlich breit dürfte auch die Standortsamplitude von *Erica arborea* (Mittelmeergebiet) sein, doch liegen hier keine quantitativen Untersuchungen vor. In Mittelchile hat keine einzelne schmalblättrige Art eine solch breite Amplitude; *Satureja gilliesii*, z.B. kommt an trockenen Nordhängen (Südhemisphäre) nur selten vor. Eine gute Entsprechung mit der Situation in Kalifornien und dem Mittelmeergebiet ergibt sich jedoch, wenn die gesamte relative Frequenz aller schmalblättrigen Arten der chilenischen Hartlaubvegetation betrachtet wird. Zu dieser gehören ausser *Satureja* auch noch *Baccharis linearis* und *B. rosmarinifolia*. PARSONS (1973, S.66) schreibt dazu, dass in Chile offensichtlich mehrere Arten die ökologische Rolle einer einzigen Art in Kalifornien ausfüllen und dass solche ökologische Stellvertretungen in natürlichen Oekosystemen recht häufig sein könnten.

Nebenbei sei erwähnt, dass es auffallend ist, wie erfolgreich immergrüne Sträucher mit nadeligen oder schmalen Blättern an den verschiedensten Standorten sind. Bei den Bäumen fand KLÖTZLI (1975) etwas ähnliches in der "Allzeit-bereit-Strategie" der immergrünen, pinoiden Nadelbäume.

# STANDORT UND BLATTUMRISS MEDITERRANER HARTLAUBSTRÄUCHER

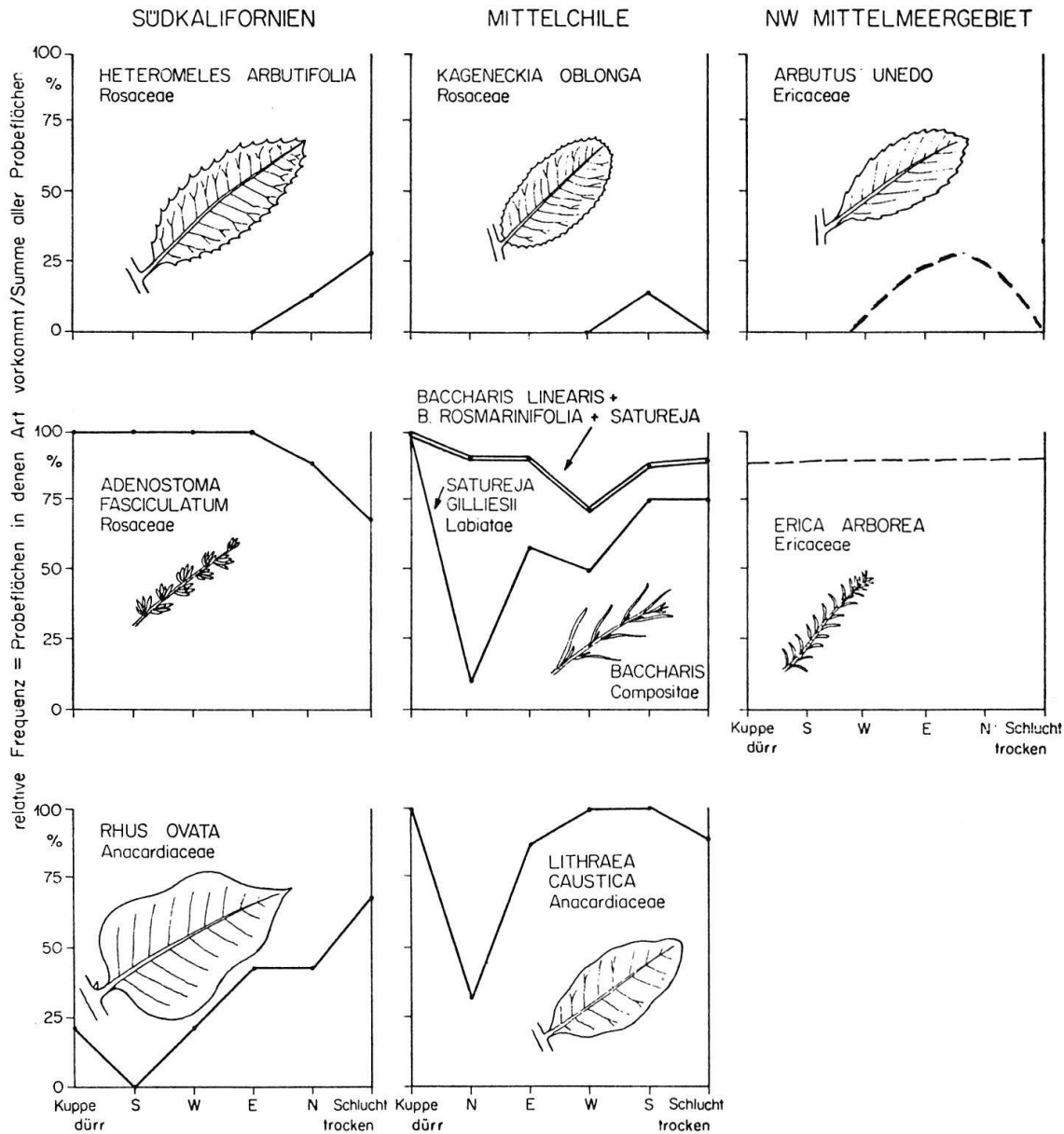


Abb. 8. Ähnlichkeiten in Blattumriss und Standort bei mediterranen Hartlaubsträuchern. Daten für Kalifornien und Chile aus PARSONS (1973). Weitere Erläuterungen siehe Text.

#### 4.2.4. Oekophysiologische Konvergenz der Sträucher

Die Frage, ob bei den mediterranen Sträuchern zusätzlich zur Konvergenz in Morphologie, Phänologie und jener in den Standortsansprüchen auch eine Konvergenz in der Oekophysiologie besteht, wurde unter anderem von MOONEY und DUNN (1970a u. b) bearbeitet. Am ausführlichsten sind die Untersuchungen von GIGON (1978), die im folgenden kurz zusammengefasst werden. Mit einem mobilen Gaswechsellabor (vgl. MOONEY et al. 1971) wurden Photosynthese, Atmung, Wasserstress und andere ökophysiologische Eigenschaften von insgesamt 13 mediterranen Sträuchern gemessen, die unter identischen Bedingungen in einem Versuchsgarten bei Stanford, Kalifornien, wuchsen. Die Messbedingungen in den Gaswechselkammern waren: 25° C, 55 - 80 % relative Luftfeuchtigkeit und Lichtsättigung (Einzelheiten siehe GIGON 1978). Alle Messungen wurden früh morgens durchgeführt.

Die Abbildung 9 zeigt, dass bei den immergrünen Sträuchern *Heteromeles*, *Rhus*, *Kageneckia* und *Colliguaya* die Photosyntheserate (immer bei 25° C) im Mai etwa 5 mg CO<sub>2</sub>/g.h. beträgt und gegen den Herbst auf etwa die Hälfte absinkt. Bei *Salvia mellifera*, *S. leucophylla* und *Podanthus* sind die Werte etwa doppelt so hoch und sinken dann sehr stark ab, begleitet vom Laubfall dieser trockenkahlen Arten. Die Rate der Dunkelatmung ist bei den immergrünen Sträuchern ein wenig tiefer als bei den trockenkahlen. Oekophysiologisch sehr aufschlussreich ist der jahreszeitliche Gang des sogenannten Blattwiderstandes  $r_1$ . Dieser ist, vereinfacht gesagt, ein Mass für den Oeffnungszustand der Spaltöffnungen: je grösser die Werte für den Blattwiderstand, desto stärker geschlossen die Spaltöffnungen und desto geringer der Gaswechsel. Es zeigt sich nun, dass bei den immergrünen Hartlaubsträuchern der Blattwiderstand mit fortschreitender Sommertrockenheit immer stärker zunimmt, was eine Drosselung des Wasserverlustes bewirkt: das Austrocknen dieser Sträucher wird gebremst. Dies zeigt sich auch im relativ geringen Xylem-Wasserstress (vgl. GIGON 1978). Im Gegensatz dazu bremsen die trockenkahle mesomorphen Sträucher ihren stomatären Wasserverlust kaum ( $r_1$  bleibt relativ niedrig), erleiden dadurch einen hohen Xylem-Wasserstress (GIGON 1978 mass Werte bis -55 bar) und werfen schliesslich die Blätter ab.

# ÖKOPHYSIOLOGIE MEDITERRANER STRÄUCHER

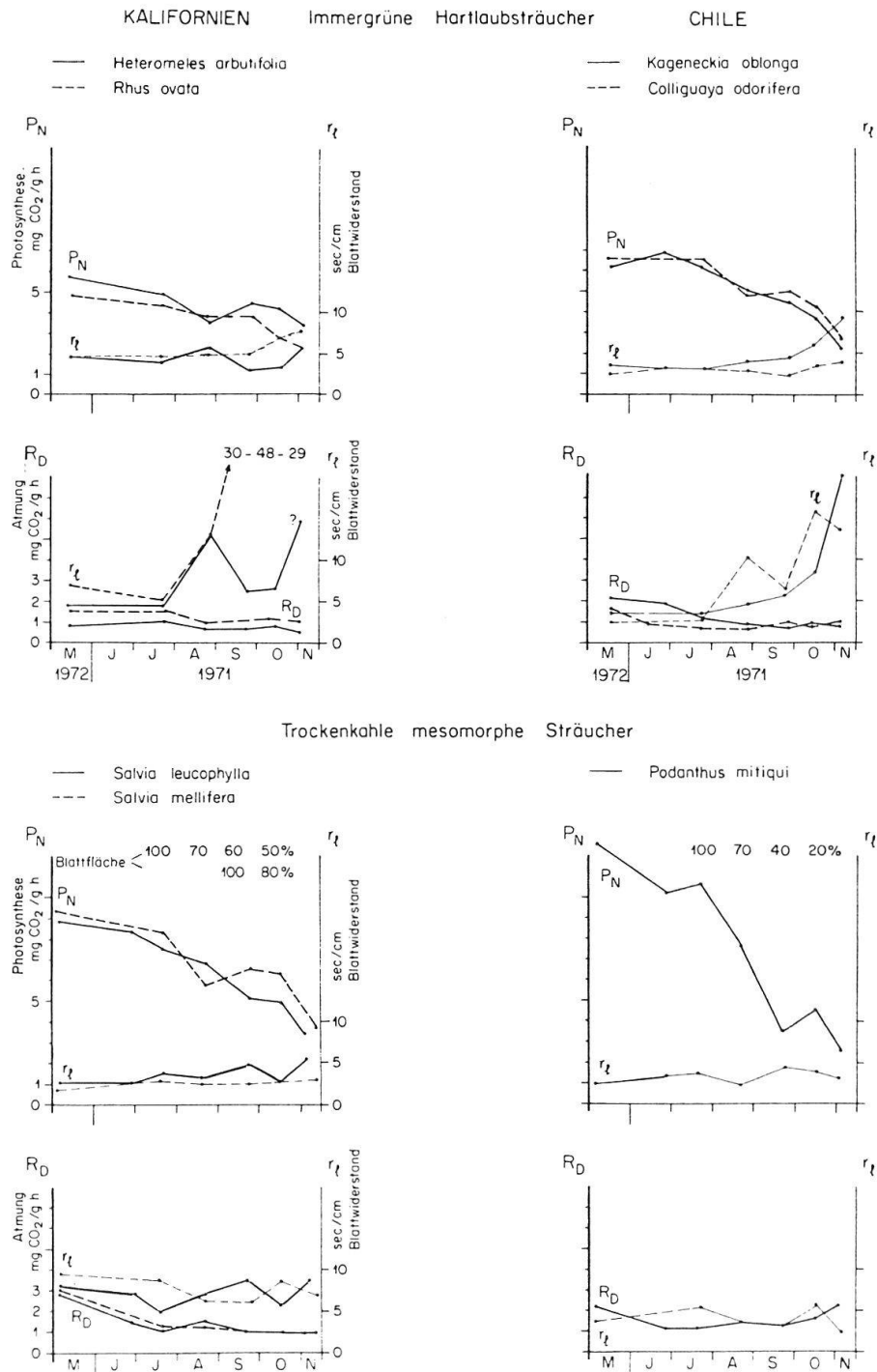


Abb. 9. Ähnlichkeit in der Ökophysiologie bei immergrünen Hartlaubsträuchern und bei trockenkahle-mesomorphen Sträuchern aus Kalifornien und Chile. Messungen unter den gleichen experimentellen Bedingungen und, ausser bei *Podanthus*, Mittelwert aus zwei Wiederholungen (Sträuchern) pro Art. Verändert aus GIGON (1978).

Der Gesamtvergleich der Oekophysiologie der Sträucher von Abb. 9 zeigt, dass die Aehnlichkeit zwischen den immergrünen Hartlaubsträuchern aus Kalifornien und Chile grösser ist, als die Aehnlichkeit zwischen den immergrünen und den trockenkahlen Sträuchern, die in ein und demselben geographischen Gebiet vorkommen. Entsprechendes gilt auch für die trockenkahlmesomeomorphen Sträucher. Auch bei den ökophysiologischen Merkmalen liegt also eine Konvergenz innerhalb der Gruppe der immergrünen Hartlaubsträucher und innerhalb der Gruppe der trockenkahl-mesomorphen Sträucher vor! Wie stark diese Konvergenz ist, geht unter anderem daraus hervor, dass sie auch dann feststellbar ist, wenn die Sträucher völlig unnatürlichen experimentellen Bedingungen ausgesetzt sind, z.B. zweimal wöchentlicher Bewässerung während des ganzen Sommers (vgl. GIGON 1978).

In eine andere Richtung der Oekophysiologie führen die Untersuchungen des osmotischen Wertes von Presssaft von Blättern (siehe WALTER 1968). Diese Werte liefern einen Einblick in die Wasserverhältnisse der Pflanzenzellen: je höher der osmotische Wert, desto angespannter die Hydratur der Pflanze. Die Untersuchungen von BRAUN-BLANQUET und WALTER (1931) zeigen, dass sich die osmotischen Werte von Hartlaubpflanzen des Mittelmeergebietes, wie *Quercus ilex* L., *Q. coccifera* L. (Fagaceae) und *Pistacia lentiscus* L. (Therebinthaceae) im Jahreslauf zwischen 15 und 25 atm\* bewegen. Sie sind also recht hoch und schwanken relativ wenig (hydrostabiles Verhalten). Ganz anders ist der Jahresgang der trockenkahl-mesomorphen (malakophyllen) Pflanzen, wo in der feuchten Jahreszeit Werte zwischen 10 und 25, in der trockenen solche über 40 atm gemessen wurden (hydrolabiles Verhalten). In Mittelchile mass KUBITZKI (1964) an den Hartlaubgewächsen *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae), *Peumus boldo* Mol. (Monimiaceae) und *Sophora tetraptera* Ait. (Leguminosae) Werte zwischen 15 und 22 atm. Im mediterranen Klimagebiet des Kaplandes ergaben die Untersuchungen von WALTER und VAN STADEN (1965), dass die immergrünen Hartlaubpflanzen *Leucospermum conocarpum* R.Br. (Proteaceae), *Protea arborea* Schult. Mant. und *P. neriifolia* R.Br. osmotische Werte in den alten Blättern haben, die im Jahreslauf zwischen (10)-12-22 atm

---

\* Korrekt müssten die osmotischen Werte (Potentiale) mit negativem Vorzeichen angegeben werden. Um den Text nicht zu komplizieren, wird dies hier aber nicht gemacht.

schwanken; also auch hier hydrostabiles Verhalten. In West-Australien schliesslich ergaben die Messungen von GRIEVE und HELLMUTH (1970), dass die osmotischen Werte von Hartlaubpflanzen mit nicht erikoidem Laub in der feuchten Jahreszeit um 10-12, in der trockenen zwischen 18 und 28 atm betragen. Die untersuchten Pflanzen waren mehrere Arten von *Eucalyptus* (Myrtaceae) und *Banksia* sowie *Stirlingia latifolia* (R.Br.) Steud. (beides Proteaceae) und *Hardenbergia comptoniana* (Andr.) Benth. (Leguminosae). Ausserdem gab es noch weitere Arten, die im Sommer osmotische Werte von 37 bis 40 atm haben.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass bei ganz verschiedenen Pflanzenfamilien aus vier, in verschiedenen Florenreichen liegenden Gebieten mit mediterranem Klima, Hartlaubpflanzen vorkommen, die im osmotischen Wert der Blätter recht ähnlich sind; auch hier also eine deutliche ökophysiologische Konvergenz.

#### 4.3. Konvergenz bei den Oekosystemen mit mediterranen Sträuchern

Von Konvergenz auf der Stufe des Oekosystems (bzw. der Lebensgemeinschaft) kann man sprechen, wenn bei den grossen Kompartimenten, also Produzenten, Destruenten und Konsumenten oder wenigstens ganzen Gruppen verschiedenartiger Organismen ähnliche Strukturen und Funktionen festzustellen sind, bei gleichzeitig verschiedener Phylogenie.

##### 4.3.1. Konvergenz bei den Produzenten

Qualitative und teilweise auch quantitative Aussagen über die Ähnlichkeit und meist auch die Konvergenz der Vegetationen mediterraner Klimagebiete wurden von GRISEBACH (1872), RÜBEL (1930), SCHIMPER und FABER (1935), WALTER (1968) und vielen anderen gemacht. NAVEH (1967) verglich die mediterrane Vegetation von Israel mit jener von Kalifornien und SPECHT (1969) jene von Süd-Australien, Südfrankreich und Kalifornien. In einem ausführlichen pflanzensoziologischen Vergleich stellte OBERDORFER (1960) eine grosse Ähnlichkeit zwischen den Lebensformenspektren der floristisch nicht miteinander verwandten immergrünen Hartlaubwälder Chiles und des Mittelmeergebietes fest (siehe Tab. 4). Eingehende Vergleiche zwischen den Vegetationen von Kalifor-

Tab. 4. Ähnlichkeit der Lebensformenspektren (auf die Artenzahl bezogen) zwischen immergrünen Hartlaubwäldern Chiles und Südfrankreichs, sowie, zum Vergleich, Lebensformenspektrum von Flaumeichenwäldern im Südjura und Buchenwäldern in den Südseennen.

| Gebiet                             | Chile   |  | Südfrankreich   |   |   |
|------------------------------------|---|--|---|---|---|
| Pflanzen-<br>gesell-<br>schaft     | <i>Boldo-<br/>Cryptoca-<br/>ryetum</i><br><br>(aus<br>OBERDORFER<br>1960) | <i>Beil-<br/>schmied-<br/>ietum</i><br><br>(aus<br>OBERDORFER<br>1960) | <i>Quercetum<br/>ilicis<br/>gallopro-<br/>vinciale</i><br><br>(aus<br>BRAUN-<br>BLANQUET<br>1936) | <i>Querceto-<br/>Buxetum"</i><br><br>(aus<br>QUANTIN<br>1935) | <i>Fagetum<br/>gallicum<br/>conopodie-<br/>tosum</i><br><br>(aus<br>BRAUN-<br>BLANQUET<br>1964) |
| Lebens-<br>form                    | %   | %  | %   | %   | %   |
| <i>Phanaero-<br/>phyta</i>         | 47  | 45   | 40  | 48  | 2   |
| <i>Phanero-<br/>phyta</i>          | 11  | 9  | 14  |   |   |
| <i>scanden-<br/>tia</i>            | 58  | 54   | 54  |   |   |
| <i>Chamae-<br/>phyta</i>           | 5   | 2  | 9   | 3   | 4   |
| <i>Hemi-<br/>crypto-<br/>phyta</i> | 21  | 22   | 24  | 40  | 52  |
| <i>Geo-<br/>phyta</i>              | 8   | 11   | 9   | 5   | 41  |
| <i>Thero-<br/>phyta</i>            | 8   | 9  | 4   | 3   | 2   |
| <i>Epi-<br/>phyta</i>              | 0   | 2  | 0   | 0   | 0   |

nien und Chile haben MOONEY et al. (1970), MOONEY und DUNN (1970a und 1970b), PARSONS (1973 und 1976) sowie PARSONS und MOLDENKE (1975) angestellt. Im folgenden sollen die wichtigsten Ergebnisse der drei letztgenannten Arbeiten dargelegt werden. An der semiariden Küste und in den Vorhügeln der Küstenketten Kaliforniens und Chiles wurden je zehn einander standörtlich genau entsprechende Probeflächen von 100 m<sup>2</sup> gründlich untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass die Chaparralflächen der Vorhügel in Kalifornien weniger

artenreich und dichter sind als jene in Chile (29 Arten aus 23 Gattungen und 15 Familien, gegenüber 45 Arten aus 35 Gattungen und 24 Familien). Eine Ursache hierfür dürfte die längere und intensivere Landnutzung in Chile sein. Weitere wichtige Ergebnisse aus PARSONS und MOLDENKE (1975) sind in der Abb. 10 dargestellt. Die Vorhügel- und die Küstengebüsche ein und desselben geographischen Gebietes haben recht viele Gattungen gemeinsam (Kalifornien 37 %, Chile gar 49 %). Trotzdem unterscheiden sich Vorhügel- und Küstengebüsche strukturell, also in den Anteilen der verschiedenen Lebensformen jeweils stark voneinander (siehe Abb. 10). Umso auffallender sind deshalb die strukturellen Ähnlichkeiten zwischen den einander entsprechenden Vegetationen in Nord- und Südamerika und zwar obwohl sie nur 10 % bzw. 0 % der Gattungen gemeinsam haben! All dies bedeutet eine deutliche Konvergenz in der Vegetationsstruktur. (Leider haben PARSONS und MOLDENKE (1975) die Gattungen, die sie für die obigen Vergleiche herangezogen haben, nicht erwähnt, so dass keine quantitativen Vergleiche mit der Vegetation des Mittelmeergebietes erarbeitet werden können.) Weiter berichten die Autoren, dass in den einander entsprechenden Probestflächen die prozentualen Anteile von Individuen mit bestimmter Blattgrösse und Stacheln (bzw. Dornen) in Kalifornien und Mittelchile sehr ähnlich sind. Bei ornithologischen Untersuchungen stellte CODY (1973a) zudem fest, dass in ausgewählten Probestflächen in Kalifornien und Chile zwischen dem Chaparral und dem Matorral eine gute Übereinstimmung in der Verteilung des Blattwerks im Bestand vorliegt.

PARSONS und MOLDENKE (1975) untersuchten auch die krautigen Pflanzen in den einander standortlich entsprechenden Probestflächen in Kalifornien und Chile. Dabei ergab sich, dass in den beiden Gebieten die relativen Anteile der Perennierenden (ohne Knollen), der Knollenpflanzen, der Sukkulenten und der Einjährigen recht ähnlich sind. Dies ist umso erstaunlicher, als von den 194 in den Probestflächen vorkommenden krautigen Arten (grossteils Einjährige) nur 4 sowohl in Kalifornien wie in Chile vorkommen. Nur von einer dieser Arten, *Mesembryanthemum chilense* Mol., wird angenommen, dass sie natürlicherweise in Kalifornien und in Chile beheimatet ist, also ein disjunktes Areal besitzt. Die drei anderen Arten, *Avena barbata* Poit., *Bromus rigidus* Roth und *Erodium cicutarium* (L.) L'Héritier wurden aus dem Mittelmeergebiet eingeschleppt. Ausser diesen Arten enthalten die gesamten Floren von Kalifornien und Chile noch eine riesige Zahl weiterer Eindringlinge aus dem

# ANTEILE IMMERGRÜNER, TROCKENKAHLER UND SUKKULENTER STRAUCHINDIVIDUEN SOWIE ANZAHL GATTUNGEN IN MEDITERRANEN GEBÜSCHVEGETATIONEN

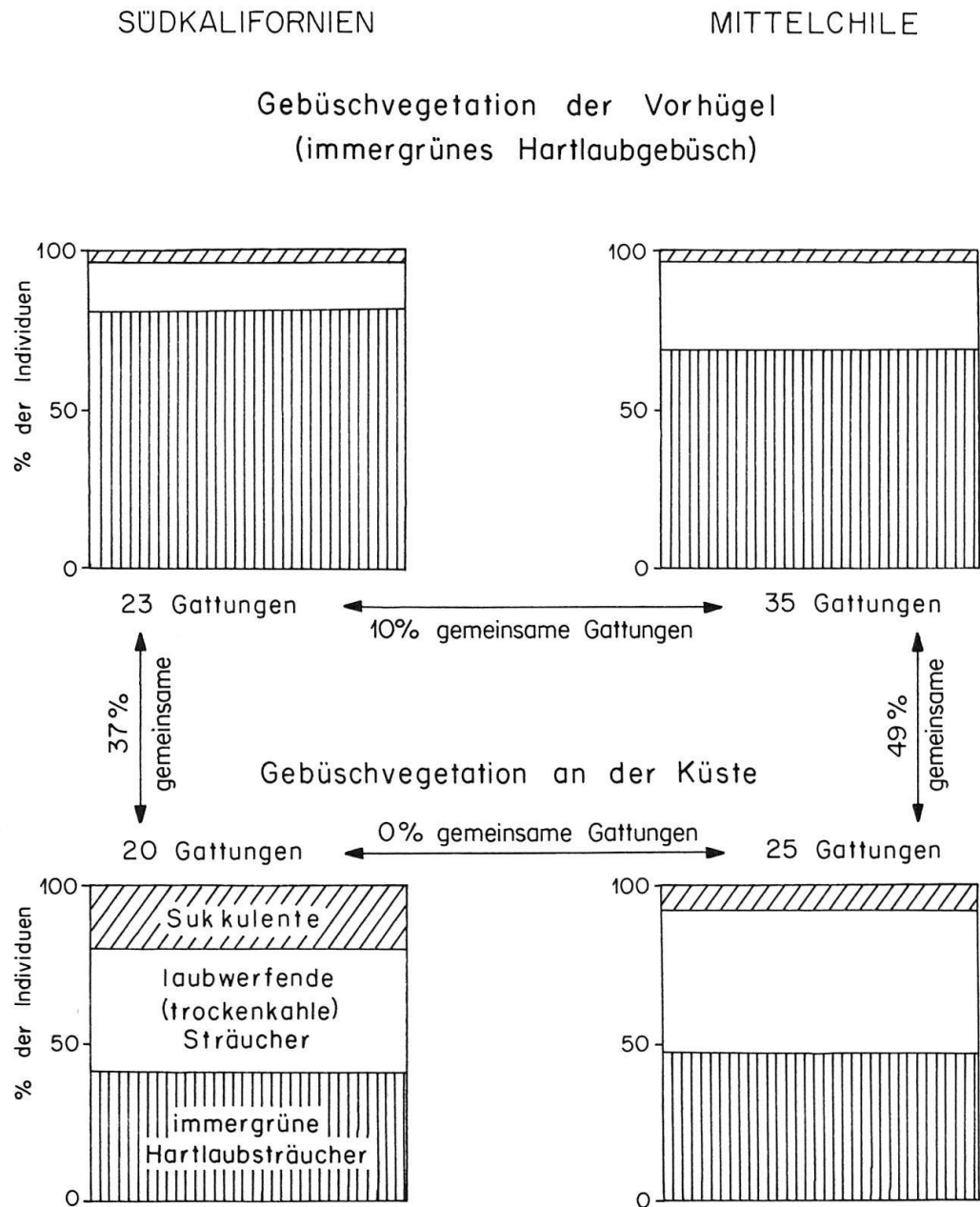


Abb. 10. Ähnlichkeiten in den Anteilen verschiedener Lebensformen bei Gebüschvegetationen der Vorhügel und bei solchen der Küste in Südkalifornien und Mittelchile. Daten aus PARSONS und MOLDENKE (1975).

Mittelmeergebiet (vgl. MUNZ und KECK 1959, REICHE 1896 - 1911). Mindestens 51 in Israel häufige Grasland- und Ruderal-Arten (aus 11 Familien) haben sich in Kalifornien eingebürgert (NAVEH 1967). All dies zeigt, wie ähnlich die Bedingungen in Kalifornien, Mittelchile und dem Mittelmeergebiet sind!

Vergleiche zwischen den mediterranen Oekosystemen Südaustraliens, Kaliforniens und Südfrankreichs hat SPECHT (1969a und 1969b) durchgeführt. Dabei kam er zum Schluss, dass es in diesen Gebieten floristisch nicht verwandte Vegetationen gibt, die eine ausgeprägte Ähnlichkeit in Lebensformenspektrum, Morphologie und z.T. auch in der Phänologie besitzen. Allerdings bemerkt er (1969a), dass diese Ähnlichkeit nicht so allgemein gelte, wie SCHIMPER (1898) und WARMING (1933) dies annahmen, sondern, dass unterschieden werden muss zwischen Vegetationen auf mageren und solchen auf relativ fruchtbaren Böden. Die prägende Wirkung des Bodens hebt im übrigen auch NAVEH (1967) in seinem Vergleich der mediterranen Vegetationen Kaliforniens u. Israels hervor. Ausser den floristischen und morphologischen Vergleichen der Vegetationen hat SPECHT (1969) auch die Energie- und Nährstoffakkumulation in Hartlaub-Oekosystemen in Südaustralien, Kalifornien und Südfrankreich untersucht. Er stellte dabei fest, dass die Tausende von Kilometern voneinander getrennten und aus völlig verschiedenen Arten bestehenden Phytozönosen in den ersten 10 Jahren nach Brand im wesentlichen eine ähnliche durchschnittliche Zunahme der Trockensubstanz besitzen, nämlich 0,6 - 2 t Tr.S./ha und Jahr (unter günstigen Bedingungen bis 4,2 t Tr.S./ha und Jahr). "Kontrollierende" Faktoren für die Wachstumsrate sind Einstrahlung und verwertbares Wasser (und nicht die Artenzusammensetzung der Vegetation).

Die verschiedenen Arbeiten zusammenfassend kann man sagen, dass in der Struktur und, so weit untersucht, auch in der Funktion des Kompartiments der Produzenten Konvergenzen zwischen dem Mittelmeergebiet, Kalifornien, Chile und Australien vorhanden sind.

### Phänologie

Als Ueberleitung zur Untersuchung der Konvergenz bei den Destruenten und Konsumenten eignet sich die Besprechung der Phänologie der Pflanzen recht gut, denn der jahreszeitliche Entwicklungszustand der Pflanzen beein-

flusst die Aktivität jener Kompartimente meist stark (Laubfall, Nährstoffaufnahme, Blüten, Früchten). Dieser Problemkreis wurde von MOONEY et al. (1974) untersucht; einige Angaben dazu finden sich auch in den Tabellen 2 und 3. Es zeigt sich, dass die mediterranen Vegetationen Kaliforniens, Chiles und des Mittelmeergebietes in der gleichen Jahreszeit das stärkste vegetative Wachstum haben, wenngleich sie aus ganz verschiedenen Arten bestehen. Dies ist eine Erscheinung der Konvergenz auf der Organisationsstufe der Pflanzengemeinschaft, die so bekannt ist, dass sie kaum mehr besonders auffällt! Bemerkenswert ist, dass jene Arten, die sich physiognomisch und morphologisch sowie in den Standortsansprüchen als besonders ähnlich herausgestellt haben (vgl. Kapitel 4.2.2. und 4.2.3.), auch im Zeitpunkt der Blattentfaltung besonders gut übereinstimmen. Dies gilt insbesondere für die Artenpaare *Heteromeles arbutifolia* (Kalifornien) und *Kageneckia oblonga* (Chile); *Ceanothus gregii* und *Colliguaya odorifera*, weniger auch für *Rhus ovata* und *Lithraea caustica*. Wie ähnlich sind nun die erwähnten Artenpaare im Blühzeitpunkt? Hier ergibt sich im allgemeinen eine schlechte Übereinstimmung! Eine mögliche Erklärung dafür ist, dass nicht nur die Morphologie der Blüte evolutionär betrachtet eine konservativere Struktur ist (und deshalb als systematisches Merkmal gebraucht werden kann), sondern auch der Zeitpunkt des Blühens. Mit anderen Worten: Wie im Blütenbau, so spiegeln sich auch im Zeitpunkt des Blühens systematische Merkmale wider - und in diesen unterscheiden sich die einzelnen Partner der Artenpaare oft wesentlich. Diese Hypothese wird von der Tatsache unterstützt, dass systematisch relativ nahe verwandte Arten, wie etwa *Rhus* und *Lithraea* (beides *Anacardiaceae*) und *Ceanothus* und *Trevoa* (beides *Rhamnaceae*) zu ähnlichen Zeitpunkten blühen. Die geringe Übereinstimmung im Blühzeitpunkt bei sonst konvergenten Arten rührt wohl auch daher, dass der Blühzeitpunkt weniger von den Klimabedingungen abhängt, als vom Vorhandensein spezieller Arten von Bestäubern, welche ihrerseits nicht direkt von den Klimabedingungen beeinflusst werden.

Weiten wir unsern Blick nun auf die Blüh-Phänologie der gesamten Flora in den fünf Gebieten mit mediterranem Klima aus, so zeigen sich zwischen ihnen ausgeprägte Aehnlichkeiten, also Konvergenzen (MOONEY et al. 1974; Abb. 5). Besonders gross ist die Aehnlichkeit zwischen Israel, Kali-

fornien und Mittelchile, wo der Grossteil der Pflanzen im Frühling blühen und im Sommer und Herbst fast blütenlos sind. In Südafrika dauert das Blühen bis in diese Jahreszeit an, weil dort die Niederschläge regelmässiger über das Jahr verteilt sind, als in den anderen mediterranen Gebieten. Dass die Aehnlichkeit im Blühzeitpunkt auch Aehnlichkeiten in den Lebensgemeinschaften der Bestäuber, anderer "Herbivoren" und der Pflanzenparasiten zur Folge hat, ist anzunehmen, muss aber noch näher untersucht werden.

#### 4.3.2. *Konvergenz bei den Destruenten*

Bestehen bei den Destruenten, also den Zersetzern organischen Materials, Konvergenzen zwischen den Gebüsch-Oekosystemen der Hartlaubgebiete?

Ein Ansatz zur Beantwortung dieser Frage ist der Vergleich der Böden\* der fünf Gebiete mit mediterranen Oekosystemen, denn viele Bodeneigenschaften werden durch die Tätigkeit der Destruenten geprägt. Sind an einander geomorphologisch, klimatisch, petrographisch und im Alter des Oekosystems entsprechenden Standorten die Böden gleich, so kann man annehmen, dass im biotischen Faktor, also auch den Destruenten, eine Konvergenz vorliegt (vgl. das Modell der Bodenbildung von JENNY 1941). Ob dies der Fall ist, kann derzeit nicht gesagt werden, da meines Wissens keine vergleichenden Bodenuntersuchungen in den fünf Gebieten mit mediterranem Klima durchgeführt worden sind (siehe auch DI CASTRI 1973b, S. 169). Ein Hinweis auf Konvergenz sind die Analogien zwischen den Böden (und Vegetationen) des Mittelmeergebietes und Kaliforniens, die ZINKE (1973) festgestellt hat.

Auch über die einzelnen Gruppen von Destruenten liegen nur wenige und unvollständige Vergleiche vor, z.B. jene von SAIZ (1973), VITALI (1973) und DI CASTRI (1973b). Der zuletzt genannte Autor stellt fest, dass in den mediterranen Klimagebieten zwischen den Lebensgemeinschaften der Bodenorganismen Aehnlichkeiten bestehen, diese aber nicht unbedingt als Konvergenz

\* Wie bei den mediterranen Pflanzen (siehe 4.2.1.), so muss auch bei den Böden berücksichtigt werden, dass sie nicht in jedem Fall unter den gegenwärtigen Klimabedingungen entstanden sind. So sind z.B. die mediterranen Terre rosse fossile Böden aus Zeiten mit wechsellückigem Klima (DUCHAUFOUR 1970).

gedeutet werden können. Vielmehr hängen sie damit zusammen, dass der Boden eine "konservative Umwelt" (conservative environment) ist, in dem phylogenetisch alte Formen von Wirbellosen über lange Zeiten fast unverändert überleben konnten: "Historical heritage appears to be more pervasive in soil communities than in the corresponding vegetation" (DI CASTRI 1973b, S. 187). Folgende weitere Gesichtspunkte können helfen, die Ähnlichkeiten zwischen den Lebensgemeinschaften der Destruenten zu verstehen:

- Ähnlichkeiten zwischen den Lebensgemeinschaften von Bodenlebewesen beruhen wohl eher auf Anpassungen an die Besonderheiten des Standorts Boden an sich, als auf Ähnlichkeiten im Klima unter dem diese Böden existieren.
- Im Boden werden die für die Konvergenz so wichtigen Einflüsse des Klimas im allgemeinen stark abgepuffert, so dass auch zwischen ganz verschiedenen Klimaten Horizonte mit ähnlich abgepufferten Mikroklimabedingungen vorhanden sein können.
- Andererseits bestehen zwischen den einzelnen Horizonten oft starke Unterschiede in den Standortsfaktoren, so dass die allerverschiedensten Organismen einen Horizont finden, wo sie (über-)leben können. Dies kann dann ein Bild von Verschiedenheit oder Ähnlichkeit ergeben, je nach dem, ob der ganze Boden oder nur einzelne Horizonte miteinander verglichen werden.
- Letztlich können Ähnlichkeiten zwischen Lebensgemeinschaften bestimmter Bodenorganismen (z.B. Würmer oder Bakterien) auch damit zusammenhängen, dass diese Organismen wenig Merkmale haben, aufgrund derer Unterschiede herausgearbeitet werden könnten.

Die obigen Gesichtspunkte sind ein Hinweis dafür, dass das Konzept der Konvergenz nicht leichtfertig auf alle Gruppen von Organismen in den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen angewendet werden darf.

#### 4.3.3. *Konvergenz bei den Konsumenten*

Wir haben gesehen, dass im Kompartiment der Produzenten, also der grünen Pflanzen zwischen den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen eine ausge-

prägte Konvergenz vorliegt. Es stellt sich nun die Frage, ob damit auch im Kompartiment der Konsumenten, also der Tiere, die sich von lebenden Organismen ernähren, eine konvergente Evolution verbunden ist.

Ganz allgemein ist bei den Tieren eine geringe Konvergenz zu erwarten und es liegen dazu wenige Untersuchungen vor. Dafür gibt es unter anderem folgende Gründe:

- Grössere Tiere leben oft in verschiedenen Oekosystemen, von denen sie je nach Jahreszeit ein anderes zur Nahrungssuche, Fortpflanzung oder aus anderen Gründen aufsuchen. Es besteht also keine Anpassung an nur ein einziges Oekosystem und dies kann Konvergenzstrukturen verwischen.
- Kleinere Tiere suchen innerhalb des Oekosystems je nach den täglichen oder jahreszeitlichen Bedingungen besondere Nischen auf und weichen so z.B. dem mediterranen Klimastress (Selektionsfaktor) aus.
- Ganz allgemein sind Lebensgemeinschaften von Tieren schwieriger zu untersuchen als solche von Pflanzen (Mobilität, oft grosse Arten- und Individuenzahl, jahreszeitliche Schwankungen, grosse Bedeutung des (Sozial-)Verhaltens usw.).
- Bei der, für die Oekosysteme der Hartlaubgebiete wichtigsten Gruppe von Konsumenten, den Gliedertieren, ist besonders wegen taxonomischer Schwierigkeiten die Untersuchung der Konvergenz noch nicht weit fortgeschritten.
- Der Einfluss der Menschen auf die Säugetier- und Vogelfauna ist vor allem im Mittelmeergebiet derart gross, dass kaum mehr naturnahe Lebensgemeinschaften für die Konvergenz-Untersuchungen gefunden werden können.

Im folgenden werden zunächst die Lebensgemeinschaften der Eidechsen und bestimmter Vögel in Kalifornien und Chile besprochen; anschliessend wird kurz auf die Säugetierfauna Australiens eingegangen.

#### Konvergenzen bei den Eidechsen

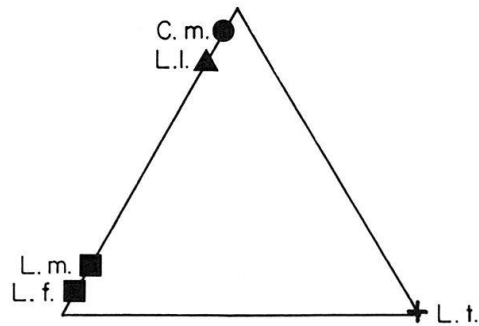
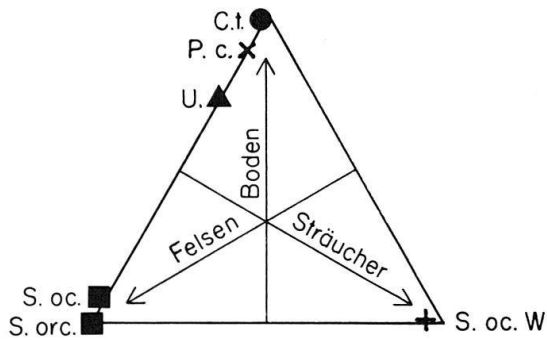
Die Lebensgemeinschaften der taxonomisch nicht nahe verwandten Eidechsen im immergrünen Hartlaubgebüsch, trockenkahl-mesomorphen Gebüsch und im winterkahlen Laubwald von Südkalifornien und Mittelchile verglich FUENTES (1976) ausführlich miteinander. Im folgenden werden nur einige der wichtigsten Ergebnisse erwähnt. Von den fünf im kalifornischen Hartlaubgebüsch vorkommenden Arten haben vier in Chile Gegenstücke, die den kalifornischen in Kopflänge, Nahrungssuchverhalten, im Zeitpunkt der höchsten Tagesaktivität und im Lebensraum gut entsprechen. Wie gross die Ähnlichkeit der ein-

# ÖKOLOGISCHE NISCHEN DER EIDECHSEN IN MEDITERRANEN GEBÜSCHEN

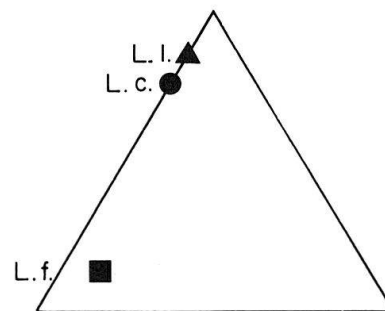
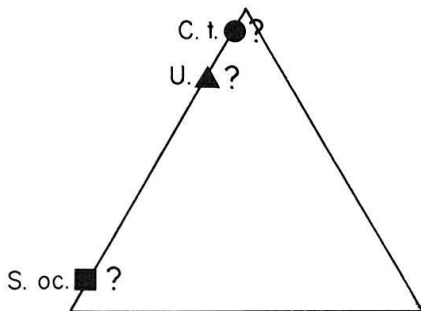
SÜDKALIFORNIEN

MITTELCHILE

Immergrünes Hartlaubgebüsch



Trockenkahles mesomorphes Küstengebüsch



Einander in Kopflänge, Nahrungssuchverhalten und Zeitpunkt der höchsten Tagesaktivität entsprechende Arten:

|                                |      |                                      |   |                                       |      |
|--------------------------------|------|--------------------------------------|---|---------------------------------------|------|
| Kopflänge (Durchschnitt in cm) | 20,3 | C.t. = <i>Cnemidophorus tigris</i> * | ● | C.m. = <i>Callopistes maculatus</i> * | 32,8 |
|                                | 11,5 | U. = <i>Uta stansburiana</i>         | ▲ | L.l. = <i>Liolaemus lemniscatus</i>   | 10,8 |
|                                | 17,5 | S.occ. = <i>Sceloporus orcutti</i>   | ■ | L.m. = <i>L. monticola</i>            | 11,4 |
|                                | 15,0 | S.oc. = <i>S. occidentalis</i>       | ■ | L.f. = <i>L. fuscus</i>               | 8,7  |
|                                | 15,0 | S.oc.W = <i>S. oc. (Waldtyp)</i>     | + | L.t. = <i>L. tenuis</i>               | 12,4 |
|                                | 16,3 | P.c. = <i>Phrynosoma coronatum</i>   | × |                                       |      |

\*Familie Teiidae, übrige Arten Jguanidae

Abb. 11. Ähnlichkeit in den ökologischen Nischen sowie zum Teil auch in der Kopflänge bei Eidechsen immergrüner Hartlaubgebüsch und bei solchen trockenkahle-mesomorpher Küstengebüsch in Kalifornien und Chile. Umgezeichnet und ergänzt aus FUENTES (1976).

ander entsprechenden Arten, ja sogar der ganzen Lebensgemeinschaft in bezug auf den hauptsächlichsten Aufenthaltsort der Eidechsen ist, geht aus Abb. 11 deutlich hervor. Diese Abbildung zeigt auch, dass die Aehnlichkeit zwischen den Lebensgemeinschaften der Hartlaubgebüsche von Kalifornien und Chile grösser ist als jene zwischen Hartlaubgebüsch und trockenkahlem Gebüsch in ein und demselben geographischen Gebiet. Aber es gibt zwischen den einander entsprechenden Lebensgemeinschaften auch Unterschiede; so fressen die untersuchten Eidechsen in Chile mehr pflanzliches Material und in Kalifornien relativ mehr Ameisen. Auch in der Evolutionsgeschichte unterschieden sich die beiden Eidechsen-Faunen (SAGE 1973).

Zusammenfassend kann man sagen, dass sowohl auf der Organisationsstufe des Organismus wie auch bei den ganzen Lebensgemeinschaften der Eidechsen zwischen Kalifornien und Chile eine Konvergenz vorliegt.

#### Konvergenz bei den Vögeln

Die Konvergenz bei den Vögeln wurde unter anderem von CODY (1970 und 1973a) ausführlich untersucht. Dabei stellte er fest, dass die Artenzahl nicht-mariner Vögel im mediterranen Gebiet und den angrenzenden Laubwäldern und Wüsten in Chile etwa 230 beträgt, während im gleich grossen Staat Kalifornien 235 Arten vorkommen. Ursachen für die Uebereinstimmung der Artenzahlen liegen in der grossen Aehnlichkeit in Ausdehnung, Physiographie (THROWER und BRADBURY 1973) und, wie wir gesehen haben, auch Vegetation der beiden Gebiete (4.3.1.). In der geographischen Verteilung der Arten innerhalb der Gebiete stellte CODY (1973a) aber Unterschiede fest.

Im Detail wurden die Lebensgemeinschaften der Vögel in einer 3 ha grossen Fläche von immergrünem Hartlaubgebüsch (und der benachbarten Vegetation) in Südkalifornien untersucht und mit einer, in Physiognomie und Höhenverteilung des Blattwerkes gut entsprechenden, etwa 2 ha grossen Probefläche in Mittelchile verglichen. Es zeigte sich, dass jede Vogelart in der kalifornischen Probefläche ein Gegenstück in Chile hat. Aus der Abb. 12 geht hervor, wie gut die Entsprechungen bei vier Paaren von blattabsuchenden Insektivoren und bei zwei fliegenschnäpperartigen Vögeln sind; obwohl nur wenige der analogen Arten miteinander verwandt sind, haben sie eine ähn-

# NAHRUNGSQUELLE UND PHYSIOGNOMIE BEI VÖGELN IN MEDITERRANEN HARTLAUBGEBÜSCHEN

## SÜDKALIFORNIEN

## MITTELCHILE

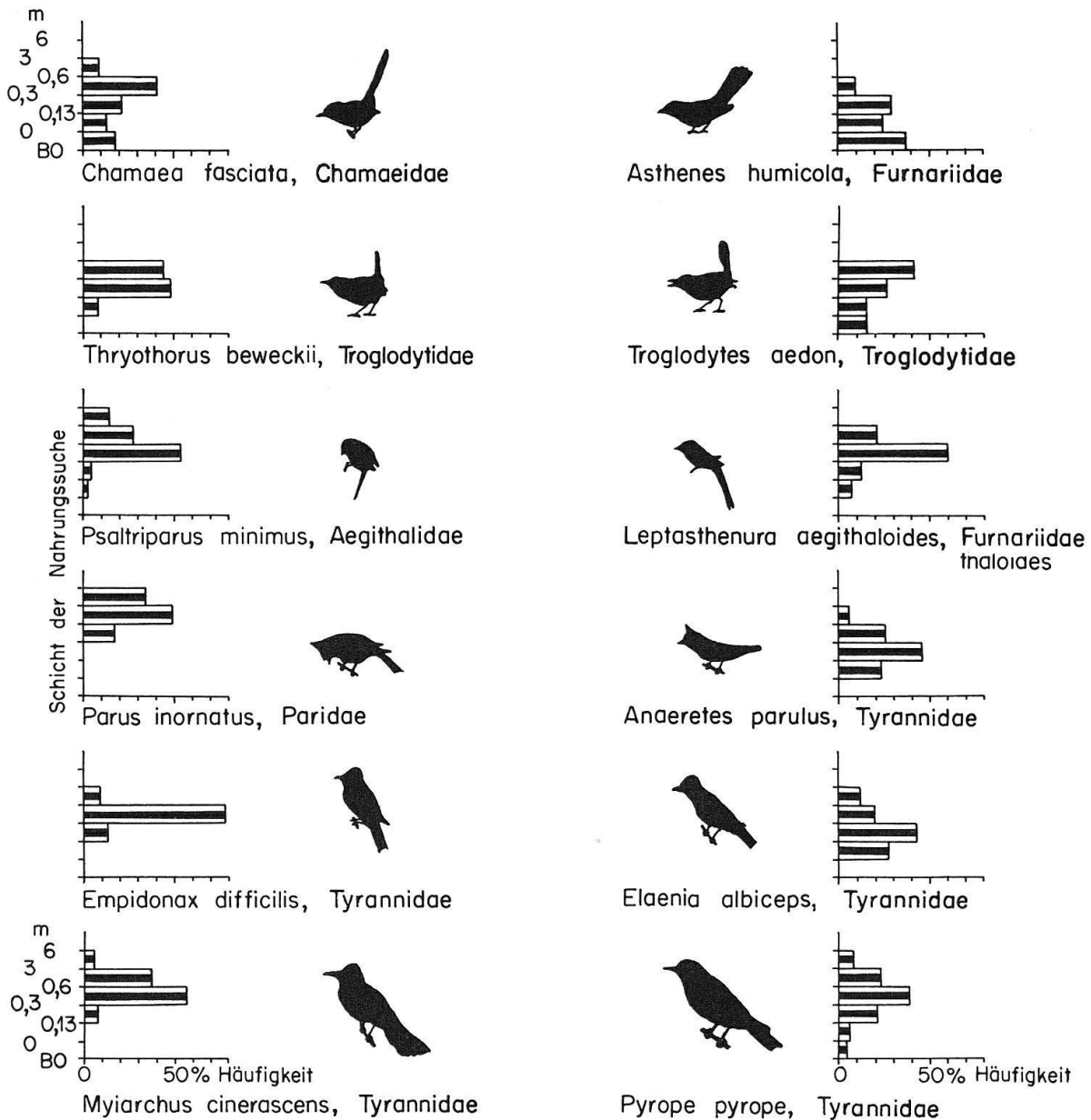


Abb. 12. Ähnlichkeit in Physiognomie, Grösse und Vegetationsschicht, in der die Nahrung gesucht wird, bei Vögeln der mediterranen Hartlaubgebüsche in Kalifornien und Chile. Umgezeichnet und ergänzt aus CODY (1974). BO = Bodenoberfläche.

liche Körpergrösse und Physiognomie und suchen etwa in der gleichen Schicht der Vegetation ähnliche Nahrung. Ausser bei diesen sechs Paaren stellte CODY (1973a) eine grosse Aehnlichkeit auch bei zwei Paaren von Spechten, einem Paar Nektarfressern, einem Paar Samen- und Früchtfressern und anderen ökologischen Typen fest. Insgesamt fand CODY (1973a) 23 Paare von einander in Chile und Kalifornien entsprechenden Vogel-Arten; von diesen sind 8 Paare aus verschiedenen Familien, 8 aus verschiedenen Gattungen und 5 aus verschiedenen Arten der gleichen Gattung. Nur eine Art kommt in beiden Gebieten vor, nämlich *Lophortyx californica*, die kalifornische Wachtel, die nach Chile eingeführt worden ist!

Obwohl CODY (1973a) einer solchen Interpretation eher skeptisch gegenübersteht, kann man sagen, dass in den Lebensgemeinschaften der Vögel zwischen den mediterranen Gebieten Kaliforniens und Chiles eine ökologische Konvergenz, teilweise auch nur eine parallele Evolution, vorhanden ist. Nach dem in der Einleitung zu diesem Kapitel Gesagten, ist dieses Ergebnis überraschend, denn man hätte erwarten können, dass die Vögel, dank ihrer Mobilität dem mediterranen Klimastress ausweichen und in Kalifornien und Chile nicht unbedingt ähnliche Lebensformen finden müssen. Es ist auch noch anzunehmen, dass, ausser wegen der Mobilität, die Vögel auch noch wegen ihrer konstant hohen Körpertemperatur relativ unabhängig vom klimatischen Stress der mediterranen Biotope sind. Trotzdem sind die Vögel in den mediterranen Hartlaubgebüschten Kaliforniens und Chiles aber sehr ähnlich, eine Tatsache, die das Phänomen der Konvergenz biologischer Systeme deutlich unterstreicht. Allerdings bleibt die Frage offen, was die treibende Kraft dafür gewesen sein mag. Nur weitere Untersuchungen können abklären, in wie weit etwa Aehnlichkeiten in den Insekten-Lebensgemeinschaften, also der Nahrung der erwähnten Vögel hier eine Rolle spielen.

#### Konvergenz zwischen Vertretern der Plazentatiere und Vertretern der australischen Beuteltiere

Kurz soll noch die bekannte Konvergenz zwischen den Beuteltieren (*Marsupialia*) in Australien und den Plazentatieren (*Placentalia*) in den übrigen Erdteilen erwähnt werden. Aus den Angaben über geographische Verbreitung und Oekologie in WALKER (1964) und BREHM (1912) lässt sich

schliessen, dass einander physiognomisch und ökologisch entsprechende Tier-Arten in den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen der verschiedenen Kontinente vorkommen. Beispiele dafür sind: Maus und Beutelmaus (*Paranthechinus*), Spitzmaus und Beutelspitzmaus (*Sminthopsis*), Ratte und Beutelratte (*Dasyuroides*), Marder und Beutelmarder (*Dasyurus*), Fuchs bzw. Waschbär und Beutelfuchs (*Trichosurus*), Ratte und Känguruhratte (*Potorous*) bzw. Opossumratte (*Bettongia*). Auch weitere Lebensformen wie z.B. der Wolf, der Coyote und der Maulwurf haben in Australien Analoga; diese kommen hier aber in den Gebieten mit mediterranen Oekosystemen nicht vor. Wie viele andere Tiere, so zeigen auch die meisten der oben erwähnten einen Biotopwechsel, d.h. sie leben jeweils in mehreren, ganz verschiedenen Oekosystemen. Deshalb ist anzunehmen, dass die Konvergenz bei den genannten Vertretern der *Placentalia* und der *Marsupialia* nicht nur auf strukturellen und funktionellen Ähnlichkeiten zwischen den in den verschiedenen Kontinenten doch recht seltenen mediterranen Gebüsch-Oekosystemen beruht.

#### 4.3.4. Konvergenz in den Anpassungen an Brand und in der sekundären Sukzession

In seinem Werk über die Vegetation der Erde stellt WALTER (1968, S. 725) fest, "dass das Feuer ein natürlicher ökologischer Faktor ist, der viele Vegetationstypen, wie die Hartlaubvegetation und die Grasländer .... in starkem Ausmasse geprägt und ihre Verbreitung bestimmt hat". Uebersichten über die Wirkung des Feuers in mediterranen Oekosystemen haben NAVEH (1974) für das Mittelmeergebiet und BISWELL (1974) für Kalifornien gegeben.

Die Feuer werden meist durch Blitzschlag während Gewittern in den trockenen Sommermonaten verursacht. Dürre Streue und Reisig, die sich in lange nicht mehr abgebranntem Busch angesammelt haben, fangen leicht Feuer (siehe BISWELL 1974). Besonders leicht brennen Labiaten und Zitrosen, weil sie reich an ätherischen Ölen und Harzen sind. Aus dem Gesagten geht hervor, dass Feuer kein unabhängiger Ökosystembildender Faktor (vgl. GIGON 1975) ist, sondern vom Ökosystem selbst abhängt. Die Häufigkeit der natürlichen Feuer ist schwierig abzuschätzen, weil die vielen, durch Unachtsamkeit oder absichtlich vom Menschen entfachten Brände das Bild stark verwischen. RIKLI (1942, S. 233) gibt an, dass in Korsika die immergrünen Gebüsche im Durchschnitt alle 8-10 Jahre abbrennen oder abgebrannt werden. LE HOUEROU (1973) schätzt hingegen, dass dies im Midi und auf Korsika im Durchschnitt alle 25 Jahre geschieht. BISWELL (1974) schreibt, dass in Südkalifornien im *Adenostoma*-Chaparral nur dann "optimale Gesundheit und Stabilität" erhalten bleiben, wenn er regelmässig alle 15 bis 20 Jahre abbrennt.

Während des Brandes gehen viele Prozesse vor sich, die für das Funktionieren des gesamten Ökosystems entscheidend sind; stichwortartig sind die wichtigsten davon in Tab. 5 zusammengestellt.

Tab. 5. Stichwortartige Uebersicht über einige Wirkungen von Feuer in Ökosystemen mit Hartlaubsträuchern (nach Angaben von WALTER 1968, MOONEY und PARSONS 1973, NAVEH 1974 und BISWELL 1974)

- Organismen über dem Boden und in der obersten 1 - 3 cm des Bodens werden teilweise durch Brand vernichtet.
- Hohe Temperaturen bewirken Öffnen der Früchte bzw. Samen bestimmter Arten und Durchbrechen der Keimruhe (Pyrophyten).
- Phytotoxische Stoffe werden durch hohe Temperaturen zerstört.
- Organische Pflanzenausscheidungen, die die obersten Bodenschichten hydrophob machen, werden durch Destillations- und Kondensationsvorgänge während des Brandes in tiefere Schichten verlagert, wodurch diese hydrophob werden. Wasser dringt dann weniger rasch in die Tiefe, was Oberflächenabfluss beschleunigen kann (Erosion).
- Nährstoffe, die im Pflanzenmaterial festgelegt sind, werden mineralisiert (Asche) und stehen den neuen Pflanzen zur Verfügung oder werden eventuell auch ausgewaschen. Stickstoff geht beim Brand grossenteils in die Atmosphäre ab. Es können Veränderungen des pH-Wertes des Bodens eintreten.
- Grundlegende Veränderungen der Strahlenverhältnisse (Albedo) und des Bestandesklimas.
- Wasserversorgung der Pflanzen ist nach Brand relativ günstig, da die transpirierende Oberfläche klein ist.
- Nach Brand tritt für einige Jahre im allgemeinen eine erhöhte Boden-erosion auf. Starke Niederschläge, Beeinträchtigungen der Vegetationsentwicklung infolge Beweidung und anderer Faktoren können die Erosion verstärken und zu grossen Nährstoffverlusten für das Ökosystem führen.

Nach Brand tritt eine sekundäre Sukzession ein, die in Kalifornien und im Mittelmeergebiet während der ersten Jahre durch das üppige Aufkommen vieler verschiedener ein- und mehrjähriger Kräuter gekennzeichnet ist (NAVEH 1974, MOONEY und PARSONS 1973). Schon wenige Tage nach dem Brand schlagen viele mediterrane Sträucher wieder aus dem Wurzelstock aus und wachsen ausserordentlich rasch, nach BISWELL (1974, S. 347) bis 1 Meter im ersten Jahr. Je nach dem Standort und den Bedingungen nach dem Brand (Niederschläge, Beweidung, Erosion) dauert es kürzer oder länger, bis die Strauchschicht wieder geschlossen ist. In Südkalifornien geht es durchschnittlich 20 Jahre

(MOONEY und PARSONS 1973). Die Strauchschicht wird dann immer üppiger (siehe die in 4.3.1. bereits erwähnten Produktionsmessungen von SPECHT 1969); nach 60 Jahren "stagniert" sie, d.h. es findet keine Netto-Produktion mehr statt, die Artenvielfalt an Pflanzen ist gering und es hat sehr viel Streue und Totholz. Solche Stadien sind jedoch nur selten anzutreffen, weil sie natürlich sehr leicht abbrennen, womit die Sukzession von Neuem anfängt. Der besondere Typ der zyklischen Sukzession ist nicht nur für die Ökosysteme mit Hartlaubsträuchern im Mittelmeergebiet und in Kalifornien charakteristisch, sondern mit kleinen Abwandlungen auch für jene in Chile (MOONEY und PARSONS 1973), Australien (SPECHT 1969 und 1973) und in Südafrika (WALTER 1968).

Feuer ist, wie die Tabelle 5 deutlich zeigt, ein sehr tiefgreifender Faktor: Er beinhaltet besondere Anpassungen auf allen Organisationsstufen, von den biochemischen Prozessen beim Durchbrechen der Keimruhe, bis zu besonderen Strukturen in den Nährstoffkreisläufen und zur Sukzession des gesamten Ökosystems. Wenn nun in allen fünf Gebieten mit mediterranem Klima das Feuer ein natürlicher ökologischer Faktor ist, so heisst dies, dass die dort vorkommenden natürlichen Ökosysteme in der Gesamtstruktur und -funktion sehr ähnlich sein müssen; und diese Ähnlichkeit bedeutet wegen des verschiedenen floristischen und faunistischen Ursprungs dieser Ökosysteme eine Konvergenz auf der Stufe des gesamten Ökosystems!

Die grosse Bedeutung des Feuers als natürlicher Faktor tritt besonders dann zu Tage, wenn der Mensch das Abbrennen während langer Zeiträume verhindert. Dies ist besonders in den kalifornischen Hartlaubgebieten während der letzten hundert Jahre geschehen. Es sammeln sich dann derart grosse Mengen Streue und Totholz an, dass ein Brand kaum mehr eingedämmt werden kann und ganz verheerende Folgen hat: in einem Zuge werden enorme Gebiete verkohlt und eventuell auch Vegetationstypen erfasst, die an Brand nur schlecht angepasst sind, sowie auch menschliche Siedlungen. Statt eines kleinflächigen Mosaiks von Pflanzengemeinschaften in ganz verschiedenen Sukzessionsstadien herrscht dann im Gebiet eine gleichzeitig abgebrannte, schwarze Einöde. Man kann sich leicht vorstellen, dass die Wiederbesiedlung einer solchen Einöde, besonders durch bestimmte Tierarten, viel schwieriger ist, als wenn nur kleine Bestände abbrennen, in die vom Rand her leicht eingewandert werden kann. Sicher stellen periodisch kleinflächig abgebrannte Gebiete ein günstigeres Nahrungsangebot für Wild und eventuell auch für Rinder dar als nicht oder nur grossflächig abgebrannte. Auch wird die Erosion in grossen Brandflächen viel heftiger sein als in kleinen. Langfristig dürfte die Vielfalt an Lebensgemeinschaften und wohl auch an Arten in einem Gebiet abnehmen, in dem der Mensch den natürlichen ökologischen Faktor "Feuer" nicht zum Zuge kommen lässt. Überlegungen wie die soeben erwähnten

haben in Naturschutzkreisen zur Erkenntnis geführt, dass unter bestimmten Voraussetzungen Feuer nötig sind, um die mediterranen Gebüsch-Oekosysteme zu erhalten. Und es wird eine Technik mit sogenannten kontrollierten Bränden (prescribed or controlled burning) entwickelt (siehe NAVEH 1974, BISWELL 1974 und andere).

## 5. Diskussion und Schlussfolgerungen

### 5.1. *Konvergenz, ein wichtiges und verbreitetes Naturphänomen*

Die vorliegende Arbeit hat deutlich gezeigt, dass Konvergenz nicht ein Spezialfall ist, sondern ein wichtiges und weit verbreitetes Naturphänomen, denn sie kommt auf allen Organisationsstufen der belebten Natur vor: bei den biologischen Makromolekülen, den Zellen, Organen, Organismen und Lebensgemeinschaften. Bei Tieren, Pflanzen und Mikroorganismen sind die physiognomischen, morphologischen und physiologischen Ähnlichkeiten zwischen Organismen, die unter ähnlichen Umweltbedingungen leben, oft viel bedeutender als die Unterschiede, aufgrund derer sie in verschiedene Arten eingeteilt werden. Konvergenz kommt wohl auch in Lebensbereichen vor, wo sie bisher kaum erfasst worden und eventuell kaum vorstellbar ist. So kann man sich z.B. fragen, ob zwischen Vertretern verschiedener Pflanzenfamilien bezüglich der Mechanismen der Nährstoffaufnahme aus dem Boden Konvergenzen vorhanden sind.

In der anschliessenden Diskussion soll versucht werden, unter anderem folgende Fragen zu beantworten:

- Warum gibt es überhaupt Konvergenz?
- Warum ist Konvergenz ein so wichtiges und weit verbreitetes Naturphänomen?
- Welche Bedeutung hat das Phänomen der Konvergenz für den Menschen?

Als Grundlage zur Beantwortung dieser Fragen soll zunächst untersucht

werden, welcherart die Beziehungen zwischen Konvergenzen in verschiedenen Teilbereichen biologischer Systeme sind.

## 5.2. Beziehungen zwischen Konvergenzen in verschiedenen Teilbereichen biologischer Systeme; Ganzheit und Koevolution

Die wechselseitigen Beziehungen zwischen Konvergenzen in verschiedenen Teilbereichen biologischer Systeme sollen zunächst anhand der Lebensform des immergrünen Hartlaubstrauches und dann anhand der Oekosysteme des mediterranen Klimagebietes untersucht werden.

Hat eine Pflanze des mediterranen Klimagebietes immergrüne und harte (skleromorphe) Blätter, so sind damit auch einige weitere Strukturen und Funktionen mehr oder weniger festgelegt. Denn, um im heiss-trockenen Sommer überleben zu können, ist es für sie unerlässlich, ein ausgedehntes Wurzelwerk zu haben. Und die Stellung der Blätter wird im allgemeinen senkrecht sein, so dass sie sich in der starken Mittagsstrahlung nicht zu stark überhitzen. Wasser- und Kohlenstoffhaushalt müssen ganz bestimmte Charakteristika haben, damit die Pflanze weder vertrocknet noch verhungert (wegen Einschränkung der Photosynthese durch Schliessung der Spaltöffnung zur Bremsung des Wasserverlustes). Diese Zusammenhänge wurden u.a. von DUNN (1970) und GIGON (1978) ausführlich untersucht. Das immergrüne, harte Laub "kostet" die Pflanze energiemässig relativ viel und so ist voraussehbar, dass es mit Schutzeinrichtungen gegen Tierfrass ausgestattet sein wird. Viele Inhaltstoffe der Blätter der *Anacardiaceae*, *Myrtaceae* (*Eucalyptus*), *Euphorbiaceae* (*Colliguaya*) und die cyanogenen Glukoside bei *Heteromeles* haben wohl diese Funktion. Weitere Eigenschaften, die ein immergrüner Hartlaubstrauch haben muss, um im mediterranen Klima überleben zu können, gehen aus dem "evolutionary model for the mediterranean-climate shrub form", von MOONEY und DUNN (1970b, Fig. 3) hervor. Eine Uebersicht über einige der Konvergenzen bei der Lebensform des immergrünen Hartlaubstrauches gibt auch Abb. 13. In ihr ist erwähnt, bei welchen Pflanzenfamilien und in welchen Kontinenten diese Konvergenzen festgestellt worden sind. Gesamthaft zeigt sich, dass Konvergenz in einem Teilbereich, etwa immergrünen harten Blät-

Wichtige Pflanzenfamilien, in denen grossblättrige, immergrüne Hartlaubsträucher vorkommen (= v).  
 Nach Angaben in WALTER (1968), SCHIMPER und FABER (1935), PARSONS (1973), MOONEY et al. (1970), GRIEVE und HELLMUTH (1970) und eigenen Beobachtungen.

Konvergenzen festgestellt (= +) in:

S-Afr.  
 Austr.  
 Chile  
 Kal.  
 Mittm.

Biologisches System

Organisationsstufe

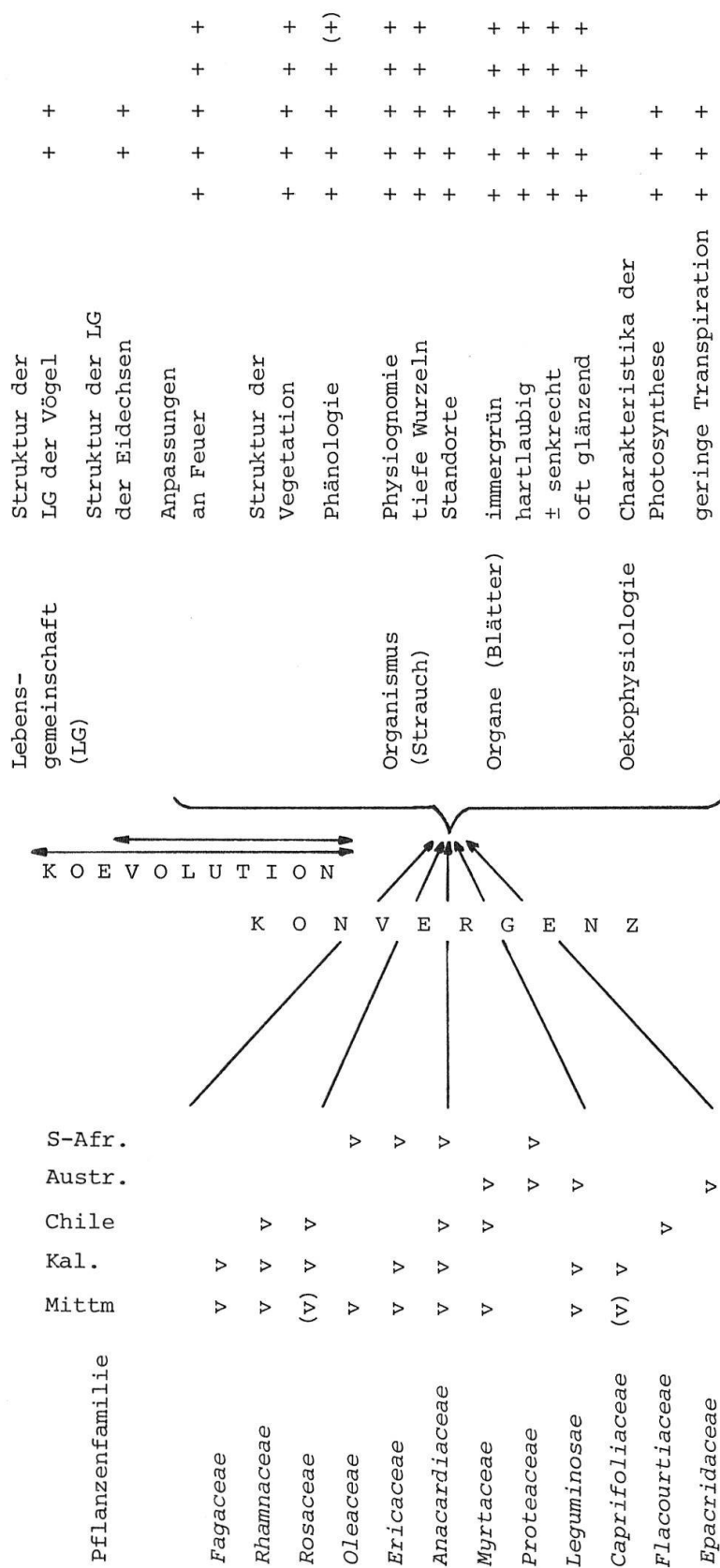


Abb. 13. Ausschnitt aus dem Syndrom von Konvergenzen in Oekosystemen mit grossblättrigen, immergrünen Hartlaubsträuchern. Leere Stellen in den Matrices bedeuten, dass keine Untersuchungsergebnisse vorliegen.

tern nur dann möglich ist, wenn gleichzeitig auch in anderen Teilbereichen Ähnlichkeiten in Struktur und Funktion also Konvergenzen vorhanden sind. Hiermit ist eine der Ursachen für die Wichtigkeit und weite Verbreitung des Phänomens der Konvergenz gegeben. Aus der obigen Betrachtung ergibt sich zwanglos das Konzept der Ganzheit des pflanzlichen Organismus: Die verschiedenen Eigenschaften der Pflanze sind nicht irgendwie zufällig zusammengewürfelt, sondern müssen genau aufeinander abgestimmt sein, ein funktionsfähiges Ganzes ergeben. Ein weiteres Beispiel hierfür ist das in 2.4. ausführlich dargelegte Syndrom von Konvergenzen bei den Pflanzen mit dem Dikarbonsäurezyklus der Photosynthese ( $C_4$ -Pflanzen).

Nun sei die Gesamtstruktur der Gebüsch-Oekosysteme der mediterranen Klimagebiete betrachtet. Auch hier bestehen Konvergenzen nicht nur in einem einzigen Teilbereich, etwa den grünen Pflanzen, sondern auch in den Lebensgemeinschaften der Eidechsen, bestimmter Vögel usw. (siehe Abb. 13 und Kap. 4.2.). Offenbar sind auch auf der Organisationsstufe des Oekosystems nur bestimmte Kombinationen von Strukturen und Funktionen lebensfähig. Die Ursachen dafür sind bis jetzt noch weitgehend ungeklärt. Warum bestehen zwischen Kalifornien und Chile Konvergenzen in den Lebensgemeinschaften der Vögel? Als eigenwarme und sehr mobile Organismen sind sie doch von den Umweltbedingungen, die bei anderen Kompartimenten zu Konvergenz führen (Klima), weitgehend unabhängig.... Trotz vieler ungeklärter Fragen lässt sich aus den Darlegungen über Konvergenz auf der Stufe des Oekosystems folgendes ableiten:

- Die Wichtigkeit und weite Verbreitung des Phänomens der Konvergenz hängt damit zusammen, dass Konvergenzen in einem Teilbereich eines Oekosystems auch solche in anderen Teilbereichen bedeuten.
- Offenbar gibt es nicht nur für die dominanten Pflanzen (Hartlaubsträucher) sondern auch für die gesamte natürliche Lebensgemeinschaft nur eine einzige Strategie, um an Klimaxstandorten im mediterranen Klimagebiet den Lebensraum möglichst vollständig auszufüllen.

Allerdings lassen von Menschen verursachte Störungen und Analogieschlüsse von Spezialstandorten darauf schliessen, dass auch an Klimaxstandorten durchaus andere Lebensgemeinschaften als die Klimax existieren können. Diese anderen Lebensgemeinschaften füllen den

Lebensraum aber weniger vollständig aus, weswegen sie langfristig von der Klimaxlebensgemeinschaft verdrängt werden. Der Gesichtspunkt, dass an Klimaxstandorten im allgemeinen nur ein einziger Vegetationstyp, ja oft nur eine einzige pflanzliche Lebensform dominiert, wird im nächsten Kapitel ausführlich diskutiert.

- Die verschiedenen Teile in einem mediterranen Oekosystem bilden ein Ganzes, aus dem nicht beliebige Teile entfernt werden können, ohne das Ganze zu beeinträchtigen. Dies gilt voraussichtlich auch für die meisten anderen Oekosysteme.
- Dieses Ganze kann kaum dadurch entstanden sein, dass immer wieder neue fertige Teile hinzutraten; vielmehr haben sich die verschiedenen Organismen eines Oekosystems im Laufe der Zeit gegenseitig evolutionär beeinflusst, sie sind koevoluiert (siehe dazu z.B. EHRLICH und RAVEN 1964, JANZEN 1966). Hier eröffnet sich als neues, faszinierendes Forschungsfeld, die koevolutionären Beziehungen in Oekosystemen näher zu untersuchen.

### 5.3. *Allgemeine Hypothesen zur Erklärung der Konvergenz*

Wir haben gesehen, dass Konvergenz in einem Bereich auch Konvergenz in anderen Bereichen zur Folge hat. Im folgenden soll nun versucht werden, eine Erklärung dafür zu geben, warum Konvergenz überhaupt vorkommt. Dazu kann von der Tatsache ausgegangen werden, dass auf jedes biologische System viele verschiedene Umweltfaktoren einwirken (Temperaturbedingungen, chemische Faktoren, Wasserversorgung usw.). Bezüglich jedes einzelnen Faktors besteht sicher nur eine begrenzte Anzahl von Anpassungsmöglichkeiten. Als Hypothese kann man nun annehmen, dass jede Anpassung an einen einzelnen Faktor die Anpassungsmöglichkeiten an die übrigen einschränkt, ja letztere geradezu präjudiziert. Da nun auf jedes biologische System sehr viele Faktoren einwirken, gibt es als simultane Anpassung an alle diese Faktoren nur wenige Möglichkeiten, d.h. Lebensstrategien. Dies bedeutet, dass unter ähnlichen Umweltbedingungen im Laufe der evolutionären Anpassung ähnliche Strukturen und Funktionen entstehen werden, selbst wenn die Ausgangspunkte dieser Evolution weit

voneinander entfernt sind: Konvergenz. MOONEY und DUNN(1970b) umschreiben dies folgendermassen: "A solution of any of (the many) selective forces creates new adaptive challenges"; and "the total possible solutions of the various combinations of forces becomes limited, leading to convergence in form and function".

Die in der vorliegenden Arbeit dargelegten Einzelinformationen und Zusammenhänge bestätigen die obige Hypothese. Vor allem wird sie durch die bekannte Tatsache untermauert, dass bei Organismen und Oekosystemen extremer Umweltbedingungen die Konvergenz besonders ausgeprägt ist. Beispiele hierzu sind Pflanzen sehr heisser, kalter oder trockener Klimate; Tiere stark bewegter Gewässer; Wirbeltiere schneereicher Gebiete usw. (siehe 2.3.). Bezüglich extremer Umweltbedingungen gibt es wohl von vornherein weniger Anpassungsmöglichkeiten als bezüglich günstiger Bedingungen. Gemäss unserer Hypothese hat dies zur Folge, dass dann die Wahrscheinlichkeit sehr gering ist, dass sich im Laufe der Evolution mehr als eine oder ganz wenige erfolgreiche Lebensstrategien herausbilden. Diese bedeutet besonders ausgeprägte Konvergenz.

Auch die zoologischen Arbeiten von CODY (z.B. 1973a) bestätigen die obige Hypothese indirekt. Er schreibt nämlich, dass Konvergenz bei jenen Tieren besonders ausgeprägt ist, die in einfach strukturierten Pflanzengemeinschaften leben, wie z.B. Grasländer, Wüsten und Tundren. Als Gründe dafür erwähnt er, dass, was die Vögel betrifft, dort nur wenige Arten vorkommen können und nur wenige Möglichkeiten der Anordnung ihrer ökologischen Nischen bestehen (beides Hinweise für ungünstige Umweltbedingungen). Was die Pflanzengemeinschaften selbst betrifft, kann noch beigefügt werden, dass sie im allgemeinen dann einfach strukturiert sind, wenn die Umweltbedingungen extrem sind (Trockenheit, Kälte usw.).

In diesem Licht wird die berühmte Konvergenz bei den Oekosystemen der Hartlaubgebiete verständlich. Denn die jahreszeitliche Diskrepanz zwischen feucht-kühlen und trocken-heissen Bedingungen sowie, damit zusammenhängend, die Einflüsse des Feuers stellen für die Lebewesen, vor allem die Pflanzen, sicher ganz besonders extreme Umweltbedingungen dar. Und dies hat gemäss unserer Hypothese eine besonders ausgeprägte Konvergenz zur Folge.

## Allgemeine Gesichtspunkte zur Konvergenz bei Pflanzen

Auffallend im Spektrum der Konvergenzen zwischen verschiedenen geographischen Gebieten ist, dass sie besonders bei Pflanzen verbreitet, häufig und daher schon lange bekannt sind. Jede Karte der Vegetation der Erde zeigt, dass an Klimaxstandorten\* in den verschiedenen Kontinenten und Florenreichen unter ähnlichen Klimabedingungen ähnliche, also konvergente Vegetationen vorkommen (vgl. z.B. RÜBEL 1930, WALTER 1968). Diese Ähnlichkeiten beziehen sich vor allem auf die dominanten pflanzlichen Lebensformen. Allerdings ist nicht jedes Klimagebiet nur durch eigene, einzig in ihm vorkommende Lebensformen charakterisiert. Denn es gibt Typen, die man als "Alles-Könnner" bezeichnen kann, weil sie in sehr vielen verschiedenen Vegetationen vorkommen. Zu diesen gehören z.B. das Horstgras, der erikoide Strauch (siehe 4.2.3.) und der pinoide Baum (vgl. hierzu auch KLÖTZLI 1975). Berücksichtigt man letzteres, so bedeutet das Vorkommen der Gattung *Pinus* "von der Subarktis bis in die Tropen und von humiden Gebieten bis weit in die ariden hinein" keineswegs ein Scheitern der Aufstellung eines Lebensformensystems, wie dies WALTER (1968, S. 32) behauptet.

Wie erwähnt, besteht zwischen Grossklima und dominanter, pflanzlicher Lebensform (Lebensstrategie) meist eine gute Korrelation. Diese kann mit Hilfe der eingangs dargelegten Hypothese erklärt werden, wenn man annimmt, dass es nicht nur für die Pflanzen trockener Klimate, sondern für jene fast aller Klimate eine grosse ökophysiologische Schwierigkeit ist, eine Balance zwischen  $\text{CO}_2$ -Haushalt und  $\text{H}_2\text{O}$ -Haushalt zu erreichen. WALTER (1968, S.29) stellt diesbezüglich fest: "Die Transpiration haben wir in erster Linie als ein für die Pflanze notwendiges Uebel anzusehen, das sich infolge des Gasaustausches der Blätter nicht umgehen lässt". (Andererseits ist der Transpirationsstrom aber unerlässlich für den Transport und zum Teil auch die Aufnahme der Bodennährstoffe.) STOCKER (1956) schreibt, allerdings nur auf Xerophyten bezogen, vom "zentralen Problem" .... "zwischen Durst und Hunger hindurchzulavieren". Besondere Schwierigkeiten ergeben sich für die Pflanzen sicher aus dem fast überall auf der Erde vorhandenen Alternieren ganz ver-

---

\* Als Klimaxstandorte bezeichnet man im allgemeinen solche, wo nur die gross-klimatischen Bedingungen herrschen und die in  $\pm$  ebener Lage, auf gut drainierten Böden und vom Menschen nicht beeinflusst sind.

schiedener klimatischer Bedingungen: warme und kalte Jahreszeit bzw. Regenzeit und Trockenzeit. Sogar im Kronenraum des immergrünen tropischen Regenwaldes gibt es starke Schwankungen und zwar zwischen der feuchten Hitze während der Regengüsse und der geringen Luftfeuchtigkeit vorher und einige Zeit nachher (siehe CACHAN und DUVAL 1966). Auf das Konvergenzen-Syndrom bei den Pflanzen trocken-heisser Klimate wurde bereits in Kap. 4.2. eingegangen (sogenannte  $C_4$ -Pflanzen). In vielen Klimaten dürften nun die Schwierigkeiten, eine Balance zwischen  $CO_2$ -Haushalt und  $H_2O$ -Haushalt zu finden derart gross sein, dass, gemäss unserer eingangs erwähnten Hypothese, jeweils nur ganz wenige Lebensstrategien evoluierten konnten, die sich dann noch in der Konkurrenz durchzusetzen vermochten, also dominant sind. Dies bedeutet natürlich Konvergenz zwischen den (dominanten) pflanzlichen Lebensformen, die unter ähnlichen Klimabedingungen, aber in verschiedenen Florenreichen (und Kontinenten) der Erde vorkommen. Diese Hypothese wird unter anderem durch die Tatsache unterstützt, dass bei den dominanten Pflanzen die ausgeprägtesten Konvergenzen bei jenen Organen vorkommen, die unmittelbar am Gaswechsel beteiligt sind und unmittelbar in Beziehung zu den Klimabedingungen stehen, also den Blättern: Konvergenzen in Form, Grösse, Lebensdauer, Dicke, Winkelstellung, Phänologie, Oekophysiologie (siehe 4.2.). Bei anderen Organen, etwa den Stengeln oder Stämmen sind auffallende Konvergenzen viel seltener. In die gleiche Richtung weist die Beobachtung, dass bei den nicht dominanten Gliedern von Pflanzengemeinschaften, etwa den Sträuchern und Kräutern in einem Wald, ausgeprägte Konvergenzen im allgemeinen weniger häufig sind, als bei den Dominanten. Ein Grund dafür ist, dass die Nichtdominanten im abgepufferten Bestandesklima leben, also keinem so starken klimatischen Stress ausgesetzt sind, wie die Dominanten. Ausserdem sind die Standortbedingungen unter denen die Nichtdominanten leben, nicht so homogen wie jene der Dominanten. In einem Wald z.B. schaffen die (dominanten) Bäume durch die räumlich inhomogene Verteilung des Kronenschlusses, des Laubfalls und des Stammabflusses usw. viele verschiedene Mikrostandorte (Nischen), die von Organismen mit ganz verschiedenen Lebensstrategien besiedelt werden. Dies ermöglicht eine Divergenz bei den Nichtdominanten, und zwar innerhalb eines bestimmten Oekosystems und zwischen sonst konvergenten Oekosystemen.

## Allgemeine Gesichtspunkte zur Konvergenz bei Tieren

Die vielen verschiedenen Mikrostandorte (Nischen), die insbesondere die dominanten Pflanzen schaffen, ermöglichen natürlich auch einer Vielzahl verschiedener Tiere jeweils eine eigene, spezielle ökologische Nische zu finden: Divergenz wird möglich. Dies dürfte ganz besonders für kleine, stark spezialisierte Tiere, etwa Insekten, zutreffen. Grössere Tiere hängen von den dominanten Pflanzen (Produzenten) mehr ab und sind den Klimabedingungen unmittelbar ausgesetzt. Andererseits leben sie oft in mehreren verschiedenen Oekosystemen und sind zum Teil homoiotherm (eigenwarm). Wie die in 4.3.3. dargelegten Beispiele zeigen, überwogen in den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen offenbar die Selektionskräfte, welche zu Konvergenz bei den einander entsprechenden Gruppen grösserer Tiere führten (Koevolution).

### 5.4. *Nicht alle Aehnlichkeiten zwischen nicht verwandten biologischen Systemen beruhen auf Konvergenz*

Schon mehrfach wurde erwähnt, dass es Gruppen von Organismen gibt, die relativ wenig differenziert sind (oder bei denen Differenzierungen nicht festgestellt werden können). Hier bestehen dann natürlich zwischen einander entsprechenden Oekosystemen grosse Aehnlichkeiten, ohne dass es sich dabei um Konvergenz handeln muss. DI CASTRI (1973b) hat darauf hingewiesen, dass ein solcher Fall bei den Lebensgemeinschaften bestimmter Destruenten vorliegt (weitere Einzelheiten siehe 4.3.2.).

Ganz anders liegen die Verhältnisse im folgenden Fall: Aehnlichkeiten bei nicht miteinander verwandten Tieren, die in konvergenten Oekosystemen leben, müssen nicht in jedem Fall Anpassungen (Konvergenzen) an die Bedingungen im betreffenden Oekosystem sein. Vielmehr können sie als Anpassung an ähnliche Bedingungen der Umgebung des betreffenden Oekosystems erfolgt sein; sehr viele Tiere leben je nach Jahreszeit in verschiedenen Oekosystemen. Ein Beispiel hierfür sind die physiognomischen und ökologischen Aehnlichkeiten zwischen den *Marsupialia* und den analogen *Placentalia* in den mediterranen Gebüsch-Oekosystemen Australiens und der übrigen Hartlaubgebiete der Erde (vgl. 4.3.3.).

Zusammenfassend kann man feststellen, dass der Begriff der Konvergenz nicht ohne eine genaue Prüfung der Situation auf alle auffallenden Aehnlichkeiten zwischen nicht verwandten Organismen angewandt werden darf.

#### 5.5. Konvergenz und Vielfalt an Organismen (Diversität)

Konvergenz bedeutet, wie schon oft erwähnt, dass bei sippensystematisch ganz verschiedenen Organismen unter ähnlichen Umweltbedingungen im Laufe der Evolution ähnliche Lebensstrategien gefunden werden. Konvergenz wirkt somit dem Prinzip der strukturellen und funktionellen Diversifizierung und Spezialisierung also der Erhöhung der biologischen Vielfalt entgegen. Was wir aber in der belebten Natur immer wieder staunend hervorheben ist die grosse Vielfalt (Diversität). Es besteht also ein Gegensatz zwischen der Vielfalt in der belebten Natur und der Wichtigkeit des die Vielfalt einschränkenden Phänomens der Konvergenz. Dazu seien einige Gesichtspunkte zusammengestellt:

1. Konvergente Strukturen und Funktionen zwischen Organismen werden oft auf ganz verschiedenen Wegen erreicht. Betrachtet man diese Wege genau, so zeigt sich eine grosse biologische Vielfalt. Als Beispiel sei erwähnt, dass das Grabbein des Maulwurfs und jenes der Maulwurfsgrille funktional sehr ähnlich (konvergent) sind, anatomisch aber keineswegs.
2. Konvergenz umfasst nie alle Teile der Oekosysteme oder Organismen; immer bleiben Verschiedenheiten erhalten. Bestimmte Strukturen sind besonders "konservativ", d.h. verändern sich im Laufe der Evolution nur wenig. Zu diesen gehören beispielsweise die Fortpflanzungsorgane, die darum ja dann auch für die Aufklärung phylogenetischer und sippensystematischer Zusammenhänge gebraucht werden können.
3. Polygenie, Polyphänie (Pleiotropie) und Nachbarschaftseffekte zwischen Genen führen oft dazu, dass sich konvergente Organismen in vielen Merkmalen unterscheiden. Denn die gleich gerichteten Anpassungen können mit ganz verschiedenen genetischen "Nebenwirkungen" gekoppelt

sein, die sich dann auch im Phänotyp manifestieren. Oft kommt diesen Nebenwirkungen wohl kein unmittelbarer Selektionsvorteil zu. Allgemein bedeutet dies aber, dass Vielfalt auch darum möglich ist, weil es Merkmale gibt, die keine Anpassung an spezielle Umweltbedingungen sind oder waren (Atavismus). Die grossen Erfolge der Evolutions- insbesondere auch der Konvergenzforschung dürfen nicht dazu verleiten anzunehmen, dass jede biologische Struktur als Anpassung an einen Selektionsfaktor (Umweltfaktor) entstanden ist.

#### 5.6. Bedeutung der Konvergenz für den Menschen

Das Phänomen der Konvergenz ist für den Menschen in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung.

Konvergenz zwischen Ökosystemen, insbesondere den dominanten Pflanzen verschiedener Gebiete der Erde, bedeutet, dass die dort herrschenden Umweltbedingungen (Standorte) ähnlich sind. Dies mittels Bodenanalysen und langjährigen Klimamessungen festzustellen ist viel aufwendiger und teurer! Ähnlichkeiten in den Standorten erlauben, Kulturpflanzen aus einem Gebiet auch in anderen Gebieten mit konvergenten natürlichen Ökosystemen anzubauen.

Beispiele ganz verschiedener, nicht konvergenter Kulturpflanzen des Mittelmeergebietes und seiner östlichen Randgebiete, die in anderen mediterranen und ähnlichen Klimagebieten erfolgreich angebaut werden, sind: Olive (ein immergrüner Hartlaubbaum), Weinrebe, Weizen, Feige, Küchenzwiebel, Erbse und Lein (siehe z.B. HARLAN 1976). Aus Australien stammen die verschiedenen Arten von *Eucalyptus* und aus Kalifornien der Endemit *Pinus radiata*; beide sind in vielen Gebieten mit mediterranem Klima wertvolle Holzlieferanten.

Unbeabsichtigt kann der Mensch Pflanzen und Tiere aus einem Gebiet in ein anderes mit konvergenten natürlichen Ökosystemen verschleppen. Wegen der dort herrschenden ähnlichen Umweltbedingungen können sich die Fremdlinge unter Umständen sehr erfolgreich ausbreiten. Ein Beispiel dafür ist das Ueberhandnehmen von Gräsern und Kräutern aus dem Mittelmeergebiet in Teilen von Kalifornien und Chile (siehe 4.3.1.).

Zusammen mit den Kulturpflanzen können Anbaumethoden aus einem Gebiet in ein anderes mit konvergenter Naturvegetation übertragen werden. Dabei kommen aber oft auch Nachteile der betreffenden Methoden mit. Ein Beispiel ist die von Menschen verursachte Bodenerosion im Mittelmeergebiet und dann auch in Kalifornien und in Mittelchile. Lösungen für bestimmte Umweltprobleme können von einem Gebiet in ein anderes mit konvergenter Naturvegetation übertragen werden (Erosionsbekämpfung, Aufforstungstechniken). Diese Erkenntnis ist von besonderer Tragweite für die heute so akuten Probleme der Bewirtschaftung der mediterranen Gebüsch-Oekosysteme mit Feuer (siehe 4.3.4.).

Konvergenz ist für den Menschen nicht nur insofern wichtig, als er Kulturpflanzen und land- und forstwirtschaftliche Massnahmen aus einem Gebiet in ein anderes mit konvergenten Oekosystemen übertragen kann. Es gibt Fälle, wo Konvergenzen in den natürlichen Oekosystemen einhergehen mit Ähnlichkeiten in der Landwirtschaft und anderen Kulturerscheinungen, die unabhängig voneinander von verschiedenen Menschenrassen in verschiedenen Erdteilen entwickelt worden sind. Diese kulturanthropologische Konvergenz wird im "Wörterbuch der Völkerkunde" von HIRSCHBERG (1965) wie folgt definiert: "Konvergenz ist das Zustandekommen gleichartiger Kulturerscheinungen durch Ausgleichung ursprünglich verschiedener Erscheinungen unter dem Einfluss gleicher Natur- und Kulturmgebung". Hierzu kann leider kein Beispiel aus den Hartlaubgebieten der Erde gegeben werden; denn ausser im Mittelmeergebiet sind in ihnen keine ausgeprägten, eigenständigen, landwirtschaftlichen oder anderen Kulturerscheinungen entstanden (wohl nicht zuletzt weil ausser im Mittelmeergebiet die Bevölkerungsdichte überall nur sehr gering war). Im folgenden sei ein Beispiel aus einem anderen Vegetationsgebiet erwähnt, dem immergrünen, tropischen Regenwald (siehe Abb. 14). In diesem Oekosystem mit seinen speziellen Bodenbedingungen ist in Afrika, Amerika und Asien unabhängig voneinander und von verschiedenen Menschenrassen die selbe Anbaumethode entwickelt worden, nämlich der Brandrode-Wanderackerbau. Und die Konvergenz umfasst nicht nur diese Landwirtschaftsmethode sondern unter anderem auch die hauptsächlich angebauten Kulturpflanzen (vgl. HARLAN 1976 und SCHMIDT und MARCUS 1943); denn diese sind in der Lebensform sehr ähnlich, aber nicht näher miteinander verwandt (siehe Abb. 14).



## Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, welche Beziehungen zwischen Konvergenz und der Struktur von Oekosystemen bestehen. Konvergenz kann definiert werden als die Evolution struktureller und/oder funktioneller Ähnlichkeiten bei phylogenetisch nicht verwandten Organismen unter dem Einfluss ähnlicher Umweltbedingungen. Es wird die Frage behandelt, ob Konvergenz in einem einzelnen Teilbereich (z.B. Organisationsstufe) eines biologischen Systems auch Konvergenzen in anderen Teilbereichen zur Folge hat. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an den Gebüsch-Oekosystemen der mediterranen Klimagebiete des Mittelmeerraumes, Kaliforniens und Mittelchiles durchgeführt und mit Angaben über ähnliche Oekosysteme S- und SW-Australiens und Südafrikas ergänzt (siehe einleitende Abb. 1-4 und Tab. 1).

Eine Zusammenstellung ganz verschiedener Beispiele zeigt, dass Konvergenz nicht ein seltener Spezialfall ist, sondern ein wichtiges und weit verbreitetes Naturphänomen, das auf allen Organisationsstufen, bei Tieren und Pflanzen vorkommt (S. 72-81 und 113).

Im trocken-heissen Mediterranklima können die Hartlaubsträucher im allgemeinen nur überleben, wenn sie ein tiefes Wurzelwerk und eine senkrechte Blattstellung (welche Ueberhitzung verhindert) haben. Dazu kommen noch weitere Konvergenzen in den Standortsansprüchen und in der Oekophysiologie. Konvergenz in einer Struktur oder Funktion des untersuchten Strauchtyps bedeutet also auch Konvergenzen in anderen Strukturen oder Funktionen (Tab. 2, 3; Abb. 8, 9 und S. 114).

Eine Literatur-Uebersicht über die Gebüsch-Oekosysteme der fünf Hartlaubgebiete zeigt, dass in den verschiedenen Kompartimenten unterschiedlich ausgeprägte Konvergenzen vorkommen:

- Bei den Produzenten gibt es starke Konvergenzen, so z.B. in den Lebensformenspektren, der Phänologie und der Produktion. Der Grund dürfte sein, dass dieses Kompartiment unmittelbar vom Klima abhängt (Tab. 4, Abb. 10).
- Bei den Destruenten gibt es Ähnlichkeiten, welche vor allem daher rühren, dass sich in diesem Kompartiment phylogenetisch alte, teilweise wenig differenzierte Formen von Wirbellosen über lange Zeiten fast unverändert erhalten konnten (DI CASTRI 1973b). Zum Teil beruhen diese Ähnlichkeiten auch auf Konvergenz, aber weniger als Anpassung an das mediterrane Klima, als an das Leben im Boden.
- Bei den Konsumenten wurden unter anderem bei den Eidechsen und bei den Vögeln Kaliforniens und Chiles Konvergenzen festgestellt (FUENTES 1976 bzw. CODY 1973). Die Frage, warum trotz Mobilität bei diesen Tieren Konvergenzen vorkommen, bleibt weitgehend ungeklärt (Abb. 11 und 12).

Feuer ist in allen Hartlaubgebieten ein natürlicher ökologischer Faktor. Dies hat Konvergenzen auf allen Organisationsstufen, von den biochemischen Prozessen beim Durchbrechen der Keimruhe bestimmter Pflanzensamen und dem Wiederausschlagen nach Brand bis zu Besonderheiten der Stoffkreisläufe und der Sukzession zur Folge (Tab. 5).

Allgemeine Hypothese zur Erklärung der Konvergenz (S. 117-121): Auf jedes biologische System wirken viele verschiedene Umweltfaktoren. Jede Anpassung an einen bestimmten Faktor schränkt die Anpassungsmöglichkeiten bezüglich der anderen Faktoren ein. Als simultane Anpassung an eine Vielzahl von Faktoren gibt es daher nur wenig Möglichkeiten, d.h. Lebensstrategien. Dies bedeutet, dass unter ähnlichen Umweltbedingungen auch bei phylogenetisch nicht verwandten Organismen im Laufe der Evolution ähnliche Strukturen und Funktionen entstehen: also Konvergenz (vgl. MOONEY und DUNN 1970b). Unter extremen Umweltbedingungen gibt es wohl von vornherein nur wenige Anpassungsmöglichkeiten, was eine besonders ausgeprägte Konvergenz zur Folge hat. Das mediterrane Klima ist extrem, daher die ausgeprägte Konvergenz. Es wird angenommen, dass es für die dominanten Pflanzen fast aller Klimate der Erde "schwierig" ist, eine Balance zwischen CO<sub>2</sub>-Haushalt und H<sub>2</sub>O-Haushalt zu erreichen. Diese Annahme und die dargelegte Konvergenz-Hypothese könnten erklären, weshalb es in jedem Klimagebiet nur wenige, aber konvergente, dominante Lebensstrategien gibt, wie dies in den globalen Vegetationskarten zum Ausdruck kommt.

### Summary

The present work deals with the relations between convergence and ecosystem structure, convergence being defined as the evolution of structural and/or functional similarities in phylogenetically unrelated organisms under the influence of similar environmental conditions. The question is analyzed if convergence in a particular part of an ecosystem means also convergence in other parts. The main object of the investigation were the shrub ecosystems occurring in the Mediterranean Region, California and central Chile; the results were compared with data on similar ecosystems from Australia and South Africa, where the climate is of the same mediterranean type (see introductory Figs. 1, 4 and Table 1).

A compilation of many different examples shows that convergence is not a rare and exceptional case in the evolution but an important phenomenon occurring on all levels of organization, both in plants and animals (pp. 72-81 and 113).

In order to survive in the dry and hot summer, the shrubs with evergreen scleromorphic leaves in general are deep-rooted and have a vertical orientation of the leaves preventing overheating. In addition, convergences in the habitat requirements and in ecophysiology occur. All these data suggest that convergence in a given structure or function of the studied shrub type determines as well convergences in other structures or functions (Table 2, 3; Figs 8, 9 and pp. 114-117).

A survey of the literature on the scleromorphic shrub ecosystem of the five regions with mediterranean type climate shows various degrees of convergence in the different compartments:

- In the producer compartment a strong convergence is noted comprising e.g. life-forms, phenology and production. The reason might be that this compartment depends directly from the climate (Table 4, Fig.10).
- In the reducers, similarities were observed which might have to do

with the fact that in this compartment old and primitive life-forms of invertebrates survived unchanged over long periods of time (DI CASTRI 1973b). These similarities may in part be convergences, but more as adaptations to life in the soil than to the mediterranean type climate.

- In the consumer compartment convergences were observed between the lizard communities and between the bird communities of California and Chile (FUENTES 1976 resp. CODY 1973). The question why convergence evolved in such mobile animals remains open (Figs. 11, 12).

Fire is an important natural ecological factor in the mediterranean type climate. As a result, convergences are found on all levels of organization, as exemplified by the biochemical breaking of the seed dormancy, the resprouting of the shrubs after burning, particular structures in the mineral cycling and succession (Table 5).

General hypothesis to explain the phenomenon of convergence (pp.117-121): Various selective forces (factors) are operating in any biological system. An adaption to a single factor limits the possibilities of adaption to other factors. Thus there exists only a limited number of simultaneous adaptations to all the many selective factors. As a result, even phylogenetically not related organisms may evolve similar structures and functions in similar environments: and this is convergence (see MOONEY and DUNN 1970b). This means: more extreme the environment, more limited becomes the number of possible adaptive strategies, and the convergence appears more and more distinct. The mediterranean type climate being extreme, a particularly strong convergence occurs.

It is assumed that the dominant plants of nearly all the climates of the earth have "difficulties in finding" a balance between CO<sub>2</sub>-exchange and H<sub>2</sub>O-exchange. This assumption and the above presented hypothesis could help to explain why, in almost every climate, only few but convergent dominant plant-life strategies occur, as shown by the global vegetation maps.

## Literatur

- ALCOCK, J., 1975: Animal behavior. An evolutionary approach. Sinauer, Sunderland Mass. 547 S.
- ASCHMANN, H., 1973: Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. In: DI CASTRI und MOONEY, 11 - 19.
- AXELROD, D.L., 1973: History of the mediterranean ecosystems in California. In: DI CASTRI und MOONEY, 225 - 277.
- BARBOUR, M.G. und MAJOR, J., (Hrsg.), 1977: Terrestrial vegetation of California. Wiley, New York, 960 S.
- BISWELL, H. H., 1974: Effects of fire on chaparral. 321 - 364. In: KOZLOWSKI, T.T. und AHLGREN C.E. (Hrsg.): Fire and ecosystems. Academic Press, New York/San Francisco/London.

- BRAUN-BLANQUET, J., 1936: La chênaie d'yeuse méditerranéenne (*Quercion ilicis*). Mem.Sc.nat. Nîmes 5 bzw. SIGMA 45, 147 S.
- 1964: Pflanzensoziologie. (3. Aufl.) Springer Wien/New York. 865 S.
  - und WALTER, H., 1931: Zur Oekologie der Mediterranpflanzen. Jb.wiss. Bot. 74, 697 - 748.
- BREHM, A., 1912: Tierleben. 4. Aufl., herausgegeben von ZUR STRASSEN, O. Bibliographisches Institut, Leipzig/Wien.
- CACHAN, P. und DUVAL, J., 1966: Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. Ann.Fac.Sc.Univ.Dakar, 8, 5 - 88 (zit. aus KLÖTZLI 1968).
- CODY, M.L., 1970: Chilean bird distribution. Ecology 51, 455 - 464.
- 1973a: Parallel evolution and bird niches. In: DI CASTRI and MOONEY (Hrsg.), 307 - 338.
  - 1973b: Character convergence. Ann.Rev. Ecology and Systematics 4, 189 - 211.
  - 1974: Competition and the structure of bird communities. Princeton Press, Princeton N. J., 318 S.
  - and MOONEY, H. A., (in Druck): Convergence and dissimilarities of mediterranean-climate ecosystems. Ann. Review Ecol. and Systematics.
- CZIHAK, G., LANGER, H. und ZIEGLER, H. (Hrsg.), 1976: Biologie. Springer, Berlin, 837 S.
- DARWIN, Ch., 1897: The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life. (6. Aufl.) Murray, London, 432 S.
- DI CASTRI, F., 1973a: Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: DI CASTRI and MOONEY, 21 - 36.
- 1973b: Soil systems in mediterranean climate regions (169 - 170) und Soil animals in latitudinal and topographical gradients of mediterranean ecosystems. In: DI CASTRI und MOONEY, 171 - 190.
  - and MOONEY, H. A. (Hrsg.), 1973: Mediterranean type ecosystems; origin and structure. Ecological Studies 7. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 405 S.
- DOWNTON, W.J., 1975: The occurrence of C<sub>4</sub> photosynthesis among plants. Photosynthetica 9, 96 - 105.
- DRUDE, O., 1890: Handbuch der Pflanzengeographie. Engelhorn, Stuttgart, 582 S.
- DUCHAUFOR, P., 1970: Précis de pédologie. (3. Aufl.). Masson, Paris, 475 S.
- DUNN, E. L., 1970: Seasonal patterns of carbon dioxide metabolism in ever-green sclerophylls. Ph.D. Thesis, Univ. of California, Los Angeles. 139 S.
- EHRLICH, P. R. und HOLMS, R. W., 1963: The process of evolution. McGraw-Hill, New York. 347 S.
- und RAVEN, P. H., 1965: Butterflies and plants; a study in coevolution. Evolution 18, 588 - 608.
- ENGLER, A., 1899: Die Entwicklung der Pflanzengeographie. Sonderabdruck Humboldt-Centenarschrift der Ges. für Erdkunde, Berlin. 247 S.
- FIORI, A., 1923 - 1929: Nuova flora analitica d'Italia. Firenze. Bd. 1, 944 S., Bd. 2, 1120 S.
- FOURNIER, P., 1946: Les quatre flores de la France. Lechevalier, Paris, 1091 S.
- FUENTES, E. R., 1976: Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. Ecology 57, 3 - 17.

- GIACOMINI, V. und FENAROLI, L., 1958: La Flora. Touring Club Italiano, Milano. 275 S.
- GIGON, A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatböden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 48, 159 S.
- 1974: Oekosysteme; Gleichgewichte und Störungen. S. 16 - 39 in H. LEIBUNDGUT (Hrsg.). Landschaftspflege und Umweltschutz. Huber, Frauenfeld. 368 S.
  - 1975: Ueber das Wirken der Standortsfaktoren; kausale und korrelative Beziehungen in jungen und in reifen Stadien der Sukzession. Mitt. Eidg. forst. Vers.wes. 51, 25 - 35.
  - 1978: CO<sub>2</sub>-gas exchange, water relations and convergence of mediterranean shrub-types from California and Chile. Oecol.Plant. (in Vorb.).
- GRIEVE, B.J. und HELLMUTH, E.O., 1970: Eco-physiology of Western Australian plants. Oecol. Plant. 5, 33 - 68.
- GRISEBACH, A., 1872: Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Engelmann, Leipzig, 709 S.
- GUTTENBERG von, H., 1907: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranpflanzen. Englers bot. Jb. 38, 283 - 444.
- 1927: Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta 4, 726 - 779.
  - und BUHR, H., 1935: Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchiapflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta 24, 163 - 265.
- HADLEY, N.F., 1972: Desert species and adaptations. Amer. Scientist 60, 338 - 347.
- HARLAN, J.R., 1976: The plants and the animals that nourish man. Sci. Amer. 235, Nr. 1, 89 - 97.
- HELLMUTH, E.O., 1971: Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. III. Comparative studies on photosynthesis, respiration and water relations of ten arid zone and two semi-arid zone plants under winter and late summer climatic conditions. J. Ecol. 59, 225 - 259.
- HIRSCHBERGER, W. (Hrsg.), 1965: Wörterbuch der Völkerkunde. Kröner, Stuttgart. 508 S.
- HORVAT, J., GLAVÁČ, V. und ELLENBERG, H., 1974: Vegetation Südosteuropas. Fischer, Stuttgart, 768 S. + 2 Vegetationskarten.
- HUMBOLT von, A., 1807. Essay sur la géographie des plantes. Paris.
- ILIJANIĆ, L. und GRACININ, M., 1972: Zum Wasserhaushalt einiger mediterraner Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 85, 329 - 339.
- JANZEN, D. H., 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20, 249 - 275.
- JENNY, H., 1941: Factors of soil formation. New York/London. 281 S.
- JOHNSON, A. W., 1973: Historical view of the concept of ecosystem convergence. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.), 3 - 7.
- KLÖTZLI, F., 1968: Wald und Umwelt. Schweiz. Z. Forstwes. 119, 264 - 334.
- 1975: Oekologische Besonderheiten Pinus-reicher Waldgesellschaften. Schweiz. Z. Forstwes. 126, 672 - 710.
- KNAPP, R., 1965: Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika. Fischer, Stuttgart, 373 S.
- KUBITZKI, K., 1964: Zur Kenntnis der osmotischen Zustandgrößen südchilenischer Holzgewächse. Flora 155, 101 - 116.

- KÜHNELT, W., 1970: Grundriss der Oekologie, mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart. 443 S.
- KUMMEROW, J., 1973: Comparative anatomy of sclerophylls of mediterranean climate areas. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.) 157 - 167.
- LANDOLT, E., 1971: Oekologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora. Boissiera 19, 129 - 148.
- LARCHER, W., 1961: Zur Assimilationsökologie der immergrünen *Olea europaea* und *Quercus ilex* und der sommergrünen *Quercus pubescens* im nördlichen Gardaseegebiet. Planta 56, 607 - 617.
- LE HOUEROU, H. V., 1973: Fire and vegetation in the Mediterranean Basin. Proc. 13th Annual. Tall Timber Fire. Ecol. Conf. (zit. nach NAVEH 1974).
- MOONEY, H. A. (Hrsg.) (1978): Convergent evolution in California and Chile. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa. (im Druck).
- und DUNN, E. L., 1970a: Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. Amer.Nat. 104, 447 - 453.
  - und DUNN, E. L., 1970b: Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. Evolution 24, 292 - 303.
  - , DUNN, E. L., SHROPSHIRE, F. und SONG, L., 1970: Vegetation comparisons between the mediterranean climatic areas of California and Chile. Flora (Berl.) 159, 480 - 496.
  - , DUNN, E. L., HARRISON, A. T., MORROW, P. A., BARTHOLOMEW, B. und HAYS, R. L., 1971: A mobile laboratory for gas exchange measurements. Photosynthetica 5, 128 - 132.
  - und PARSONS, D. J., 1973: Structure and function of the California chaparral - an example from San Dimas. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 83 - 120.
  - PARSONS, D. J. und KUMMEROW, J., 1974: Plant development in mediterranean climates. S. 255 - 267 in: H. LIETH (Hrsg.): Phenology and seasonality modeling. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. 444 S.
- MUNZ, P. A. und KECK, D. D., 1959: A California Flora. Univ. of California Press, Berkeley and Los Angeles. 1681 S.
- NAVEH, Z., 1967: Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel. Ecology 48, 445 - 459.
- 1974: Effects of fire in the Mediterranean Region. S. 401 - 434 in: KOZLOWSKI T. T. und AHLGREN C. E. (Hrsg.): Fire and ecosystems. Academic Press New York/San Francisco/London. 542 S.
  - und DAN, J., 1973: The human degradation of mediterranean landscapes in Israel. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 373 - 390.
- OBERDORFER, E., 1960: Pflanzensoziologische Studien in Chile. - Ein Vergleich mit Europa. Cramer, Weinheim, 208 S.
- ODUM, E. P., 1971: Fundamentals of ecology. (3. Aufl.). Saunders, Philadelphia. 574 S.
- OPPENHEIMER, H.R., 1932: Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 50a, 185 - 245.
- PARSONS, D. J., 1973: A comparative study of vegetation structure in the mediterranean scrub communities of California and Chile. Ph.D. Thesis, Stanford University, U.S.A. 155 S.
- 1976: Vegetation structure in the mediterranean scrub communities of California and Chile. J. Ecol. 64, 435 - 447.

- und MOLDENKE, A. R., 1975: Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* 56, 950 - 957.
- QUANTIN, A., 1935: L'évolution de la végétation à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. *Comm.* 37, SIGMA. 382 S. + 16 Abb. + 1 Karte.
- RAVEN, P. H., 1973: The evolution of mediterranean floras. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 213 - 224.
- REICHE, C., 1896 - 1911: Flora de Chile. 6 Bde. Imprenta Cervantes, Santiago.
- RENSCH, B., 1963: Biologie II (Zoologie). Fischer Lexikon. Fischer, Frankfurt/Hamburg. 347 S.
- RIKLI, M., 1942 - 1948: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. 3 Bde. Huber, Bern. 1418 S.
- ROUSCHAL, E., 1938: Zur Oekologie der Macchien I. *Jb. wiss. Bot.* 87, 436 - 523.
- RÜBEL, E., 1930: Pflanzengesellschaften der Erde. Huber, Bern/Berlin. 464 S. + 1 Karte.
- SAGE, R. D., 1973: Ecological convergence of the lizard faunas of the chaparral communities in Chile and California. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 339 - 348.
- SAIZ, F., 1973: Biogeography of soil beetles in mediterranean regions. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 285 - 294.
- SCHIMPER, A. F. W. und von FABER, F. C., 1935: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. (1898); 3. Aufl., 2 Bde. 1612 S. + 3 Karten.
- SCHMIDT, G. A. und MARCUS, A. (Hrsg.), 1943: Handbuch der tropischen und subtropischen Landwirtschaft. Mittlerer, Berlin, 830 S.
- SCHOPFER, P., 1973: Erfolgreiche Photosynthese-Spezialisten: Die "C<sub>4</sub>-Pflanzen". *BIUZ* 3, 172 - 183.
- SPECHT, R. L., 1969: A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristics of mediterranean type climates in France, California and southern Australia. I. Structure, morphology and succession. II. Dry matter, energy and nutrient accumulation. *Austr. J. Bot.* 17, 277 - 292 und 293 - 308.
- 1973: Structure and functional response of ecosystems in the mediterranean climate of Australia. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 113 - 120.
- STOCKER, O., 1956: Die Dürresistenz. 696 - 741. In: *Handb. Pflanzenphysiol.* III, Pflanze und Wasser. Springer, Berlin/Göttingen/Heidelberg. 1073 S.
- THROWER, N. J. W. und BRADBURY, D. E., 1973: The physiography of the mediterranean lands with special emphasis on California and Chile. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 37 - 52.
- und BRADBURY, D. E. (Hrsg.), (1978): Chile-California mediterranean scrub atlas. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa. (im Druck).
- TISCHLER, W., 1976: Einführung in die Oekologie. Fischer, Stuttgart/New York. 307 S.
- VIERHAPPER, F., 1919: Ueber echten und falschen Vikarismus. *Oesterr. Bot. Z.* Jahrg. 1919, 1 - 22.
- VITALI-DI CASTRI, V., 1973: Biogeography of Pseudoscorpions in the mediterranean regions of the world. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 295-305.
- WALKER, E., 1964: The mammals of the world. Bd. I - III. Johns Hopkins Press, Baltimore. 769 S.

- WALTER, H., 1964 und 1968: Die Vegetation der Erde. Vol. I/(2. Aufl. 1964): Die tropischen und subtropischen Zonen. 592 S.; Vol. II (1968): Die gemässigten und arktischen Zonen. 1001 S. Fischer, Stuttgart/Jena.
- und LIETH, H., 1960 - 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
  - und VAN STADEN, J., 1965: Ueber die Jahreskurven des osmotischen Wertes bei einigen Hartlaubarten des Kaplandes. J. South Afr. Bot. 31, 225 - 236.
- WARMING, E. und GRAEBNER, P., 1933: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 4. Aufl. (1. Aufl. 1896). Borntraeger, Berlin, 1157 S.
- ZINKE, P. J., 1973: Analogies between the soil and vegetation types of Italy, Greece and California. In: DI CASTRI und MOONEY (Hrsg.). 61 - 80.
- ZOHARY, M., 1973: Geobotanical foundations of the Middle East. 2 Bde. Fischer, Stuttgart. 739 S.

Adresse des Autors: PD Dr. A. Gigon  
Geobotanisches Institut ETH  
Stiftung Rübel  
Zürichbergstrasse 38  
CH-8044 Z ü r i c h