

**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

**Kapitel:** 4: Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen bei Gebüsch-Oekosystem der Hartlaubgebiete

**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:** 11.01.2026

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

#### 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), Südosteuroopa (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) 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 sclerophyll scrub	drought-deciduous scrub, coastal sage (soft chaparral)
Chile	matorral (espinal)	
Australien	mallee-scrub, mulga scrub, 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, FAMILIE	Höhenklasse m	BLATTMERKMALE								PHAENOLOGIE		Anpassung an Feuer	Standort
			Winkel	Größenklasse	Rand	Skleromorphie g/dm <sup>2</sup>	Reflektivität	Behaarung	Geruch	Vegetatives Wachstum Monat	Blühen Monat			
Kl.	<i>Heteromeles arbutifolia</i> Roem. ROSACEAE	3-5	V	D	Z	skl. (2,2)	r	0/0	-	4-7	7-8	+	t-m	
	Ch. <i>Kageneckia oblonga</i> R. & Pav. ROSACEAE	3-5	V	D	Z	skl. (2,1)	R	0/0	-	10-7	4-5	+	m	
	Mn. <i>Arbutus unedo</i> L. ERICACEAE	3-5	V	C	Z	int. (1,8)	RR	0/0	-	10-7	10-3	+	t	
Kl.	<i>Rhus ovata</i> Wats. ANACARDIACEAE	2-3	45	D	G	skl. (2,5)	RR	0/0	+	5-7	6-8	+	t-m	
	Ch. <i>Lithraea caustica</i> (Mol.) H. & A. ANACARDIACEAE	3-5	45	C	G	skl. (2,5)	r	0/0	-	9-2 5-6	6-7	+	d-m	
Kl.	<i>Ceanothus greggii</i> var. <i>perplexens</i> (Trel.) Jeps. RHAMNACEAE	2-3	45	B	Z	skl.	r	0/0	-	12-1 3-7	3-4	-	d-m	
	Ch. <i>Colliguaya odorifera</i> Mol. — EUPHORBIACEAE	2-3	V	C	Z	skl. (2,5)	R	0/0	-	11-6	2-5	+	d-m	
	Mn. <i>Rhamnus Alaternus</i> L. RHAMNACEAE	3-5	45	B	Z	skl.	R	0/0	-		1-4	+	d-t	
Kl.	<i>Adenostoma fasciculatum</i> H. & A. ROSACEAE	1-2	X	An	G	skl.	r	0/0	-	6-7	3-7	+	d-m	
	Ch. <i>Baccharis linearis</i> (R. & Pav.) Pers. COMPOSITAE	2-3	H	B	G	int.	r	0/0	-	nb	nb	nb	d-m	
	Ch. <i>Baccharis nothmanii</i> (H. & A.) <i>callistoides</i> Heer COMPOSITAE	2-3	45	B	G	int.	r	++	+	6-11	8-11	nb	d-m	
	Ch. <i>Satureja gilliesii</i> (Grah.) Big. LABIATAE	1-2	45	B	G	int.	r	0/0	++	11-12 6	6-7	+	d-m	
	Mn. <i>Erica arborea</i> L. 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 STRAUCHART, AUTOR, FAMILIE	Höhenklasse m	BLATTMERKMALE						PHÄNOLOGIE		Anpassung an Feuer	Standort
		Winkel	Grössenklasse	Rand	Skleromorphie g/dm <sup>2</sup>	Reflektivität	Behaarung	Geruch	Vegetatives Wachstum Monat	Blühen Monat	
Kl. <i>Salvia leucophylla</i> Greene LABIATAE	1-2	H	C	L	mes. (1,6)	r	+/+	-	12- 6	5-7	d
Ch. <i>Lepechinia salviae</i> (Lindl.) Epl. LABIATAE	1-2	45	C	L	mes. (1,3)	r	+/+	+			nb
Mm. <i>Cistus salviaefolius</i> L. CISTACEAE	0,5-1	X	C	L	mes. (1,6)	r	+/+	+		4-6	t-m
Mm. <i>Cistus albidus</i> L. CISTACEAE	0,5-1	H	C	L	int. (1,9)	r	+/+	-		4-6	d
Kl. <i>Salvia mellifera</i> Greene LABIATAE	1-2	45	B	G	int. (1,9)	r	+/+	++	12- 6	4-6	d
Mm. <i>Cistus monspeliensis</i> L. CISTACEAE	1-2	H	B	G	mes. (1,5)	r	+/+	+		4-6	d
Kl. <i>Pennisetum tenuifolium</i> Torr. ex Gray SCROPHULARIACEAE	0,5-1	45	B	Z	int.	nb	0/0	-		6-9	m
Ch. <i>Podanthus mitis</i> Lindl. — COMPOSITAE	1-2	X	C	Z	mes. (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

Skleromorphie ausgewachsener, diesjähriger Blätter: skleromorph 1,9 > intermediär > 1,6 > mesomorph. In 2-2 Trockengewicht  
Reflektivität: r = gering, R = mittel, RR = stark. Schätzungen  
Behaarung: 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.).

### 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

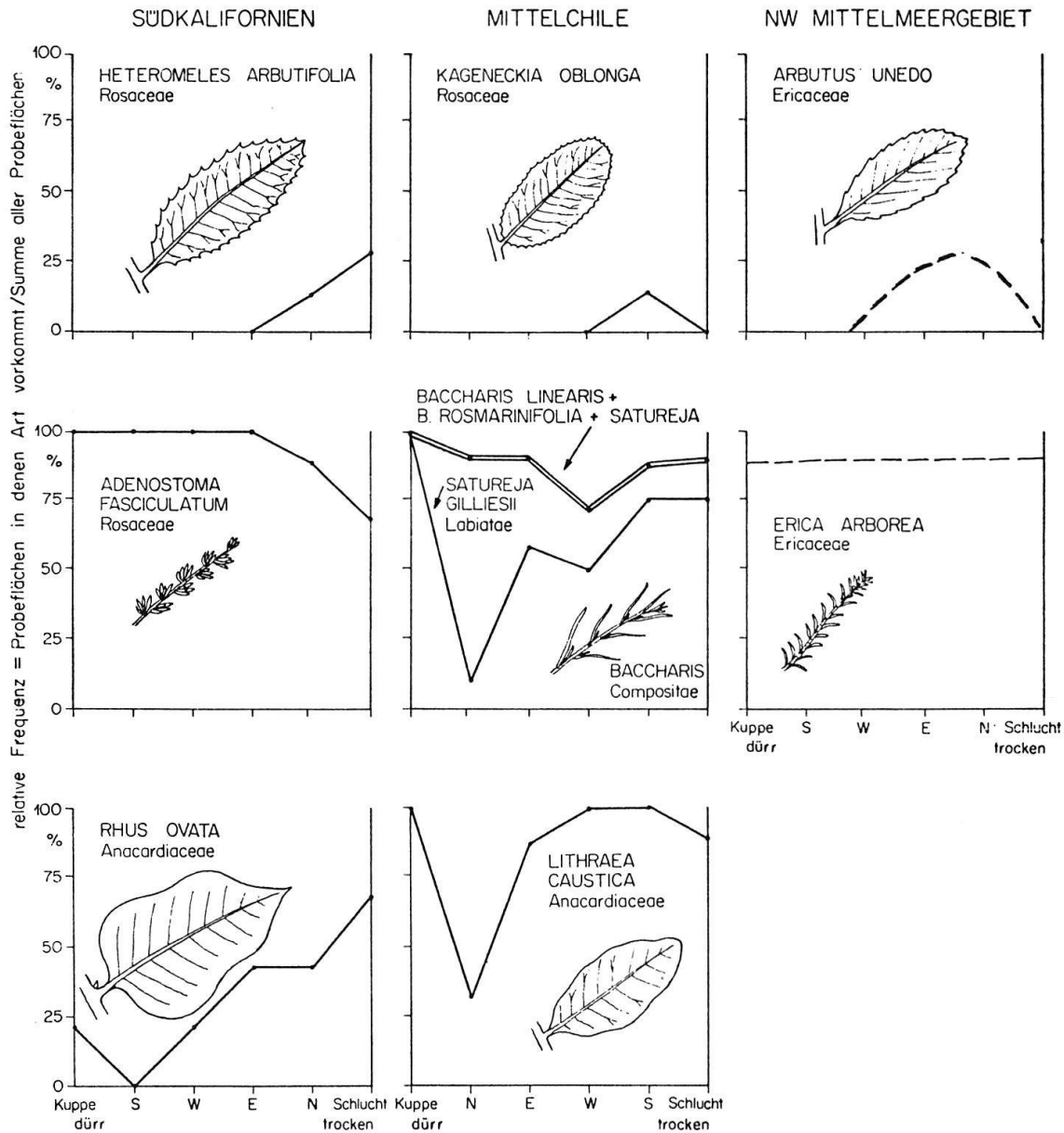


Abb. 8. Ähnlichkeiten in Blattumriss und Standort bei mediterranen Hartlaubsträuchern. Daten für Kalifornien und Chile aus PARSONS (1973). Weitere Erläuterungen siehe Text.



#### 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 Öffnungszustand 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

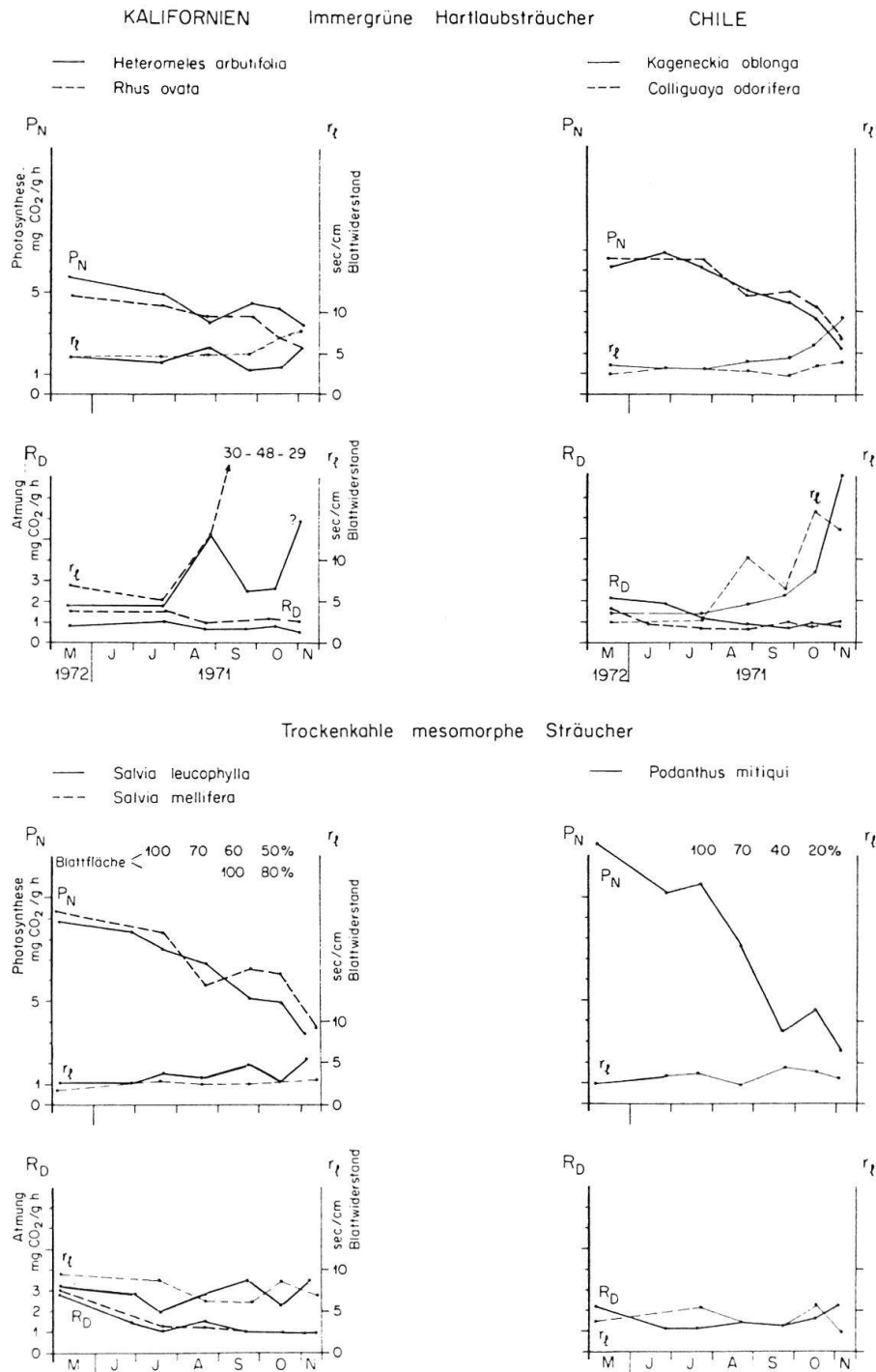


Abb. 9. Ähnlichkeit in der Ökophysiologie bei immergrünen Hartlaubsträuchern und bei trockenkahle-mesomorphen Sträuchern aus Kalifornien und Chile. Messungen unter den gleichen experimentellen Bedingungen und, ausser bei *Podanthus*, Mittelwert aus zwei Wiederholungen (Sträuchern) pro Art. Verändert 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 trockenkahl-mesomorphen 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- gesell- schaft	<i>Boldo- Cryptoca- ryetum</i>  (aus OBERDORFER 1960)	<i>Beil- schmied- ietum</i>  (aus OBERDORFER 1960)	<i>Quercetum ilicis gallopro- vinciale</i>  (aus BRAUN- BLANQUET 1936)	<i>Querceto- Buxetum"</i>  (aus QUANTIN 1935)	<i>Fagetum gallicum conopodie- tosum</i>  (aus BRAUN- BLANQUET 1964)
Lebens- form	%	%	%	%	%
<i>Phanaero- phyta</i>	47	45	40	48	2
<i>Phanero- phyta</i>	11	9	14		
<i>scanden- tia</i>					
<i>Chamae- phyta</i>	5	2	9	3	4
<i>Hemi- crypto- phyta</i>	21	22	24	40	52
<i>Geo- phyta</i>	8	11	9	5	41
<i>Thero- phyta</i>	8	9	4	3	2
<i>Epi- 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 Probeflächen 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 Probeflächen 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 Probeflächen 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 Probeflächen vorkommenden krautigen Arten (grossenteils 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

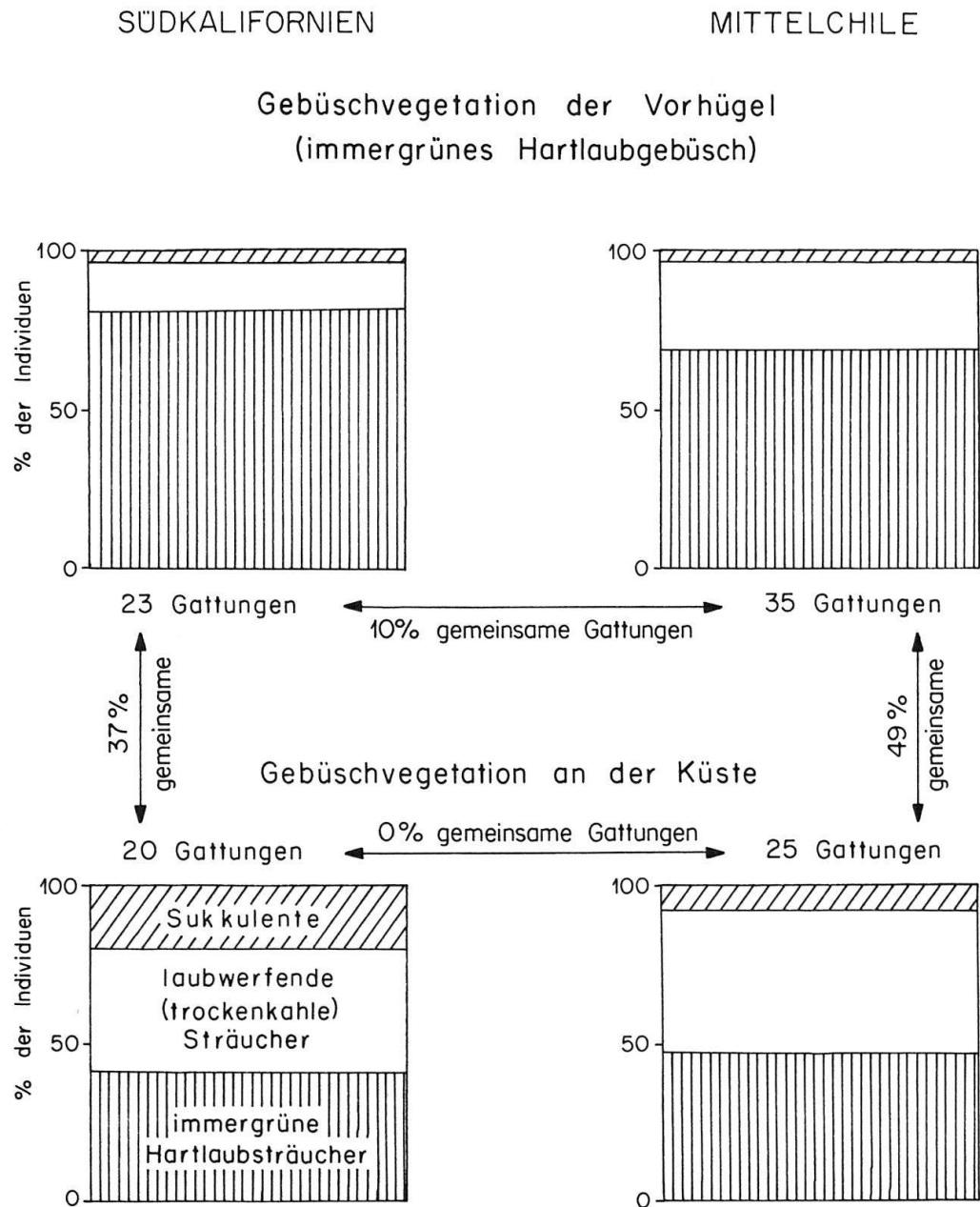


Abb. 10. Ähnlichkeiten in den Anteilen verschiedener Lebensformen bei Gebüschvegetationen der Vorhügel und bei solchen der Küste in Südkalifornien und Mittelchile. Daten aus PARSONS und MOLDENKE (1975).

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 Blühtentfaltung 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:

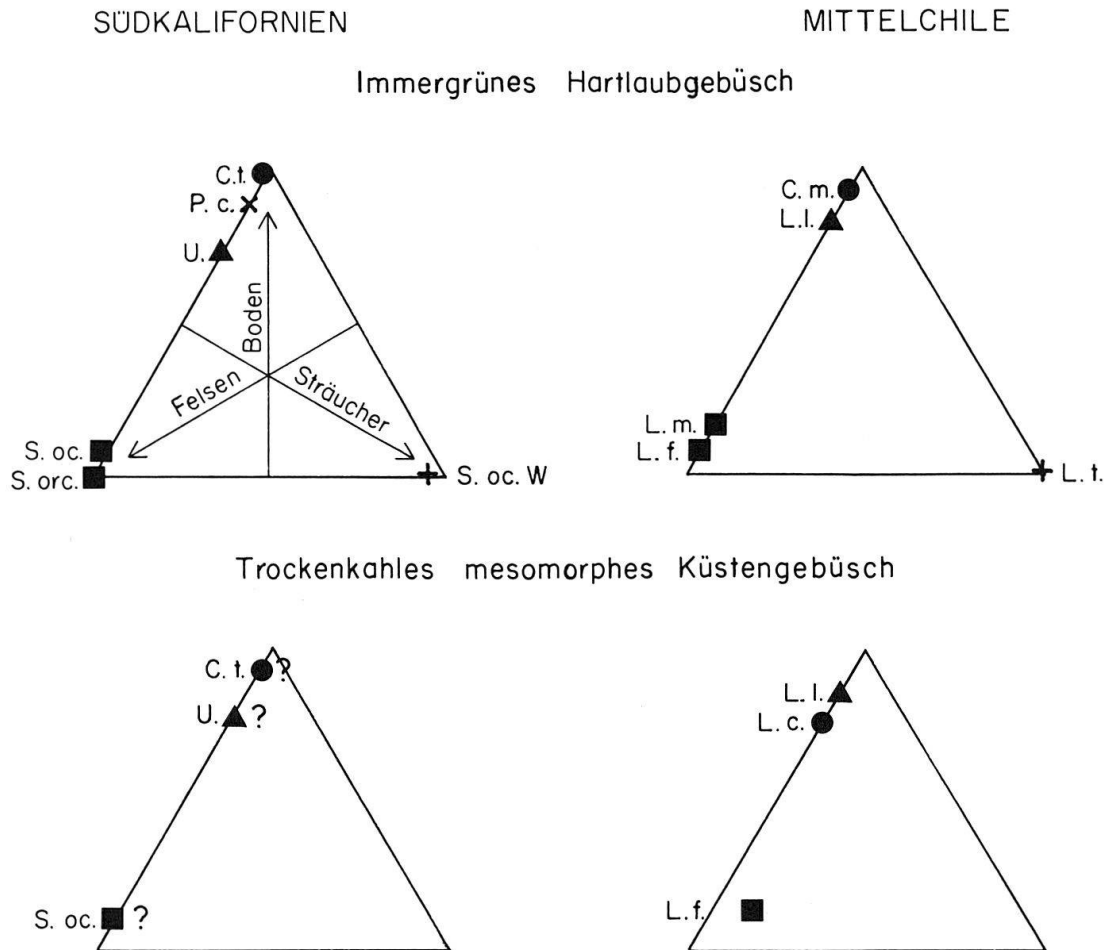
- Grössere Tiere leben oft in verschiedenen Oekosystemen, von denen sie je nach Jahreszeit ein anderes zur Nahrungssuche, Fortpflanzung oder aus anderen Gründen aufsuchen. Es besteht also keine Anpassung an nur ein einziges Oekosystem und dies kann Konvergenzstrukturen verwischen.
- Kleinere Tiere suchen 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



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

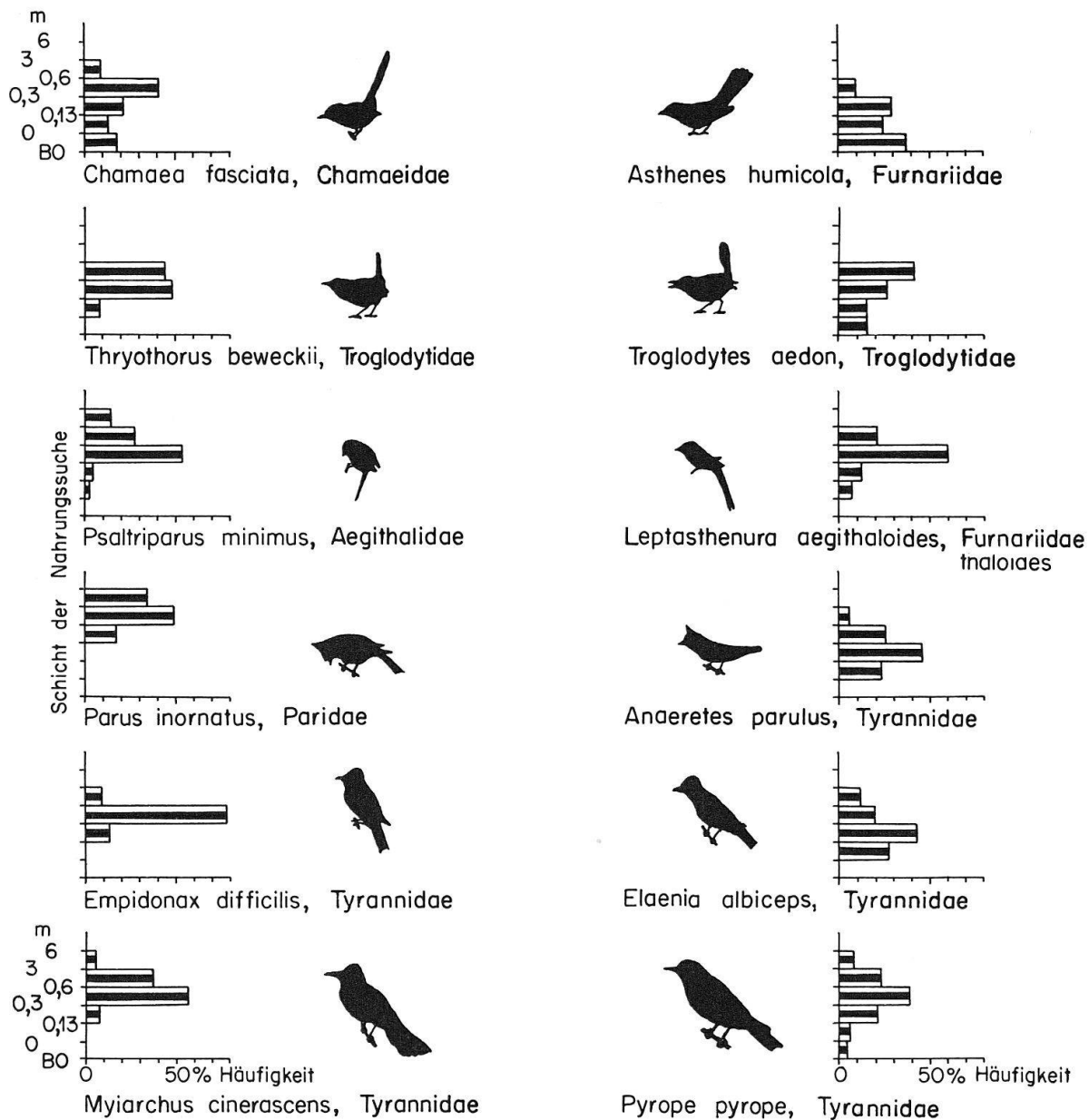


Abb. 12. Ähnlichkeit in Physiognomie, Grösse und Vegetationsschicht, in der die Nahrung gesucht wird, bei Vögeln der mediterranen Hartlaubgebüsche in Kalifornien und Chile. Umgezeichnet und ergänzt aus CODY (1974). BO = Bodenoberfläche.

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 Oekosysteme 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 Oekosystems. Wenn nun in allen fünf Gebieten mit mediterranem Klima das Feuer ein natürlicher ökologischer Faktor ist, so heisst dies, dass die dort vorkommenden natürlichen Oekosysteme in der Gesamtstruktur und -funktion sehr ähnlich sein müssen; und diese Aehnlichkeit bedeutet wegen des verschiedenen floristischen und faunistischen Ursprungs dieser Oekosysteme eine Konvergenz auf der Stufe des gesamten Oekosystems!

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. Ueberlegungen 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