

**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 Gebüschen-Ökosystemen der Hartlaubgebiete

**Autor:** Gigon, Andreas

**Kapitel:** 5: Diskussion und Schlussfolgerung

**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>**

haben in Naturschutzkreisen zur Erkenntnis geführt, dass unter bestimmten Voraussetzungen Feuer nötig sind, um die mediterranen Gebüsche-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.

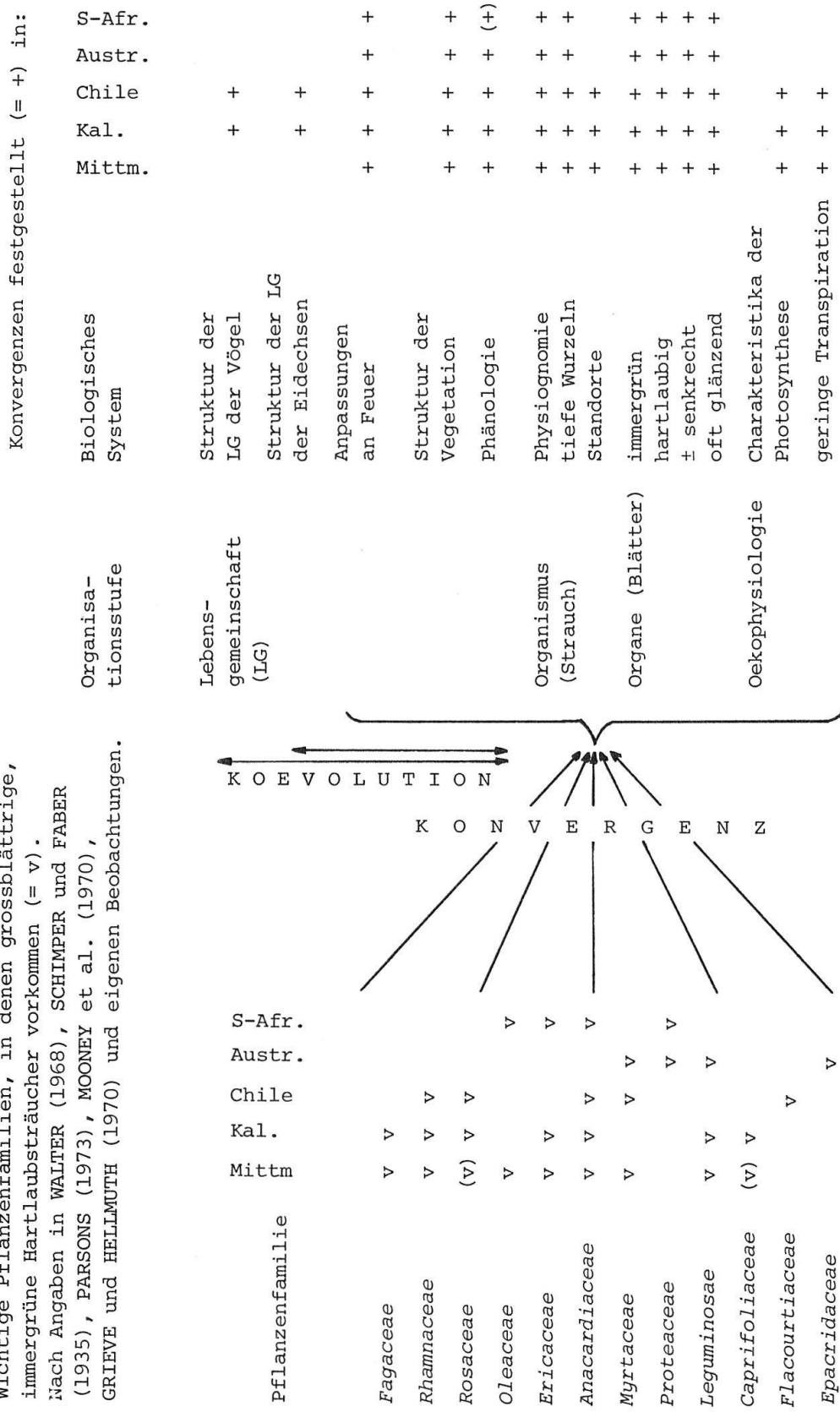


Abb. 13. Ausschnitt aus dem Syndrom von Konvergenzen in Ökosystemen mit grossblättrigen, immergrünen Hartlaubsträuchern. Leere Stellen in den Matrices bedeuten, dass keine Untersuchungsergebnisse vorliegen.

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 zwangslässig 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 Gebüsche-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 hinzutreten; vielmehr haben sich die verschiedenen Organismen eines Oekosystems im Laufe der Zeit gegenseitig evolutiv beeinflusst, sie sind koevoluiert (siehe dazu z.B. EHRLICH und RAVEN 1964, JANZEN 1966). Hier eröffnet sich als neues, faszinierendes Forschungsfeld, die koevolutiven 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 evolutiven 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 Ökosystemen 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 Ökosystemen der Hartlaubgebiete verständlich. Denn die jahreszeitliche Diskrepanz zwischen feucht-kühl 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-Könner" 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 Gas austausches der Blätter nicht umgehen lässt". (Andrerseits 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 grossklimatischen Bedingungen herrschen und die in ± 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 evoluieren 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 Nichtdominannten im abgepufferten Bestandesklima leben, also keinem so starken klimatischen Stress ausgesetzt sind, wie die Dominanten. Ausserdem sind die Standortsbedingungen unter denen die Nichtdominannten 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 Nichtdominannten, 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. Andrerseits leben sie oft in mehreren verschiedenen Ökosystemen und sind zum Teil homiotherm (eigenwarm). Wie die in 4.3.3. dargelegten Beispiele zeigen, überwogen in den mediterranen Gebüsch-Ökosystemen offenbar die Selektionskräfte, welche zu Konvergenz bei den einander entsprechenden Gruppen größerer Tiere führten (Koevolution).

#### 5.4. Nicht alle Ähnlichkeiten 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 Ökosystemen grosse Ähnlichkeiten, 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: Ähnlichkeiten bei nicht miteinander verwandten Tieren, die in konvergenten Ökosystemen leben, müssen nicht in jedem Fall Anpassungen (Konvergenzen) an die Bedingungen im betreffenden Ökosystem sein. Vielmehr können sie als Anpassung an ähnliche Bedingungen der Umgebung des betreffenden Ökosystems erfolgt sein; sehr viele Tiere leben je nach Jahreszeit in verschiedenen Ökosystemen. Ein Beispiel hierfür sind die physiognomischen und ökologischen Ähnlichkeiten zwischen den *Marsupialia* und den analogen *Placentalia* in den mediterranen Gebüsch-Ökosystemen 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 Ähnlichkeiten 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 Maulwurfsgrelle funktional sehr ähnlich (konvergent) sind, anatomisch aber keineswegs.
2. Konvergenz umfasst nie alle Teile der Ökosysteme 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 Überhandnehmen 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 Gebüscht-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).

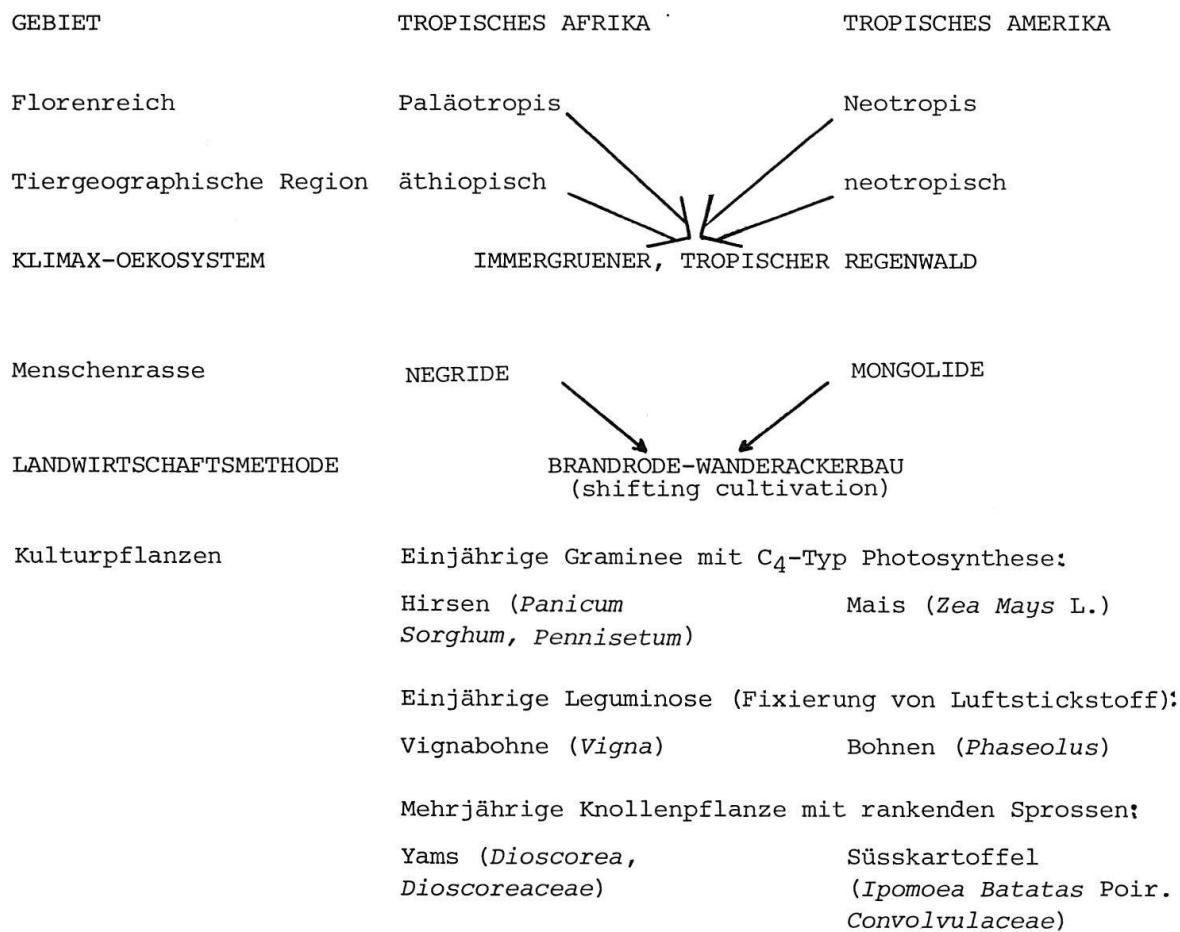


Abb. 14. Beispiele von Konvergenzen, die von den Biosystemen (Oekosystemen) bis in die Landwirtschaftsmethoden und die vom Menschen benutzten Typen von Kulturpflanzen reichen.

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass bei den Lebewesen und Lebensgemeinschaften unter ähnlichen Umweltbedingungen ("Probleme") im Laufe der biologischen Evolution oft ähnliche, konvergente Lebensstrategien ("Antworten") entstehen. Diese Konvergenzen können sich unter Umständen sogar bis in die Kulturerscheinungen der Menschen erstrecken. Daraus folgt, dass die Ganzheit von Struktur und Funktion nicht nur die biologischen Systeme umfasst, sondern zum Teil auch die Kultur des Menschen miteinschliesst.

## Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, welche Beziehungen zwischen Konvergenz und der Struktur von Ökosystemen 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-Ökosystemen der mediterranen Klimagebiete des Mittelmeerraumes, Kaliforniens und Mittelchiles durchgeführt und mit Angaben über ähnliche Ökosysteme 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-Ökosysteme 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 röhren, 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.
- DUCHAUFOUR, P., 1970: Précis de pédologie. (3. Aufl.). Masson, Paris, 475 S.
- DUNN, E. L., 1970: Seasonal patterns of carbon dioxide metabolism in evergreen 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 Meditteranflora 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., GLAVAČ, V. und ELLENBERG, H., 1974: Vegetation Südosteuropas. Fischer, Stuttgart, 768 S. + 2 Vegetationskarten.
- HUMBOLDT von, A., 1807. Essay sur la géographie des plantes. Paris.
- ILIJANIĆ, L. und GRAČININ, 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 Dürreresistenz. 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 Pflanzengeo-  
graphie. 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