©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 11, 321-330. Hannover 1999

Positive Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster

– Andreas Gigon, Zürich –

Zusammenfassung

Es werden Interaktionen beschrieben, die in einem alpinen Blumenpolster vorkommen. Negative und gemischte Interaktionen, also solche, in denen mindestens einer der Partner beeinträchtigt wird, spielen eine geringe Rolle. Positive Interaktionen, also solche, in denen mindestens einer der Partner gefördert und keiner beeinträchtigt wird, sind hingegen sehr wichtig: Humusanreicherung, „Nähstofflift" aus tiefen Bodenschichten, Wasserspeicherung im Humus, Dämpfung des extremen Mikroklimas, Anlockung von Bestäubern, Entstehung von Schutzstellen für die Etablierung von Keimlingen usw. Unter den extremen Bedingungen können offenbar nur Arten (ko)existieren, die nicht oder nicht stark miteinander konkurrieren, sondern zwischen denen positive Interaktionen bestehen.

Es werden psychologisch-gesellschaftliche Gründe dafür erwähnt, daß in der Bioökologie den positiven Interaktionen bisher nur eine geringe Bedeutung beigemessen wurde.

Positive interactions in an alpine flower cushion

This is a description of binary interactions occurring in an alpine flower cushion. Negative and mixed interactions, i.e. those with an inhibition of at least one of the partners play a minor role. Positive interactions, i.e. those where at least one of the partners is enhanced and none are inhibited are very important such as accumulation of humus, „nutrient lift" from deep soil horizons, accumulation of water in the humus, buffering of the extreme microclimate, attraction of pollinators, formation of safe sites for seedling establishment, etc. Thus, under extreme environmental conditions, only those species which do not compete with each other on a large scale but have positive interactions, are able to (co)exist.

Psychological reasons are mentioned as to why, in bioecology, positive interactions have so far been regarded as rather unimportant.

Keywords: alpine flower cushion, alpine vegetation, competition, facilitation, positive interactions, scree vegetation.

1. Einleitung

Blumen gehören zu einem Fest – und so passt die Beschreibung eines wunderschönen, voll in Blüte stehenden alpinen Blumenpolsters (Abb. 1) und der Beziehungen, insbesondere der positiven Interaktionen, die in und um ein solches Polster vorkommen können (Abb. 2), gut zur Gedenkfeier zum 100. Geburtstag von Reinhold Tüxen.

Erst in den letzten zehn bis fünfzehn Jahren ist erkannt worden, dass positive Interaktionen eine wichtige Struktur in Ökosystemen sind (z.B. BOUCHER 1985, GIGON & RYSER 1986, HUNTER & AARSSEN 1988, BERTNESS & CALLAWAY 1994, CALLAWAY 1995, BEGON et al. 1998, S. 329-356 sowie die „Special Feature - Positive Interactions in Communities" vom Oktober 1997 in Ecology). Allerdings handelt es sich bei diesen Publikationen meist um Zusammen-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

stellungen von positiven Interaktionen (im Englischen auch facilitation genannt) aus ganz verschiedenen Ökosystemen, so dass deren konkrete Bedeutung für eine einzelne Lebensgemeinschaft kaum erkannt werden kann. Untersuchungen in dieser Richtung haben z.B. GIGON (1994) für Trespen-Halbtrockenrasen und BERTNESS & LEONHARD (1997) in einem Salzmarsch-Ökosystem unternommen.

Im vorliegenden Beitrag werden aufgrund von Literatur (vor allem JENNY-LIPS 1948, ELLENBERG 1996 und KÖRNER 1999) sowie eigenen Untersuchungen in der alpinen Höhenstufe (GIGON 1971, 1981, 1987) Daten zu den Interaktionen zusammengestellt, die in einem Blumenpolster wie dem hier betrachteten vorkommen. Aus Tab. 1 geht hervor, wie diese Interaktionen vereinfacht definiert werden können. Dabei ist zu beachten, dass bei binären Interaktionen definitionsgemäß nur zwei Arten betrachtet werden, aber an der Interaktion selbst mehrere Arten beteiligt sein können. Beispielsweise spielen bei der bekannten Förderung von Gräsern durch Leguminosen deren symbiontische, stickstofffixierende Knöllchenbakterien (Rhizobium) eine entscheidende Rolle.

Abb. 1: Ein alpines Blumenpolster nahe beim Berninapass (2240 m, Graubünden) auf einer schwach nach Nordosten geneigten Alluvialflur aus verschiedenen Gneisen. (Foto H. Sigg).

Fig. 1: An alpine flower cushion near Bernina Pass (2240 m risons, Switzerland) in an alluvial scree vegetation on a gentle northeast slope with different types of gneiss. (Photograph by H. Sigg).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 1: Typologie der binären Interaktionen zwischen den Arten A und B. Positive Interaktionen enthalten nur +*, + oder 0; negative nur – und 0; die übrigen Interaktionen sind gemischt (00 ist keine Interaktion im eigentlichen Sinn). Verändert nach GIGON & RYSER (1986).

Table 1: Typology of the binary interactions between the species A and B. Positive interactions contain only +*, +, and 0; negative ones only – and 0; the remaining interactions are mixed (00 is in the strict sense no interaction). After GIGON & RYSER (1986).

Art A / Art B	Förderung im obligaten Zusammenleben, im Vergleich zum Alleinleben + *	Förderung durch das Zusammenleben, im Vergleich zum Alleinleben +	Keine oder indifferente Wirkung des Partners 0	Hemmung durch das Zusammenleben im Vergleich zum Alleinleben –
+ *	+ * + *	+ * +	+ * 0	+ * –
+		+ +	+ 0	+ –
0			0 0	0 –
–				– –

2. Beschreibung des alpinen Blumenpolsters und seines Standortes

Das Blumenpolster (Abb. 1) wurde vor mehr als 20 Jahren auf dem Plan dal Cambrena (Cambrenadelta, 2240 m) beim Berninapass (Graubünden), also im unteren Bereich der alpinen Höhenstufe, in einer schwach nach Nordosten geneigten Alluvialflur fotografiert. Der innerste Teil des fast 10 cm hohen Polsters von Abb.1 besteht aus *Cardamine resedifolia* (Resedablättriges Schaumkraut), einer weit verbreiteten, leicht azidophilen Pionierart (Pflanzennamen nach HESS et al. 1976-80). Daneben kommt *Linaria alpina* (Alpen-Leinkraut) vor, eine bodenvage Pionierart, die ebenfalls weit verbreitet ist. Den Hauptteil des Blumenpolsters bildet *Trifolium alpinum* (Alpenklee). Diese mäßig saure bis saure Böden besiedelnde Art dürfte erst nach den beiden soeben genannten aufgekommen sein, da sie nach ZOLLER et al. (1964) und eigenen Beobachtungen vor allem „auf trockenen, tonigen bis feinerdereichen humosen...Böden" ihren Verbreitungsschwerpunkt hat. *Sedum alpestre* (Alpen-Mauerpfeffer) ist ein häufiger und typischer Besiedler von Rasen und Felsschutt aus saurem Substrat. Am Rand des Polsters sind noch einige borstliche Blätter zu erkennen, mit grosser Wahrscheinlichkeit von *Festuca halleri* (Hallers Schwingel), einer im Gebiet recht häufigen, azidophilen Art. Die Zeigereigenschaften der fünf Blütenpflanzen des Blumenpolsters können der Tab. 2 entnommen werden. Im Polster ist von jeder der erwähnten Arten wohl nur ein einziges Individuum vorhanden. Neben diesen Blütenpflanzen sind auf Abb. 1 auch noch Moose zu erkennen, die aber nicht bestimmt wurden.

Feldbegehungen im Sommer 1999 zeigten, dass das abgebildete Blumenpolster in seiner Vielfalt eine Ausnahme ist. Die meisten Blumenpolster bestehen aus nur ein bis zwei Arten der Tab.2 und 3. Auch ist *Trifolium alpinum* kein typischer Schuttbesiedler. Dass sich einige Individuen dieser Art ansiedeln konnten, dürfte damit zusammenhängen, dass westlich (Hauptwindrichtung) unmittelbar benachbart ein *Trifolietum alpini* vorkommt, in dem *T. alpinum* die Artmächtigkeit 3 hat. Diese Assoziation stellt einen Nebentypus des *Nardetum* dar und wurde von RÜBEL (1912) für das Gebiet ausführlich beschrieben.

Weiter ist zu erwähnen, dass unser Blumenpolster nicht so dicht ist wie die klassischen Polstertypen, welche von RAUH (1940) beschrieben worden sind, nämlich Radial-Vollkugelpolster (besser -Halbkugelpolster, z.B. *Androsace helvetica*), Radial-Flachpolster (*Silene*

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab.2: Zeigereigenschaften der fünf Pflanzenarten des beschriebenen Blumenpolsters, nach ELLENBERG et al. (1992): **L**ichtzahl, **T**emperaturzahl, **K**ontinentalitätszahl, Feuchtezahl, **R**eaktionszahl, **N**=Stickstoffzahl.

Table 2: Indicator values for light, temperature, continentality, humidity, soil reaction, and nitrogen of the five plant species of the described flower cushion. According to ELLENBERG et al. (1992).

Artname	**L**	**T**	**K**	**F**	**R**	**N**
Cardamine resedifolia	8	2	2	5	3	2
Festuca halleri	9	1	7	4	2	1
Linaria alpina	9	3	4	4	8	2
Trifolium alpinum	8	2	4	4	2	2
Sedum alpestre	8	2	2	5	4	2

acaulis), Kriechpolster (*Saxifraga oppositifolia*), Rasenpolster (*Carex firma*) und Rosettenpolster (*Saxifraga aizoon*). Einige der unten beschriebenen Interaktionen dürften in diesen Polstern deutlicher, andere weniger deutlich ausgeprägt sein als in unserem eher lockeren Blumenpolster.

Die Artenliste einer dem Standort des Blumenpolster entsprechenden Stelle im nordwestlichen Teil der Alluvialflur, also beim Cambrena Bach, gibt Tab.3 (siehe auch RÜBEL 1912, S. 220). Pflanzensoziologisch handelt es sich am ehesten um ein artenarmes *Oxyrietum digynae* (Säuerlings-Schuttflur) mit Basenzeigern, insbesondere da in der weiteren Umgebung auch noch die typischen Arten *Geum reptans* und *Doronicum clusii* gedeihen.

Der wegen der geringen Hangneigung ruhende Schutt unter dem Blumenpolster besteht aus kleinen Steinen, Kies und wenig Feinerde aus Gneisen der Berninadecke (STAUB 1945). Im Einzugsgebiet des Cambrena-Baches hat es basische Sedimente, was sich auf die Bodenverhälnisse des Alluvialschuttes auswirkt. Der Säuregrad des Oberbodens an Stellen unter einzelnen Individuen unserer Polster-Arten betrug am 16. Juli 1999 pH($H_2$0) 4.9 bis 6.3 (arithmet. Mittel von 6 Messungen: 5,3). Aufgrund dieses relativ geringen Säuregrades ist nicht erstaunlich, dass unser Blumenpolster aus Säurezeigern und einem mässigen Basenzeiger (*Linaria alpina*) besteht (vgl. auch GIGON 1971).

Tab. 3: Liste der häufigsten Planzenarten auf der Alluvialflur im Gebiet des Blumenpolsters der Abb. 1. Gesamtdeckungsgrad der Vegetation ist < 1%. Koordinaten 797 500 / 143 100, 2240 m. Aufnahme 16.7.1999.

Table 3: List of the most frequent plant species on the alluvial scree in the region of the flower cushion of fig. 1. Total cover of the vegetation is <1%. %. Coordinates 797 500 / 143 100, 2240 m. Relevé 16.7.1999.

Artmächtigkeit	Pflanzenname	Artmächtigkeit	Pflanzenname
1	Biscutella levigata	+	Galium anisophyllum
1	Chrysanthemum alpinum	+	Leontodon helveticus
1	Oxyria digyna	+	Linaria alpina
1	Rumex scutatus	+	Myosotis alpestris
+	Achillea moschata	+	Papaver aurantiacum
+	Achillea nana	+	Poa alpina
+	Adenostyles leucophylla	+	Saxifraga bryoides
+	Agrostis rupestris	+	Sedum alpestre
+	Cardamine resedifolia	+	Silene exscapa
+	Cerastium uniflorum	+	Trifolium alpinum
+	Epilobium fleischeri	+	Trifolium badium
+	Festuca halleri	+	Trifolium pallescens

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Eine pflanzengeographische und standortkundliche Monographie des ganzen Gebietes verfasste RÜBEL bereits 1912. In ihr sind auch Klimaangaben vom ca. 60 m höher gelegenen und nur ca. 1 km Luftlinie entfernten Ospizio Bernina enthalten.

3. Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster

3.1 Negative und gemischte Interaktionen

Negative und gemischte Interaktionen sind solche, in denen mindestens einer der Partner durch das Zusammenleben im Vergleich zum Alleinleben beeinträchtigt wird (Tab. 1). Für unser alpines Blumenpolster dürfte folgendes gelten:

Konkurrenz um Licht: Eine schwache Überlegenheit des höher und üppiger wachsenden *Trifolium alpinum* ist denkbar. Bei allenfalls aufkommenden Keimlingen und Jungpflanzen können die Interaktionen seitens der adulten Pflanzen sowohl negativ wie positiv sein, wie dies RYSER (1993) in Trockenrasen gezeigt hat.

Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser: Auch hier ist *T. alpinum* wohl der überlegene Partner. Allerdings dürfte die Wirkung gering sein, da der Alpenklee in sehr großer Tiefe (> 0,5 m) wurzelt, so dass er den anderen, weniger tief wurzelnden Arten kaum in die Quere kommt.

Fraß durch Herbivoren: Der Fraß durch Weidetiere spielt kaum eine Rolle, da steinige Alluvialfluren wie die beschriebene nicht gerne betreten werden, wie entsprechende Beobachtungen zeigen. Über Fraß durch andere Tiere, insbesondere Raupen von Arthropoden, liegen keine Beobachtungen vor.

3.2 Positive Interaktionen

Binäre positive Interaktionen zwischen Arten sind solche, bei denen mindestens einer der Partner durch das Zusammenleben (im Vergleich zum Alleinleben) gefördert und der andere nicht beeinträchtigt wird (GIGON & RYSER 1986, GIGON 1994). In der Abb. 2 sind positive Interaktionen, die zwischen den verschiedenen Arten des Blumenpolsters sowie mit weiteren Arten vorkommen, zusammengestellt und z.T. mit Daten untermauert.

„Nährstofflift" aus tiefen Bodenschichten: Bekanntlich nehmen die Pflanzenwurzeln die in tiefen Bodenschichten nur in geringen Mengen vorhandenen, aufnehmbaren Nährstoffe auf und bauen sie in die oberirdischen Teile ein. Mit der Streu gelangen die Nährstoffe dann auf die Bodenoberfläche, wo die Mineralisation und im Laufe der Jahre eine Anreicherung stattfinden. Wie die Abb. 2 zeigt, können in Moränenschutt aus Zweiglimmergneis, wie er von STICHER (1998) untersucht wurde, Anreicherungen an austauschbarem Kalzium und Phosphat um das Achtfache erfolgen. Eine solche Anreicherung vor allem durch tiefwurzelnde und stark wachsende Pflanzen – in unserem Fall *Trifolium alpinum* – kommt allen Partnern des Polsters zugute. Untersuchungen von Juli 1999 zeigten, dass *T. alpinum* bis über 50 cm tief wurzelt, *Cardamine resedifolia* bis 20 cm, *Linaria alpina, Sedum alpestre* und *Festuca halleri* bis 15 cm. Vor allem die drei letztgenannten Arten dürften vom beschriebenen „Nährstofflift" profitieren.

Nährstoff-Falle und Humusanreicherung: Diese Phänomen sind bei Polsterpflanzen seit langem bekannt und kommen allen Partnern zugute. Nach JENNY–LIPS (1948) „entsteht im Polsterinnern eine humusreiche Füllmasse, der sich oft eingewehte mineralische Erde beimischt. Die wasserhaltende Kraft der schwammartigen Polster ist bedeutend. An den Sprossen treten häufig zahlreiche Saugwürzelchen in die Füllmasse über, diese als Nahrungsquelle

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ausbeutend. So bildet die Pflanze oft ihr eigenes Nährbett aus". Daten zur Humusanreicherung liefert Abb.2. KÖRNER (1999) spricht in diesem Zusammenhang von einer Streue- bzw. Nährstoff-Falle, weil der Polsterwuchs verhindert, dass die abgestorbenen Blätter weggeweht werden. Somit bleibt der lokale Nährstoffkreislauf geschlossen.

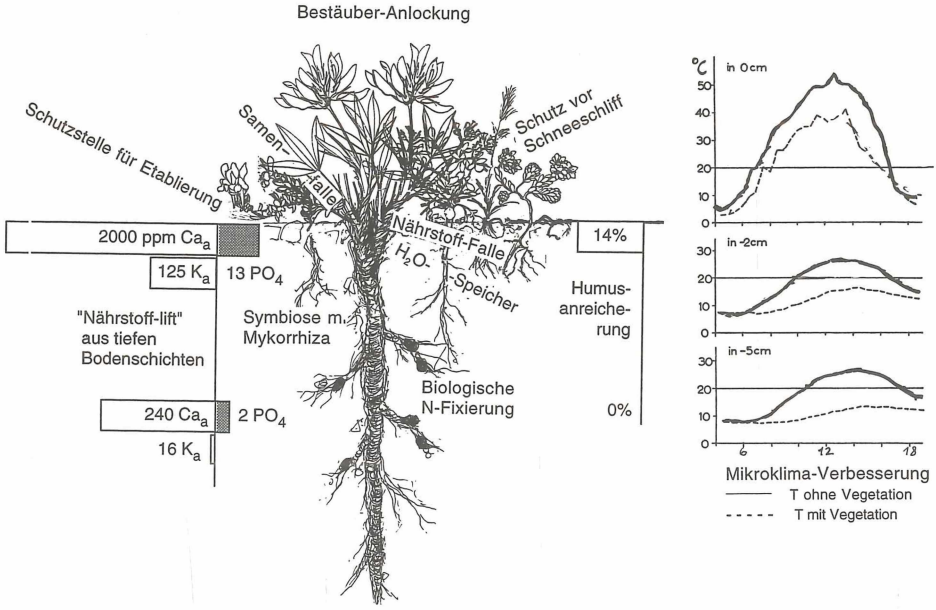

Abb. 2: Schematische Darstellung der positiven Interaktionen im Blumenpolster der Abb. 1. Zeichnungen der Pflanzen aus HESS et al. (1976-80), Werte für Mikroklima aus GIGON (1971) und für Bodenchemie aus STICHER (1998), umgerechnet in % bzw. ppm im gewachsenen Boden.

Fig. 2: Schematic representation of the positive interactions in the flower cushion of fig. 1. Drawings of plants from HESS et al. (1976-80), data for microclimate from GIGON (1971), and for soil chemistry from STICHER (1998), recalculated as % resp. ppm in the natural soil.

Wasserspeicherung im vom Polster gebildeten Humus wurde bereits oben erwähnt und kommt vor allem den flach wurzelnden Partnern zugute; die Tiefwurzler holen sich das in den unteren Bodenschichten in der alpinen Stufe meist in genügender Menge vorhandene Wasser selber. Auf ein Polster kondensiert auch mehr Tau als auf den Schutt daneben, was aber keine bedeutende Zufuhr sein dürfte, da der Tau bei Besonnung rasch wieder verdunstet.

Symbiontische Stickstofffixierung durch *T. alpinum* wurde nicht speziell untersucht. Sie dürfte aber für das Leben aller Pflanzen des Polsters eine bedeutende Rolle spielen, da das Muttergestein unter dem Polster, wie alle Gneise, praktisch stickstofffrei sein dürfte (vgl. z.B. GIGON 1971). Beobachtungen in unserer Alluvialflur im Juli 1999 zeigten, dass *T. alpinum* gut ausgebildete, bis 3 mm grosse Wurzelknöllchen hat.

Symbiose mit Mykorrhiza und Bodenmikroorganismen: Der Vollständigkeit wegen sei erwähnt, dass wohl alle Arten außer *C. resedifolia* (als Brassicacee) und *Trifolium alpinum* mykorrhiziert sind. Besonders in Rohböden spielt für die Pflanzen die Aufnahme von Phosphor- und Stickstoffverbindungen aus dem Boden mit Hilfe von Wurzelsymbionten eine bedeutende Rolle. Nach CALLAWAY (1995) gibt es verschiedene weitere Interaktionen, in denen Mikroorganismen eine wachstumsfördernde Wirkung haben.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Schaffung eines günstigen Mikroklimas: Hier sind zwei Fälle zu unterscheiden.
a) Die mikroklimatische Wirkung eines Polsters im Vergleich zum unbewachsenen Boden;
b) Die Schaffung eines Binnenklimas im Polster selbst.

Hinsichtlich des Falls a) ist die Situation in einem Blumenpolster ähnlich wie jene, die GIGON (1971) an vegetationsbedeckten und unmittelbar benachbarten vegetationsfreien Stellen in einem *Seslerietum* festgestellt hat. Der Tagesgang der Temperatur (und indirekt auch der Luftfeuchtigkeit) an einem sonnigen Sommertag ist in und unter der Vegetation viel weniger extrem als auf dem Schutt. Gründe sind vor allem die teilweise Beschattung und die Bremsung des Windes. Somit schaffen sich die Pflanzen selbst ein für die Photosynthese und andere physiologische Prozesse sowie die Jungpflanzenentwicklung günstiges Mikroklima (siehe auch RYSER 1993).

Zum Fall b) stellt KÖRNER (1999) fest, dass dichte Polsterpflanzen wirkungsvolle Wärmefallen sind. An einem sonnigen Sommertag in 2300 m mass er an der Oberfläche eines Polsters von *Silene acaulis* bis zu 15 °C höhere Temperaturen als in der Luft 2 m darüber. Er bemerkt allerdings dazu, dass solche Übertemperaturen schädlich sein können. Positive Effekte haben evtl. die gespeicherte Wärme und die bei bedecktem Himmel auftretenden Übertemperaturen von nur wenigen °C.

Schutz vor Schneeschliff: Es ist denkbar, dass die äußeren Pflanzen(teile) die inneren vor Schneeschliff schützen, ein in der alpinen Höhenstufe bedeutender ökologischer Faktor (ELLENBERG 1996).

Anlockung von Bestäubern: Verschiedene Untersuchungen zeigen, dass unauffällige oder wenig Nektar produzierende Blüten in der Nähe von anderen auffälligeren oder mehr Nektar produzierenden Blüten häufiger bestäubt werden, als wenn sie alleine stehen (CALLAWAY 1995). In diesem Sinn dürfte auch zwischen den Partnern unseres Blumenpolsters eine positive Interaktion bestehen. Weiter sei erwähnt, dass sich auf den Blüten auch die Geschlechtspartner der einzelnen Insekten treffen, diese also auch in dieser Hinsicht von den Blumen „profitieren".

Samenfalle: Es ist bekannt, daß Hindernisse, die den Wind bzw. das Wegrollen bremsen, als Samenfalle wirken (z.B. HARPER 1977, CALLAWAY 1995). URBANSKA (1994) stellte auf alpinen Skipistenplanierungen auf Silikatgestein an renaturierten Stellen nach acht Jahren 19 neu eingewanderte Arten fest, bedeutend mehr als auf unbegrünten Stellen. Auch unser Blumenpolster dürfte als Samenfalle gewirkt haben und immer noch wirken. Allerdings wirkt sich dieser Effekt nur dann positiv aus, wenn seitens der adulten Pflanzen keine übermächtige Konkurrenz auf die Keimlinge und Jungpflanzen wirkt.

Schutzstellen für die Etablierung (safe sites): Wichtige Eigenschaften von Schutzstellen für die Keimung und die Etablierung von Jungpflanzen in der alpinen Stufe sind von URBANSKA (1992) erforscht und zusammengestellt worden: Schutz vor Eisnadelbildung, Frosthebung, Wind, extremen Temperaturschwankungen und vor Überweidung. Inwieweit die aufkommenden Jungpflanzen von den adulten Pflanzen im Sinne von Ammenpflanzen (nurse plants) profitieren oder nicht, ist von Art zu Art verschieden (RYSER 1993). Leguminosen sind wohl im allgemeinen günstig, da durch sie Stickstoffverbindungen im Boden angereichert werden (RYSER 1993). Auf der Seite der Keimlinge und Jungpflanzen spielen die Samengröße, die Wachstumsgeschwindigkeit und die Eindringtiefe der Primärwurzel eine Rolle (RYSER 1993, CERLETTI 1997).

Weitere positive Interaktionen: Auf steileren Schuttfluren als der hier besprochenen ist Bodenstabilisierung durch tief oder weitverzweigt wurzelnde Arten eine positive Interaktion, welche vielen schwach wurzelnden, also leicht weggeschwemmten Arten, zugute kommt (ZUBER 1968, GIGON & RYSER 1986).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Auf weniger extremen, also stärker bewachsenen alpinen Schutthalden kann Fraßschutz eine Rolle spielen. Nach eigenen Beobachtungen wachsen *Alchemilla xanthochlora* agg. und andere Arten im Schutz der oft auf Hangschutt vorkommenden *Cirsium spinosissimum* viel üppiger als ungeschützt. In dichten Polstern wie z.B. jenen von *Silene acaulis* kann die Dichtheit des Polsters das Gefressenwerden der Sprosse der betreffenden und auch von anderen darin aufkommenden Pflanzenarten erschweren.

Die **Samenausbreitung durch Tiere** fehlt in unserem Blumenpolster. Dies war zu erwarten, denn auf solch steinigen, dünnbesiedelten Schutthalden weiden Tiere nicht gerne. So sind die Samen von *Trifolium alpinum* und *Festuca halleri* pterometeorochor (Flügelflieger), jene aller anderen Arten boleochor (Streuflieger), werden also durch Windstöße aus den Kapseln ausgestreut und ausgebreitet (MÜLLER-SCHNEIDER 1986).

4. Diskussion

In der Zusammenstellung der Interaktionen zwischen den Pflanzen unseres Blumenpolsters und mit anderen Organismen fällt auf, dass positive Interaktionen überwiegen. Ein plausibler Grund dafür ist, dass die Bedingungen auf einer alpinen Alluvialflur derart extrem sind, dass dort nur Arten zusammenleben können, die mit anderen nicht oder nur wenig konkurrieren, sondern positive Interaktionen haben. Ähnliches postulieren auch BERTNESS & CALLAWAY (1994), BERTNESS & LEONHARD (1997) und CALLAWAY (1995) in ihren empirischen und theoretischen Untersuchungen der Interaktionen an extremen Standorten.

Bemerkenswert ist, dass der Großteil der positiven Interaktionen nicht artspezifisch und nicht obligat ist. Dies war zu erwarten, denn gerade an einem extremen Standort ist die Wahrscheinlichkeit, dass beide Partner gleichzeitig vorhanden sind, klein. Jedoch sind für das gute Wachstum von *Trifolium alpinum* die Knöllchenbakterien unerlässlich (obligat) und für einige der anderen Blütenpflanzen die Mykorrhiza. Die beruht auf dem Folgenden: Wenn die relativ großen Samen von *T. alpinum* an einen Wuchsort gelangen, ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass in Bodenpartikeln gleichzeitig auch die Rhizobien eintreffen. Die Pilze für die Endomykorrhiza sind ubiquitär und die Partnerschaft mit den Blütenpflanzen ist nicht artspezifisch, so dass nicht erstaunt, dass diese Symbiose auch in unserem Blumenpolster leicht entstehen kann.

Stellt man die bisherigen Ausführungen in den größeren Zusammenhang der Sukzessionsforschung, so kann man sagen, dass auf alpinem Rohboden zumindest in den ersten Sukzessionsstadien das Förderungsmodell (facilitation model, vgl. BEGON et al. 1998) zutrifft. Die Arten bereiten den nachfolgenden günstige Wachstumsbedingungen vor: Humus, Nährstoffe, ausgeglicheneres Mikroklima, Schutzstellen für die Etablierung usw. Organismen stellen somit „physische Ökosystem-Erbauer" (physical ecosystem engeneers) dar, wie dieser Sachverhalt in der letzten Zeit genannt wird (JONES et al. 1997). In späteren Sukzessionsstadien kann der Mechanismus aber durchaus in Hemmung (inhibition model) umschlagen: Konkurrenz um Licht, Nährstoffe, Wasser usw. Die Interaktionen sind also nicht statisch, sondern gehen von einem Typus in einen anderen über. Interessant ist, dass je nach betrachtetem Merkmal die Interaktionen zwischen den selben Arten positiv oder negativ sein können. HUNTER & AARSSEN (1988) bringen als Beispiel gegenseitige Bestäuberanlockung als positive Interaktion und gleichzeitig Konkurrenz um Bodennährstoffe.

Gesamthaft zeigt sich, dass im Interaktionsnetz unseres Blumenpolsters einige Knoten bekannt sind. Um das gesamte, dynamische Netz zu verstehen ist aber noch viel Forschungsarbeit nötig, wie dies auch CALLAWAY (1995) in seiner Review festhält. Wie kommt die Balan-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ce zwischen den verschiedenen Interaktionen zustande? Wie verändert sich das Interaktionsnetz im Laufe der Zeit? Wie kann das Ganze modellmäßig erfasst werden?

Zum Abschluss können wir uns fragen, wieso die positiven Interaktionen zwischen Lebewesen im allgemeinen so wenig bekannt sind und ihnen eine relativ geringe Bedeutung beigemessen wird. KEDDY (1989) hat Gründe dafür zusammengestellt, dass Konkurrenz und andere negative Interaktionen als besonders wichtig für die Strukturierung von Biozönosen angesehen werden. Die von ihm gefundenen Gründe können auch als solche für die erwähnte Geringschätzung der positiven Interaktionen interpretiert werden. Er nennt die folgenden: 1. Die Kompetitivität unserer Gesellschaft, insbesondere der scientific community; 2. Der grössere Nervenkitzel von Konkurrenz- und Räuber-Beute-Beziehungen im Vergleich zu den positiven Interaktionen; 3. Taxonomische Gründe, indem die Theorie der Interaktionen vor allem bei Vögeln und Säugetieren entwickelt worden ist, wo Konkurrenz und Frassbeziehung eine dominante Rolle spielen; 4. Die Tatsache, dass unter den Forschenden das männliche Geschlecht vorherrscht, welches eher kompetitiv ist. Dies führt zum Gedanken, dass die Geringschätzung der positiven Interaktionen auch mit einer weitverbreiteten Überbetonung des Darwin'schen „Kampf ums Dasein" zusammenhängen dürfte (GIGON 1994). Das Weltbild beeinflusst auch die Forschung – und wenn in diesem Weltbild Konkurrenz und Kampf dominieren, wird sich dies auch auf den Forschungsansatz, die Experimente und deren Ergebnisse auswirken...

Literatur

BEGON, M.E., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1998): Ökologie. Übersetzung der 3. engl. Aufl. - Spektrum, Heidelberg, Berlin: 750 S.

BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R.M. (1994): Positive interactions in communities. - TREE **9**: 191-193.

BERTNESS, M.D. & LEONARD, G.H. (1997): The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. – Ecology: 78 S.

BOUCHER, D.H. (ed.) (1985): The biology of mutualism: ecology and evolution. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **13**: 315-347.

CALLAWAY, R.M. (1995): Positive interactions among plants. – Bot. Review. **61**: 306-349.

CERLETTI, G. (1997): Soil water conditions and root growth of seedlings and their importance for species richness in limestone grasslands. - Diss. ETH Zürich. Nr. 12220: 70 S.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökol. Sicht. 5. Aufl. - Ulmer, Stuttgart: 1095 S.

ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte der Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. - Scripta Geobot. **18**: 258 S.

GIGON, A. (1971): Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **48**: 163 S.

GIGON, A. (1981): Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. – Verh. Ges. f. Ökologie **9**: 165-172.

GIGON, A. (1987): A hierarchic approach in casual ecosystem analysis; the calcifuge-calcicole problem in alpine grasslands. – In: SCHULZE E.-D. & H. ZWÖLFER (eds.): Potentials and limitations of ecosystem analysis. – Ecol. Studies **61**: 228-244. Springer, Berlin.

GIGON, A. (1994): Positive Interaktionen bei Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen. – Verh. Ges. f. Ökologie **23**: 1-6.

GIGON, A. & RYSER, P. (1986): Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten.- Definition und Beispiele aus Grünland-Ökosystemen. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **87**: 372-387.

HARPER, J. L. (1977): Population biology of plants. - Academic Press, London usw. 892 S.

HESS. H.E., LANDOLT, E. & HIRZEL R. (1976-80): Flora der Schweiz. – Birkhäuser, Basel. Bd. 1: 858, 2: 956, 3: 876 S.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

HUNTER, A.F. & AARSSEN, L.W. (1988): Plants helping plants. New evidence that beneficence is important in vegetation. – Bioscience Vol. **38**, No.1: 34-40.

JENNY-LIPS, H. (1948): Vegetation der Schweizer Alpen. – Gutenberg, Zürich: 240 S.

JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. (1997): Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. - Ecology **78**: 1946-1957.

KEDDY, P. (1989): Competition. – Chapman and Hall, London: 202 S.

KÖRNER C. (1999): Alpine plant life. - Springer, Berlin: 343 S.

MÜLLER–SCHNEIDER, P., (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **85**: 263 S.

RAUH, W. (1940): Die Wuchformen der Polsterpflanzen. - Bot. Arch. **40**: 289-462. (zit. nach JENNY-LIPS 1948.)

RÜBEL, E. (1912): Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. - Englers Bot. Jahrb. **47**: 615 S.

RYSER, P. (1993): Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. – J. Veg. Sci. **4**: 195-202.

STAUB, R. (1945): Geologische Karte der Berninagruppe. 1:50'000. - Kümmerli & Frey, Bern.

STICHER, H. (1998): Bodenkundliche Exkursionen rund um Davos. - Inst. terrestr. Ökologie ETH Zürich: 32 S.

URBANSKA, K.M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – Gustav Fischer, Stuttgart: 328 S.

URBANSKA, K.M. (1994): Ecological restoration above the timberline: Demographic monitoring of whole trial plots in the Swiss Alps. – Bot. Helv. **104**: 141-156.

ZOLLER, H., BRAUN-BLANQUET, J. & MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1964): Flora des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. - Ergeb. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks **9** (N.F.): 405 S.

ZUBER, E. (1968): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandrasen) im schweizerischen Nationalpark. – Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks **11** (60): 79-157.

Anschrift der Verfassers:
Prof. Dr. Andreas Gigon, Pflanzenökologie und Naturschutzbiologie, Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel, Gladbachstrasse 114, CH-8044 Zürich, Schweiz

Gigon@geobot.umnw.ethz.ch

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Gigon Andreas

Artikel/Article: Positive Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster 321-330