

Positive Interaktionen bei Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen

Andreas Gigon

Synopsis

Positive interactions are relationships leading to beneficial effects for one partner and beneficial or no harmful effects for the other. Problems in the assessment of these interactions are discussed. A web of interactions among 15 taxa occurring in *Bromus erectus* limestone grasslands in northern Switzerland shows as many negative or mixed as positive relations with plants: nurse plant effects, protection from herbivore or fungal attack and beneficial relations to the common vole (fig. 1). Of 67 plant species frequently occurring in these grasslands 47 are pollinated by insects, 23 show dispersal by animals, 59 have mycorrhiza and 14 live in symbiosis with *Rhizobium*. The nutrient cycle can be interpreted as large-scale positive interaction between plants and decomposers. It is discussed why all these positive interactions are often overlooked and the structure of ecosystems interpreted mainly as an outcome of competition and predation. This view has mainly psychological causes, which are briefly mentioned.

Positive Interaktionen, Trockenrasen, Mesobrometum, Koexistenz, Mutualismus, Symbiose, Facilitation, Konkurrenz.

Positive interactions, grassland, mesobrometum, coexistence, mutualism, symbiosis, facilitation, competition.

1. Einleitung

Pflanzen leben zusammen und bilden Pflanzengesellschaften. In mitteleuropäischen Wäldern kommen bis zu 60 verschiedene Pflanzenarten auf 100 qm vor, in Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) bis zu 40 pro qm, in Düngewiesen (Arrhenatherion) bis zu 30. Wie ist diese Koexistenz möglich? Im Detail wird dieses Thema in pflanzenökologischen Arbeiten recht selten behandelt. Einige Ansätze in dieser Richtung liefern z. B. GRIME (1979), BRAAKHEKKE (1980) und GIGON (1981). Meist wird allgemein festgestellt, daß beim Zusammenleben Konkurrenz eine entscheidende Rolle spielt (siehe z. B. ELLENBERG 1986, GRIME 1979). Alle Pflanzen brauchen Strahlung, Wasser, Nährstoffe, Bestäuber, Verbreiter usw. - und eine dieser Ressourcen ist meist zu wenig vorhanden, so daß ein Konkurrenzkampf besteht. Außerdem sei das Ökosystem vor allem durch das Nahrungsnetz des Fressen-und-Gefressenwerdens strukturiert.

In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, inwieweit auch positive Interaktionen zwischen verschiedenen Pflanzenarten und zwischen Pflanzen, Tieren oder Mikroorganismen für das Zusammenleben von Pflanzen entscheidend sind. Als positive Interaktion wird ein Zusammenleben bezeichnet, bei dem einer der Organismen gefördert wird und der andere auch gefördert oder nicht gehemmt wird (ODUM 1971, GIGON & RYSER 1986). Selbstverständlich gibt es eine Vielzahl positiver Interaktionen in der Natur. In Lehrbüchern werden meist immer dieselben Beispiele von positiven Interaktionen bei Pflanzen beschrieben: Blütenbestäubung und Samenverbreitung durch Tiere; Mykorrhiza; Leguminosen und ihre Rhizobien sowie manchmal der Fraßschutz durch die Ansiedlung von Ameisen auf Pflanzen. Spezielle Zusammenstellungen zum Thema Mutualismus geben BOUCHER & al. 1982 und BOUCHER 1985, zu mathematischen und evolutionären Aspekten z. B. MAY 1982 und VANDERMEER 1984, zu positiven Interaktionen zwischen Pflanzen in ganz verschiedenen Ökosystemen GIGON & RYSER (1986) und HUNTER & AARSSSEN (1988). Ziel der vorliegenden Arbeit ist, positive Interaktionen, die in einem einzigen Ökosystem, dem Trespen-Halbtrockenrasen, vorkommen, zusammenzustellen und daraus ihre Bedeutung für die Koexistenz von Pflanzenarten und für das gesamte Ökosystem zu erarbeiten.

2. Was sind positive Interaktionen?

Positive Interaktionen sind, wie bereits erwähnt, Interaktionen zwischen Lebewesen, bei denen einer der Partner gefördert wird (darum "positiv") und der andere auch gefördert oder nicht gehemmt wird (ODUM 1971). Kurz kann man diese Interaktionen auch mit + + bzw. + o kennzeichnen.

Wird als Bezugsbasis für die Förderung das Leben ohne irgendeinen anderen Partner - bei Pflanzen also die Reinkultur - unter sonst gleichen Bedingungen gewählt kann man von absoluter positiver Interaktion sprechen. Bei der relativen positiven Interaktion wird das Leben mit dem fördernden Partner mit dem Leben ohne den betreffenden Partner unter sonst gleichen Bedingungen, also mit vielen weiteren Partnern, d. h. in einer Pflanzengemeinschaft verglichen.

Weiter kann unterschieden werden zwischen direkten positiven Interaktionen, also ohne Beteiligung anderer Organismen, und sogenannten indirekten positiven Interaktionen mit einer solchen Beteiligung. Ein Beispiel dazu ist die bekannte Interaktion zwischen stachligen Pflanzen und unbewehrten, benachbarten Weidepflanzen. Diese wachsen besser als Pflanzen ohne stachlige Nachbarn, weil die Weidetiere nicht gerne gestochen werden. Bei den positiven Interaktionen kann zwischen den fakultativen und den obligaten unterschieden werden.

Bei der Erfassung von positiven Interaktionen müssen u. a. Dichteeffekte und die Verschiedenheit der Interaktion je nach der betreffenden ökologischen Rasse, dem betrachteten Merkmal (z. B. Biomasse, Blühintensität, Samenproduktion) und je nach der übrigen Umwelt berücksichtigt werden (siehe z. B. GIGON & RYSER 1986). Schließlich können sich die Interaktionen im Laufe der Zeit stark ändern (siehe z. B. BESSON 1971).

Der Begriff "positive Interaktion" wurde gewählt, weil er meines Erachtens umfaßender, eindeutiger, neutraler und weniger anthropomorph ist als Mutualismus, Symbiose, Kommensalismus, Kooperation, Altruismus, Mutualbiose, Förderung (beneficence, facilitation) und gegenseitige Hilfe.

3. Untersuchungsobjekt: Trespen-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen

Die Ausführungen des folgenden Kapitels beziehen sich auf Trespen-Halbtrockenrasen im weiten Sinn, wie sie im Schaffhauser Randen, einem Ausläufer des Jura, vorkommen und von ZOLLER (1954) ausführlich beschrieben worden sind. Es handelt sich im wesentlichen um das ungedüngte, jährlich im Juli gemähte *Medicago falcatae*-Mesobrometum und das schwach gedüngte, jährlich ein- evtl. zweimal gemähte *Dauco-Salvio*-Mesobrometum. Beide Assoziationen kommen auf Hochflächen und an schwach geneigten Hängen vor. Teilweise wurden diese Wiesen früher zusätzlich noch (im Herbst) von Rindern beweidet, heute wahrscheinlich ganzjährig recht intensiv vom Schalenwild. Weitere Angaben zu diesen Ökosystemen sind den, im folgenden zitierten Arbeiten sowie der Untersuchung von KUHN (1985) über die Koexistenz verschiedener Arten durch Differenzierungen im Wasserhaushalt zu entnehmen.

Die Pflanzennamen in der vorliegenden Arbeit sind nach HESS & al. (1976-1980).

4. Positive Interaktionen in Trespen-Halbtrockenrasen

In Abbildung 1 sind experimentell nachgewiesene oder bekannte Interaktionen dargestellt. Daran beteiligt sind insgesamt 15 Taxa: sieben Pflanzenarten, Tiere als Bestäuber oder Ausbreiter, *Mykorrhiza*, *Rhizobium*, die Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) und der Kleekrebspilz *Sclerotinia trifoliorum*. Was sofort auffällt sind die vielen positiven Wirkungen, von denen einige auch positive Interaktionen im oben beschriebenen Sinn sind (+ + oder + o Beziehung). Zunächst sollen einige, in den letzten Jahren in Trespen-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen experimentell nachgewiesene Interaktionen besprochen werden.

In mehrjährigen Versuchen konnte RYSER (1990) positive Interaktionen zwischen *Bromus erectus* bzw. *Onobrychis viciifolia* und *Arabis hirsuta* bzw. *Primula veris* feststellen (Abb. 1). Keimlinge dieser Arten überleben im Schutz großer, adulter Individuen von *B. erectus* und *O. viciifolia* besser als in benachbarten, konkurrenzarmen Vegetationslücken. Man spricht von Ammenpflanzen (nurse plants). Ursachen für das bessere Überleben sind eine geringere Sommerhitze, eine bessere Wasserversorgung aus der obersten Bodenschicht (CERLETTI 1988) und eine geringere Frosthebung (RYSER 1990).

Gemäß den experimentellen Untersuchungen von LEUTERT (1983) fördert die Feldmaus (*Microtus arvalis*) z. B. *Primula veris* (Abb. 1), *Viola hirta* und *Hypericum perforatum*, indem es deren Konkurrenten frißt, die genannten Arten aber verschmäht (Weideunkräuter). Der erwähnte und andere Kleinsäuger schaffen durch ihre Grabtätigkeit auch immer wieder Lücken, an deren Ränder *Arabis hirsuta* (Abb. 1), *Myosotis arvensis* und weitere kurzlebige nicht verbissene Arten bevorzugt aufwachsen. Außerdem fördert die Feldmaus durch ihre Ausscheidungen bestimmte, auf Nährstoffe gut ansprechende Arten wie z. B. *Dactylis glomerata* (Abb. 1) und *Plantago lanceolata*. Diese Arten sind nach LEUTERT (1983) wichtige Nahrungsquellen der Feldmaus, welche somit "Landwirtschaft" für sich betreibt! Zu den anderen Arten der Abbildung 1 hat die Feldmaus eine normale Fraßbeziehung, also + - . Etwas überspitzt kann man sagen, daß *B. erectus* als Nahrung die Feldmaus fördert, und diese, wie erwähnt, *D. glomerata*. Indirekt fördert also *B. erectus* auch *D. glomerata*, obwohl zwischen diesen Grasarten in der direkten Beziehung sicher Konkurrenz herrscht, also eine negative Interaktion (siehe Abb. 1).

Sehr komplex sind die, in Abbildung 1 dargestellten Beziehungen zwischen den, in Trockenrasen nicht sehr häufigen Arten *Dactylis glomerata* und *Trifolium pratense*. BESSON (1971) hat sie in Kulturversuchen bei Zürich untersucht. *T. pratense* gedeiht in Mischkultur mit *D. glomerata* besser als in Reinkultur, weil *D. glomerata* eine Barriere für die Ausbreitung der Sporen des schädlichen Kleekrebs-Pilzes *Sclerotinia trifoliorum* dar-

stellt. Nach einer indifferenten Beziehung im ersten Versuchsjahr stellte BESSON (1971) im zweiten Jahr eine Förderung von *D. glomerata* durch *T. pratense* fest; sie hängt wohl mit der besseren Stickstoffversorgung in der Nähe dieser Leguminose zusammen. Es entsteht also aus einer + o eine ++ Beziehung. Eine solche dürfte auch zwischen *T. pratense* und anderen Nachbarn in Halbtrockenrasen bestehen.

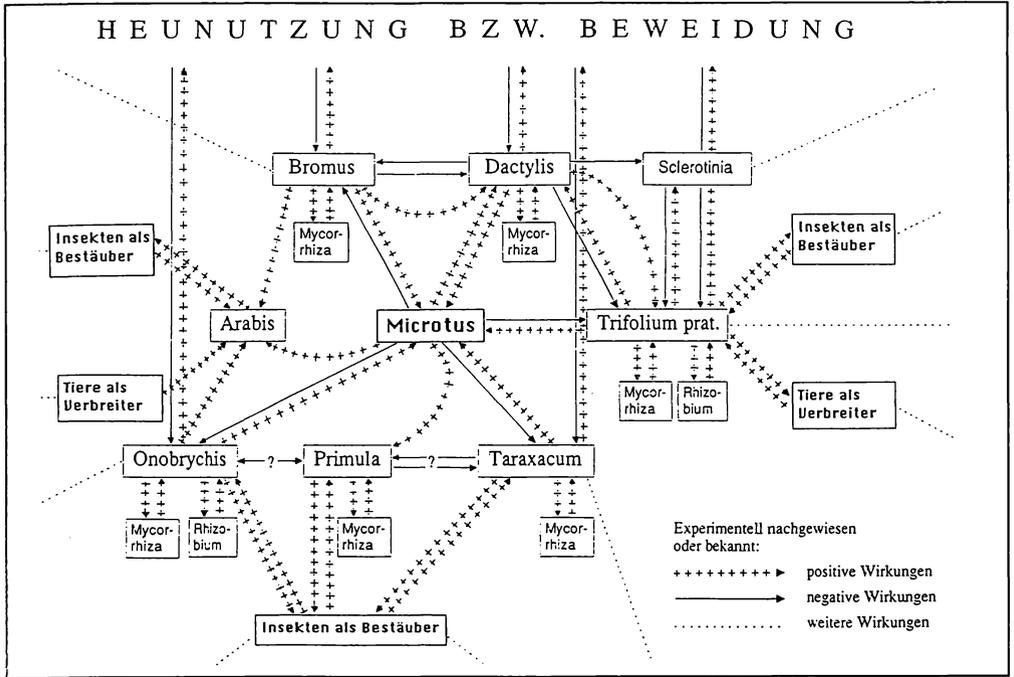


Abb. 1: Schema der Interaktionen zwischen sieben Pflanzenarten, der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.), dem Kleekebs-Pilz (*Sclerotinia triflorum*), *Rhizobium*, Mycorrhiza, Bestäubern und Verbreitern in einem gemähten oder beweideten Trespens-Halbtrockenrasen.

Fig. 1: Web of interactions between seven plant species, the common vole (*Microtus arvalis* Pall.), the fungus *Sclerotinia triflorum*, *Rhizobium*, Mycorrhiza, pollinators and dispersers in a mown or grazed *Bromus erectus* grassland.

Das Interaktionsnetz der Abbildung 1 umfaßt 7 Pflanzenarten, also nur etwa ein Zehntel der 67 Pflanzenarten, die gemäß LEUTERT (1983) in 59 Probeflächen von Trespens-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen mit einer Steigtigkeit $\geq 10\%$ vorkommen. Nicht einmal die Darstellung der wenigen, bereits bekannten Interaktionen zwischen diesen 67 Pflanzenarten und ihren weiteren Partnern ist übersichtlich möglich. Eine kleine Zusammenstellung gibt jedoch Tabelle 1. Von den 67 berücksichtigten Pflanzenarten bzw. Taxa werden 47 von Insekten bestäubt, 23 von Tieren endo- oder epizoochor verbreitet, 59 sind mykorrhiziert und 14 sind Leguminosen mit Rhizobien als stickstoffliefernden Symbionten. Nach den Untersuchungen von LEUTERT (1983) weisen 15 der erfaßten Pflanzenarten (22%) positive und ebenso viele negative Interaktionen zur Feldmaus auf. Die große, auch quantitative Bedeutung der positiven Interaktionen im Trockenrasen-Ökosystem geht aus den Abbildung 1 und Tabelle 1 klar hervor.

Selbstverständlich gibt es in Trespens-Halbtrockenrasen noch eine große Zahl weiterer Beziehungen, an denen Pflanzen beteiligt sind und von denen viele positive Interaktionen sind (siehe auch GIGON & RYSER 1986 und HUNTER & AARSSSEN 1988). Dazu gehören die bereits in Kapitel 2 erwähnte Fraßschutzbeziehung zwischen Pflanzen und der mikroklimatische Schutz empfindlicher Arten, wie er von VOGT (1984) für verschiedene *Ophrys*-Arten dokumentiert wurde. Weitere positive Interaktionen, die auch in Halbtrockenrasen verwirklicht sein könnten, sind die Magnet-Arten-Beziehung (nach THOMSON 1978), bei der besonders attraktive Pflanzenarten Bestäuber "für" weniger attraktive Arten anziehen, sowie die Bestäuber-Erhaltungsbeziehung (pollinator-maintenance relationship, s.z.B. RATHKE 1983). Bei dieser erhalten die insektenbestäubten Arten ihre polyphagen unspezifischen Bestäuber durch die Abfolge des Blühens im Jahreslauf (KRÜSI 1981) am Leben. Ana-

log könnte es eine Erhaltungs-Beziehung für obligate Endozoochoren geben. Nützlings-Erhaltungsbeziehungen zwischen Pflanzen (plant defense guilds nach BACH 1980, ATSATT & O'DOWD 1976), wie sie in der biologischen Schädlingsbekämpfung zunehmend Beachtung finden, dürften auch in Halbtrockenrasen auszumachen sein. Neuere Untersuchungen deuten daraufhin, daß über Mykorrhiza zwischen verschiedenen Arten positive Interaktionen bestehen (NEWMAN 1988). Weiter seien hier noch die, wohl auch in Halbtrockenrasen vorkommenden positiven Interaktionen zwischen Pflanzen, endophytischen Pilzen und Weidetieren (CLAY 1988) sowie zwischen Grünalge und Pilz in den Flechten erwähnt.

Tab. 1: Anzahl Pflanzenarten mit Stetigkeit $\geq 10\%$ in 59 Probeflächen von Trespen-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen (gemäß LEUTERT 1983, Tab. 17b) mit positiven (+ +, + o), negativen (- -, - o), gemischten bzw. wechselnden (+ -) oder keinen Interaktionen zu bestimmten anderen Organismen. Angaben zur Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) nach LEUTERT (1983), übrige nach GRIME & al. (1988), OBERDORFER (1990), HORAK (mdl.) und eigenen Beobachtungen.

Tab. 1: Number of frequent plant species in *Bromus erectus* grasslands near Schaffhausen showing positive, negative, mixed resp. changing or no interactions with different groups of organisms. Data for the common vole (*Microtus arvalis* Pall.) from LEUTERT (1983). Other data from GRIME & al. (1988), OBERDORFER (1990), HORAK (pers comm.) and personal observations.

Anzahl Z von Pflanzenarten mit I = Interaktionen	Positive I.		Negative I.		Gemischte I.		keine direkte I.	
	Z	%	Z	%	Z	%	Z	%
Bestäubung durch Insekten	47	70	-	-	-	-	20	30
Ausbreitung durch Tiere	23	34	-	-	-	-	44	66
Symbiose mit Mykorrhiza	59	88	-	-	-	-	8	12
Symbiose mit Rhizobium	14	21	-	-	-	-	53	79
Interaktion mit Feldmaus	15	22	15	22	37	55	-	-

5. Diskussion und Schlußfolgerungen

In den bisherigen Ausführungen wurden vor allem experimentell dokumentierte oder bekannte Interaktionen, an denen Pflanzen der Trespen-Halbtrockenrasen beteiligt sind, besprochen. Im folgenden soll dieses Bild noch in Richtung auf den Zeitfaktor, Mehrfachinteraktionen und die Bedeutung der festgestellten positiven Interaktionen für das Funktionieren von Ökosystemen erweitert werden.

Betrachtet man die zeitlichen Veränderungen des bisher entworfenen Bildes der Interaktionen in Trespen-Halbtrockenrasen, so treten weitere positive Interaktionen zutage. Bei der Entstehung solcher Rasen ist neben dem Zufall und der konkurrenzbedingten Abfolge verschiedener Arten auch die Förderung (facilitation) später auftretender Arten durch Humus- und Stickstoffanreicherung im Laufe der Sukzession wichtig (siehe z. B. BEGON & al. 1991). In zeitlich und räumlich kleinerem Maßstab dürfte ähnliches auch in den sogenannten Mosaikzyklen (REMMERT 1991) eine Rolle spielen. Sterben bestimmte Arten ab, so hinterlassen sie einen Mikrostandort, der für das Aufwachsen anderer Arten vielleicht besonders günstig ist. Solche Mikrostandorte "wandern" im Laufe der Jahre und Jahrzehnte im Rasen "umher" und ermöglichen eine große Pflanzenartenvielfalt. In diese Richtung weisen die oben besprochenen Experimente von RYSER (1990) und die Untersuchungen von SCHÄPPI (1989) in unseren Trespen-Halbtrockenrasen. Er stellte im Oberboden unter Herden von *Carex flacca* deutlich höhere Gehalte an Kalium, unter solchen von *Inula salicina* deutlich höhere an Phosphat fest als unter der umgebenden, vielfältigeren Trockenrasenvegetation. Für die Pflanzen sehr spezielle Mikrostandorte, also Mosaiksteine im obigen Sinn, stellen auch die zyklisch auftretenden und dann wieder verschwindenden Maushügel dar. Sie haben ein extremes Mikroklima, Wassermangel und ein geringes Kalium- und Phosphatangebot (VON GUNTEN 1987, CERLETTI 1988, SCHÄPPI 1989).

Eine weitere interessante Tatsache ist die folgende: in kurzen Zeiträumen negative (- -) oder gemischte (+ -) Beziehungen können sich bei langfristiger Betrachtung als positive Interaktionen entpuppen. Die Fraßbeziehung (indirekt also auch die Mahd) ist für die Weidetiere als Nahrungszufuhr positiv, für die Pflanzen infolge des Abgefressenwerdens jedoch negativ (Abb.1). Ohne Nutzung würden viele Pflanzenarten zunächst üppiger gedeihen! Werden Trespen-Halbtrockenrasen dann aber nur alle fünf Jahre gemäht oder gar 14 Jahre lang nicht, so nimmt der Deckungsgrad z. B. der wichtigen Weidepflanze *Bromus erectus* im Vergleich zu jährlich im Juli gemähten Flächen um ca. 25% ab, die Blühintensität sogar um ca. 70% (LANGENAUER 1991). Mit der Zeit werden aufwachsende Sträucher und Bäume den Rasen zum Verschwinden bringen. Man sieht also, daß die kurzfristig negative Fraßbeziehung langfristig für die Weidepflanzen positiv ist, indem sie das Weideökosystem als solches erhält.

Die im Zusammenhang mit dem Zeitfaktor wichtige Frage der Evolution und Koevolution von Interaktionen soll hier nicht näher besprochen werden.

In dieser Arbeit wurden hauptsächlich die direkten, bilateralen sowie die indirekten, positiven Interaktionen von Pflanzen über einen einzigen, weiteren Partner beschrieben. Bei einer Berücksichtigung noch komplexerer Interaktionen würde sich das Bild der Abbildung 1 mit etwa gleich viel positiven wie negativen Interaktionen wohl kaum verändern. In diese Richtung weist die folgende Betrachtung des Nährstoffkreislaufes im Ökosystem. Selbstverständlich leben die Zersetzer vom organischen Material, das die Pflanzen synthetisiert haben. Aber auch die Pflanzen können langfristig nicht ohne die Zersetzer leben, weil sie auf die, von ihnen in mineralisierter Form angelieferten Nährstoffe angewiesen sind. Der Kreislauf mit all seinen verschiedenen Schritten und Vernetzungen kann somit als große positive Interaktion zwischen grünen Pflanzen und Zersetzern aufgefaßt werden, mit den Konsumenten als unerläßlichen weiteren "Steuerelementen".

Insgesamt dokumentiert die vorliegende Arbeit, wie verschiedenartig, häufig und für das Funktionieren von Ökosystemen unerläßlich positive Interaktionen sind. Dabei sind ja nur Interaktionen, an denen Pflanzen beteiligt sind, erwähnt worden; die vielen positiven Interaktionen zwischen Tieren sowie zwischen diesen, Pilzen und Bakterien blieben unberücksichtigt. Die oft erwähnte Konkurrenz ist für die Pflanzenartengarnitur in einem Ökosystem sicher wichtig. Noch wichtiger ist sie jedoch für die Unterschiede zwischen Pflanzengemeinschaften, denn durch Konkurrenz werden bestimmte Arten von bestimmten Standorten ferngehalten (s. z. B. ELLENBERG 1986, GIGON 1987). Weil Konkurrenz für pflanzensoziologische Unterschiede zwischen Ökosystemen so wichtig ist, wird oft geschlossen, sie sei auch innerhalb von Ökosystemen das Entscheidende. Konkurrenz ist aber, wie die obigen Ausführungen zeigen (Abb. 1), mit den ebenso wichtigen positiven Interaktionen in einem dynamischen Gleichgewicht. Analoges gilt für die Bedeutung der Fraßbeziehung. Diese ist zweifelsohne eine entscheidende Interaktion des + -Typs. Daß aber für das Leben eines Ökosystems auch positive Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen ebenso unerläßlich sind (Bestäuber, Ausbreiter, Saprophage usw.), wird oft übersehen. BEGON & al. (1991, S. 479) schreiben in diesem Zusammenhang, daß "die Biomasse der Erde hauptsächlich aus Mutualisten besteht". Sie meinen damit die Abhängigkeit vieler Pflanzen von Mykorrhiza und Blütenbestäubern, die Abhängigkeit der Korallenpolypen von einzelligen Algen sowie die mutualistische Lebensgemeinschaft einer großen Anzahl von Tieren mit ihren darmbewohnenden Mikroorganismen. Wieso wird all diesen Beziehungen oft so wenig Beachtung geschenkt, wie das u. a. auch aus einer Zusammenstellung von KEDDY (1989) hervorgeht? Dieser Autor fand in 12 amerikanischen Ökologielehrbüchern insgesamt 821 Seiten über Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen und nur 79 Seiten über positive Interaktionen, wie sie hier definiert werden. Eine der Ursachen hierfür dürfte darin liegen, daß die experimentelle Untersuchung und Modellierung von Konkurrenz und Prädation einfacher ist, als jene positiver Interaktionen (s. z. B. MAY 1982). KEDDY (1989) nennt als allgemeine Ursachen für das erwähnte große Ungleichgewicht in den Lehrbüchern die Kompetitivität unserer Gesellschaft und der scientific community, den Nervenkitzel (excitement) von Konkurrenz- und Räuber-Beute-Beziehungen, das männliche Geschlecht der Forschenden sowie einen taxonomischen Bias. Danach behandle die Mehrheit ökologischer Untersuchungen Vögel und Säugetiere und dort spielen Konkurrenz und Prädation eine sehr große Rolle. Wahrscheinlich liegen die Gründe für die erwähnte unausgewogene Betrachtung noch tiefer. Sie könnten mit unserem, aus dem 19. Jahrhundert überlieferten Weltbild zusammenhängen, in dem der "Kampf ums Dasein" als wichtigster Antrieb der Evolution (und auch der Wirtschaft) angesehen wurde. Dieses innere Weltbild beeinflußt zweifellos auch unsere Wahrnehmung der Natur draußen derart, daß man dort vor allem Kampf und Konkurrenz sieht. Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, daß in der Natur auch positive Interaktionen eine wesentliche Rolle spielen. Dies soll aber nicht dahingehend mißverstanden werden, daß nun die positiven Interaktionen allein entscheidend seien. Negative und positive Interaktionen sind wie die beiden Seiten einer Medaille grundverschieden und unzertrennlich miteinander verknüpft.

Danksagung

Frau B. Scherz danke ich für Literatur- und Schreibearbeit, ihr sowie Frau R. Langenauer, Dr. R. Marti und Dr. P. Ryser für wertvolle Hinweise und Herrn Prof. Dr. E. Horak für Auskünfte betreffend Mykorrhiza.

Literatur

- ATSATT, P.R. & J. O'DOWD, 1976: Plant defense guilds. Many plants are functionally interdependent with respect to their herbivores. - Science 193: 24-29.
- BACH, C.E., 1980: Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). - Ecology 61: 1515-1530.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & C.R. TOWNSEND, 1991: Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. - Birkhäuser-Verlag, Basel: 1024 S.

- BESSION, J.-M., 1971: Nature et manifestations des relations sociales entre quelques espèces végétales herbacées. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 81: 319-397.
- BOUCHER, D.H., JAMES, S. & K.H. KEELER, 1982: The ecology of mutualism. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 315-347.
- BOUCHER, D.H. (ed.), 1985: The biology of mutualism: ecology and evolution. - Croom Helm, London, Sydney: 388 S.
- BRAAKHEKKE, W.G., 1980: On coexistence: a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation. - Agric. Res. Rep. (Versl. landbouwk. Onderz.) 902: 164 S.
- CERLETTI, G., 1988: Experimentelle Untersuchungen zum Bodenwasserhaushalt in Trespen-Halbtrockenrasen (bei Merishausen SH). - Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH Zürich: 84 S. (Manuskript).
- CLAY K., 1988: Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. - Ecology 69: 10-16.
- ELLENBERG, H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. - 4. verb. Aufl. Ulmer, Stuttgart: 989 S.
- GIGON, A., 1981: Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen. - Verh. Ges. Ökol. 9: 165-172.
- GIGON, A., 1987: A hierarchic approach in causal 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. & P. RYSER, 1986: Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. - I. Definition und Beispiele aus Grünland-Ökosystemen. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 87: 372-387.
- GRIME, J. P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. - J. Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto: 222 S.
- GRIME, J. P., HODGSON, J. G. & R. HUNT, 1988: Comparative plant ecology. - Unwin Hyman, London: 742 S.
- HESS, H. E., LANDOLT, E. & R. HIRZEL, 1976-1980: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. - 2. Aufl. Birkhäuser, Basel: 3 Bde: 858 S., 956 S., 876 S.
- HUNTER, A. F. & L. W. AARSSSEN, 1988: Plants helping plants. - Bio Science 38, 1: 34-40.
- KEDDY, P. A., 1989: Competition. - Chapman and Hall, London: 202 S.
- KRÜSI, B., 1981: Phenological methods in permanent plot research. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 75: 115 S.
- KUHN, U., 1985: Bedeutung des Pflanzenwasserhaushaltes für Koexistenz und Artenreichtum von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion). - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 83: 118 S.
- LANGENAUER, R., 1991: Morphologische und ökologische Ursachen der Zu- und Abnahme charakteristischer Pflanzenarten in einem verschieden bewirtschafteten Trespen-Halbtrockenrasen bei Merishausen (SH). - Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH Zürich: 85 S. + Anhang (Manuskript).
- LEUTERT, A., 1983: Einfluß der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 79: 126 S.
- MAY, R. M., 1982: Mutualistic interactions between species. - Nature 296: 803-804.
- NEWMAN, E. I., 1988: Mycorrhizal links between plants: Their functioning and ecological significance. - Adv. Ecol. Res. 18: 243-270.
- OBERDORFER, E., 1990: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 6. Aufl. Ulmer, Stuttgart: 1050 S.
- ODUM, E. P., 1971: Fundamentals of ecology. - 3. Aufl., Saunders, Philadelphia: 574 S.
- RATHKE 1983: Competition and facilitation among plants for pollination. - In: REAL, L. (ed.): Pollination Biology. - Academic Press. Orlando Fla. 305-329.
- REMMERT, H. (ed.), 1991: The mosaic cycle concept of ecosystems. - Ecol. Studies 85: 168 S., Springer, Berlin.
- RYSER, P., 1990: Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. Experimental field studies in northern Switzerland. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 104: 71 S.
- SCHÄPPI, B., 1989: Kleinräumiger Bodenchemismus und die Verteilung ausgewählter Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen. - Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH Zürich: 77 S. (Manuskript).
- THOMSON, J. D., 1978: Effect of stand composition on insect visitation in two species mixtures of *Hieracium*. - Am. Midl. Nat. 100: 431-440.
- VANDERMEER, J., 1984: The evolution of mutualism. - In: SHORROKS, B. (ed.): Evolutionary Ecology. - Blackwell, Oxford: 221-231.
- VOGT, W., 1984: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Dietgen (Baselland). - Tätber. naturf. Ges. Basell. 32:5-198.
- VON GUNTEN, B., 1987: Experimentelle Untersuchungen zu Mikroklima und Keimlingsentwicklung in Trespen-Halbtrockenrasen. - Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH Zürich, 97 S.
- ZOLLER, H., 1954: Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. - Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 33: 309 S.

Adresse

Prof. Dr. Andreas Gigon, Geobotanisches Institut ETH, Gladbachstrasse 114, CH-8044 Zürich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23_1994](#)

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

Artikel/Article: [Positive Interaktionen bei Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen 1-6](#)