

Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen

Andreas Gigon

The goal of this essay is to give a comprehensive picture of the conditions for the coexistence of different plant species in some alpine grasslands. The correspondence of spatial and functional niche heterogeneity to species heterogeneity is regarded as the most important basis for coexistence. Almost all the relations between niche and species are influenced by the factor 'time' (temporal heterogeneity). Most niche characteristics are due to influences by animals or plants. This means that there is a positive feedback between niche heterogeneity and species richness. Causes for the limitation of species richness in a community are briefly discussed. The hypothesis is presented, that in many cases microevolutionary and microcoevolutionary adaptations are essential for the coexistence of different species in a community.

Coexistence, grassland, micro(co)evolution, niche differentiation.

1. Einführung

Die große Vielfalt an pflanzlichen Lebensformen und Arten fällt jedem Besucher der alpinen Höhenstufe auf. Selbst in homogen erscheinenden Rasenbeständen kommen in einem einzigen Quadratmeter bis zu 30, oft sogar noch mehr verschiedene Pflanzenarten vor. Wie ist es möglich, daß so viele verschiedene Arten auf kleinstem Raum zusammenleben, koexistieren können? Brauchen sie denn nicht alle die gleichen Nährstoffe, Licht, Wärme und Wasser zum Leben? Wieso nehmen nicht einige wenige, besonders gut angepaßte Arten überhand und verdrängen die anderen? Die vorliegende Arbeit ist ein Versuch, Antworten auf diese Fragen zu geben. Besonderes Gewicht wird darauf gelegt, ein umfassendes Bild der Bedingungen zu geben, die die Koexistenz von verschiedenen Pflanzenarten in bestimmten alpinen Rasen ermöglichen. Das soll aber nicht heißen, daß die diesbezügliche Literatur vollständig erfaßt wurde. Auch wurden folgende, mit dem obigen Thema verwandte Fragen nicht behandelt: die Frage, wieso in den betreffenden Rasentypen gerade so viele und nicht mehr oder weniger Arten vorkommen (Ursachen der bestimmten Diversität); ebenso die Frage nach den Ursachen für das Fehlen (Nicht-Koexistenz) bestimmter Arten in den betreffenden Pflanzengesellschaften, also die Frage nach den floristischen Unterschieden zwischen verschiedenen Rasengesellschaften. Dieser Aspekt, bei dem die Konkurrenz eine große Rolle spielt, wird u.a. von GIGON (1971 und in Vorb.) behandelt.

Die Koexistenz kann in alpinen Rasen besonders gut erforscht werden, denn sie haben dafür folgende günstige Eigenschaften:

- relativ einfacher Aufbau, nur Moos- und Krautschicht
 - großer Artenreichtum auf kleinstem Raum
 - Stabilität in der Artengarnitur (vgl. STÜSSI 1970).
- Alpine Rasen sind Klimax- oder alte Dauergesellschaften.
- keine Komplikation der Untersuchungen durch Aussaat, Mahd, Düngung usw.

Trotz dieser besonderen Eigenschaften dürften die alpinen Rasen ein Modell für das Verstehen der Koexistenz auch in anderen Graslandgesellschaften darstellen.

2. Untersuchungsgebiet und untersuchte Pflanzengesellschaften

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Umgebung von Davos, also in den östlichen Zentralalpen. Es umfaßt die über 2250 m liegenden Teile der Bergkette Chüpfenflue (2658 m) - Strelapass (2350 m) - Weißfluhjoch (2693 m), insbesondere die nach SE bis SW geneigten Hänge. Angaben über Klima, Vergletscherung und Geologie (Petrographie) wurden von GIGON (1971) zusammengestellt.

Die Untersuchungen konzentrierten sich auf die folgenden Pflanzengesellschaften:

Das *Nardetum* i.w.S. (Borstgrasrasen), recht stark von Wild bzw. Vieh beweideter, 5-10 cm hoher Rasen mit durchschnittlich 80% Deckungsgrad. Der Boden ist eine, meist über 30 cm tiefe alpine Rasenbraunerde, die aus Gneis oder saurem Schiefer entstanden ist.

Das *Seslerietum* i.w.S. (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*, Blaugrashalde), schwach beweideter, 10-20 cm hoher Treppenrasen mit durchschnittlich 40% Deckungsgrad. Der Boden ist eine meist flachgründige Rendzina aus Dolomit oder Hartkalk. Beide Rasen-

Zusammenpassen:		Heterogenität der Merkmale ökologischer Nischen (Mikrostandorte, "Schlüssellocher") in einem alpinen Rasen-Bestand																								
		Abiogen						Biogen																		
x = direktes Passen von Heterogenität der Pflanzen zu jener der Nischen		Zoogen: (Wild, Vieh, Murmeltiere, Mäuse, Regenwürmer, Insekten etc.)						Phytoген																		
Z = wie x, aber zeitlichen Veränderungen unterworfen		oft über Boden- u. Mikroklima-Faktoren wirkend																								
• = weniger ausgeprägte Beziehung																										
Heterogenität der Pflanzenarten ("Schlüssel")		Wechselndes Wetter	Mikrorelief (Schnee, H ₂ O, Klima)	Bodenbewegungen (Rutschsch., Kammeis)	Gräbtätigkeit (hor. + vert.)	Tritt	Fraß/Selektion	Ausscheidungen	Bestäuber	Verbreiter	Parasiten (+ Krankh.)	Wasser bzw. Textur und Struktur des Bodens	Chemismus (Nährstoffe, Rums, pH, Allelopathie, Streue)	Mikroklima, Masse, Wachstumsgeometrie												
		Z	x	Z	Z	•	Z	•	•	•	Z	Z	•	•	Z	•	•	•	Z	•	•	•	•			
Vorgänge in Serie im Lebenskreislauf	Keimung, inkl. Keimruhe	Z	x	Z	Z	•	Z	•	•	•	Z	Z	•	•	Z	•	•	•	Z	•	•	•	•			
	Keimlingsentwicklung	Z	x	Z	Z	Z	Z	Z	•	•	Z	Z	Z	x	x	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z		
	Jungpflanzenentwicklung gesamt	Z	x	Z	Z	Z	Z	Z	•	•	Z	Z	Z	x	x	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z		
	- Einfluß Wasserfaktor	Z	x	•	•	•	•	•	•	•	•	Z	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
	- Einfluß Chemismus	•	•	•	•	•	•	Z	•	•	•	•	•	x	x	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
	- Weidefestigkeit	Z	•	•	•	Z	Z	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
	Adultes veg. Wachstum, hor. + vert. Blüten (inkl. Phänologie)	Z	x	•	•	Z	Z	Z	•	•	•	•	Z	•	x	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
	Bestäubung	Z	•	•	•	•	•	•	•	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	Produktion reifer Samen	Z	•	•	•	•	Z	•	•	•	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	Samenverbreitung	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Absterben adulter Pflanzen	Z	•	•	•	•	•	Z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
Pflanzenart gesamthaft	→ Ökologische Nische jeder einzelnen Art ist spezifische Kombination von obigen Merkmalen																									

Abb. 1: Qualitatives Schema des Zusammenpassens von Heterogenität der ökologischen Nischen und Heterogenität der Pflanzenarten in einem alpinen Rasen.

Jedes Passen ist eine *Möglichkeit* der Koexistenz verschiedener Arten. Ein Großteil der Stellen des Passens sind zeitlichen Veränderungen (Z) unterworfen, was zusätzliche Heterogenität und somit zusätzliche Möglichkeiten der Koexistenz bedeutet.

typen wurden von GIGON (1971 und in Vorb.) standortskundlich und auch im Hinblick auf die Konkurrenzverhältnisse ausführlich untersucht und werden von VETTERLI (in Vorb.) pflanzensoziologisch beschrieben werden (siehe auch ELLENBERG 1978).

3. Zur Theorie der Koexistenz: Koexistenz durch Zusammenpassen von Nischen- und Artenheterogenität

Die allgemeine Theorie zur Koexistenz ist, daß die Differenzierung der Standorte in verschiedene Mikrostandorte, d.h. die Standortsheterogenität, ein Nebeneinanderwachsen von Arten mit verschiedenen Standortsansprüchen ermöglicht. Wohl die erste detaillierte Untersuchung von Standortsheterogenität ist die "exakte Behandlung" von "Boden und Klima auf kleinstem Raum" durch KRAUS (1911). In der modernen Literatur wird die Standortsheterogenität u.a. mit 'Nischendifferenzierung', 'microhabitat differentiation' und 'microenvironmental heterogeneity' bezeichnet (vgl. z.B. ODUM 1971, GRIME 1979, BRAAKHEKKE 1980).

Die vorliegende Arbeit versucht, diesen allgemeinen Ansatz systematisch weiterzuführen. Dazu wird die gesamte Nischenheterogenität zur gesamten Artenheterogenität in Beziehung gebracht. Dies ist als Matrix in Abb. 1 dargestellt. In dieser Abbildung sind rechts oben Merkmale, in denen sich ökologische Nischen in alpinen Rasen unterscheiden können, zusammengestellt (Standortsheterogenität). Diese Zusammenstellung umfaßt nicht nur die räumlichen, sondern auch die vielen funktionellen Differenzierungen der Nischen (auf die zeitliche Differenzierung wird später eingegangen). Sie beruht im wesentlichen auf Feldbeobachtungen sowie Boden- und Mikroklima-Untersuchungen von GIGON (1971), keimungsökologischen Untersuchungen von SÖYRINKI (1954) und FOSSATI (1980), Bodenuntersuchungen von ZUBER (1968) und RITTER, MATHIEU (1972) sowie auf Sukzessionsuntersuchungen von STÜSSI

(1970). Links in Abb. 1 sind Merkmale zusammengestellt, in denen sich Pflanzenarten in den Ansprüchen an die Nischen unterscheiden können (Heterogenität der Pflanzen). Allgemeine Angaben über die Verschiedenheit von Alpenpflanzen finden sich z.B. in HEGI (1906 ff.), SCHRÖTER (1926), HESS et al. (1976-1980), LANDOLT (1977). Heterogenität in der Keimungsökologie, Jungpflanzenentwicklung und im Ausreifen der Samen beschreiben SÖYRINKI (1954) und FOSSATI (1980), in der Blühphänologie HEGG (1977), in der Verbreitungsbiologie VOGLER (1901) und MÜLLER-SCHNEIDER (1977), im Wurzelwerk SÖYRINKI (1954) und ROCHOW (1956), in den Ansprüchen an Boden- und Konkurrenzverhältnisse GIGON (1971) und in den Beweidungseinflüssen z.B. LÜDI (1940). In der Matrix von Abb. 1 sind jene Stellen, wo Beziehungen zwischen Nischenheterogenität und Artenheterogenität vorliegen, mit "z", "x" und "." eingezeichnet. Diese Stellen symbolisieren die Möglichkeit von Koexistenz. Denn Koexistenz ist nur dann möglich, wenn Heterogenität der ökologischen Nischen und Heterogenität (Verschiedenheit) der Arten zusammenpassen. (Eine sehr vereinfachte Analogie ist das Zusammenpassen von Schlüsselloch und Schlüssel).

Tab. 1: Zusammenpassen der flächenmäßigen Heterogenität ökologischer Nischen zur Heterogenität der Arten in einer alpinen Borstgrasweide (*Nardetum* in GIGON 1971).

(Das Passen der Arten in die verschiedenen Nischen ist oft auch konkurrenzbedingt)

Heterogenität ökologischer Nischen im <i>Nardetum</i>	P A S S E N	Heterogenität von Arten des <i>Nardetum</i>
Windexponierte Buckel	↔	Besonders wind- und frostharte Arten: <i>Loiseleuria procumbens</i> , <i>Antennaria dioeca</i>
Offene, feinerdereiche Stellen, z.B. durch Rutschungen, Viehtritt und Absterben dominanter Arten immer wieder entstehend	↔	Raschkeimende, kurzlebige, niederwüchsige Arten (r-Strategisten), z.B. <i>Gentiana campestris</i> , <i>Euphrasia minima</i> , evtl. <i>Leontodon helveticus</i>
Feuchte und evtl. schattige Stellen z.B. unter Stirnfläche von Viehtreppen	↔	Hygromorphe, schattenertragende Arten, z.B. <i>Polytrichum</i>
Stellen mit viel Ausscheidungen von Murmeltieren; evtl. deshalb nicht abgeweidet (Geilstellen-effekt)	↔	Auffallend gutes Wachstum und Blühen eher hygromorpher, lichtliebender Düngewiesenarten wie <i>Poa alpina</i> , <i>Phleum hirsutum</i> und <i>Ligusticum mutellina</i> , aber auch von <i>Potentilla aurea</i> . Von hier Samenverbreitung in übrige Vegetation?
Ökologische Nischen, die die oben erwähnten, besonderen Merkmale nicht haben	↔	Typische alpine Magerrasenarten sind dominant: <i>Nardus stricta</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Geum montanum</i> (= <i>Sieversia montana</i>)

Einige Beispiele sollen verdeutlichen, was mit dem erwähnten Zusammenpassen gemeint ist. In der alpinen Rasenbraunerde des *Nardetum* gibt es eine ausgeprägte Wurzelschichtung (vgl. ROCHOW 1956 und GIGON 1971). Dies bedeutet, daß die verschiedenen Arten zu den verschiedenen Bodenhorizonten passen. Auch in der flächenmäßigen Verteilung der Arten gibt es ein Passen von Nischenheterogenität zu Pflanzenartenheterogenität (siehe Zusammenstellung in Tab. 1). Dazu soll ein wichtiger Aspekt noch besonders hervorgehoben werden. Die 10-jährige Weiterführung der Wachstumsversuche von GIGON (1971) zeigte, daß die Individuen der im *Nardetum* dominanten Arten *Nardus stricta*^{+) und *Geum montanum* (= *Sieversia montana*) nicht in allen Richtungen gleich stark weiterwachsen, wodurch sie immer dominanter würden. Vielmehr wachsen sie nur in bestimmten Richtungen weiter und sterben in anderen Richtungen ab. Dadurch entstehen immer wieder Nischen, die auch von nicht-dominanten Arten besiedelt werden können. An solchen und anderen konkurrenzarmen Mikrostandorten keimen z.B. *Lotus alpinus*, *Euphrasia minima* und *Gentiana kochiana* bevorzugt (vgl. SÖYRINKI 1954). Ein ähnliches Herumwandern der Arten fand z.B. auch LIETH (1960) in verschiedenen Graslandgesellschaften; er nennt es innere Fruchtfolge. Wir kommen zu einem weiteren Beispiel des Passens von}

+) Namen der Pflanzenarten nach HESS et al. (1976-1980).

Nischen zu Arten. Auf Grund der Arbeit von HORAK, KINZEL (1971) läßt sich annehmen, daß im *Seslerietum* ein Passen der verschiedenen Typen des Mineralstoffwechsels der Pflanzen (Oxalattyp, Kaliumtyp und kalziotropher Typ) zur Verschiedenheit der Nischen besteht (leicht entkarbonatete, humose Nischen; nicht-entkarbonatete, feinerdereiche Nischen; steinig-felsige Stellen). Wie in anderen Grasland-Ökosystemen gilt sicher auch in alpinen Rasen ein ausgeprägtes Passen von Heterogenität der Beweidungseinflüsse (verschiedene Tiere fressen zu verschiedenen Zeiten verschiedene Arten; Verschiedenheit von Tritt- und Dungwirkung) zu Heterogenität der Pflanzen (vgl. dazu z.B. das 'Menü'-Puzzle von Wild und Vieh im Gebirgsgrasland Aethiopiens, das KLÖTZLI 1977 beschreibt). Die große Bedeutung der Weidetiere für die Koexistenz einer großen Zahl verschiedener Pflanzenarten geht indirekt auch aus der Arbeit von LÜDI (1940) im Berner Oberland hervor. Innerhalb von 10 Jahren nach Aufhören der Beweidung nimmt die mittlere Artenzahl in Probeflächen des *Nardetum* von 39 auf 36 ab, im *Seslerietum* von 31 auf 30 und im *Caricetum ferrugineae* von 40 auf 35. Als letztes Beispiel sei erwähnt, daß die Heterogenität der Bestäuber natürlich zur Vielfalt an Blütenformen, -farben und -düften sowie zum Blühzeitpunkt passen muß (und vice versa).

Kehren wir zur Besprechung der Abb. 1 zurück: Auf der Seite der Nischen fällt auf, daß es weit mehr biogene Nischenmerkmale gibt als abiogene. Insbesondere haben Tiere eine große Bedeutung für das Entstehen und Erhaltenbleiben einer großen Vielfalt von Nischen. Es mag erstaunen, daß viele edaphische und mikroklimatische Nischenmerkmale zur Gruppe der biogenen, insbesondere phytogenen Merkmale gerechnet werden. Der Grund dafür ist, daß auch in den Böden der hier behandelten Ökosysteme die Lebewesen für die Bodenbildung eine mindestens ebenso große Bedeutung haben wie die abiotischen Prozesse Verwitterung, Verlagerung usw. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Lebewesen einander immer mehr verschiedene Nischen schaffen; dies ist ein Aspekt, auf den in der Diskussion näher eingegangen wird.

Weiter fällt in Abb. 1 auf, welche große Bedeutung der Keimlings- und Jungpflanzenentwicklung zukommt (viele Stellen des Passens). Dies hat bereits GRUBB (1977) als "importance of the regeneration niche for the maintenance of species-richness in plant communities" hervorgehoben.

In der Abb. 1 sind die meisten Stellen des Passens von Nischen- zu Artenheterogenität mit dem Symbol "Z" gekennzeichnet. Damit soll ausgedrückt werden, daß zeitliche Veränderungen für das Passen von ausschlaggebender Bedeutung sind. So ändert sich z.B. die Heterogenität der Bodenwasserverteilung im Jahresverlauf. Ebenso ändern sich die Nischenmerkmale, die mit den Weidetieren zusammenhängen, sowie die Weidefestigkeit der Pflanzen. Welchen großen Einfluß das von Jahr zu Jahr sich ändernde Wetter auf die Ausreifung und dann die Keimung der Samen hat, wurde von FOSSATI (1980) ausführlich dokumentiert. Fast alle Stellen des Passens weisen also in einer weiteren Dimension, nämlich der zeitlichen, eine Vielfalt auf ('temporal heterogeneity'). Es ist klar, daß diese zusätzliche Heterogenität eine Vergrößerung der Möglichkeit der Koexistenz verschiedener Arten bedeutet.

Es kommt noch etwas weiteres dazu: Die Nischen der einzelnen Arten unterscheiden sich nicht nur in Einzelmerkmalen, sondern in Kombinationen verschiedener Merkmale. Die ökologische Nische ist bekanntlich vieldimensional! Berücksichtigt man dies, so ergeben sich fast unvorstellbar viel mehr verschiedene Nischen als dies in der nur zweidimensionalen Abb. 1 dargestellt ist. Was die Nischenheterogenität betrifft, so muß man nicht erstaunt sein, daß in alpinen Rasen so viele verschiedene Pflanzenarten vorkommen.

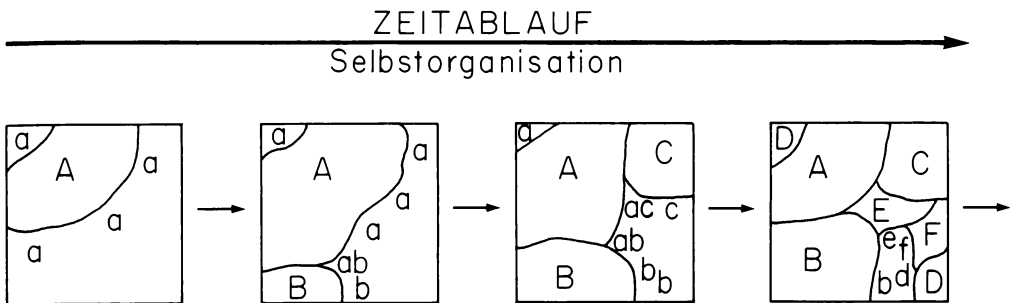
4. Diskussion

Im vorliegenden Versuch einer umfassenden Darstellung wurde als wichtigste Grundlage für die Koexistenz das Passen von Heterogenität der Nischen zu Heterogenität der Pflanzen hervorgehoben (vgl. Abb. 1). Die Heterogenität der Nischen wird aber nicht wie z.B. bei GRIME (1979) nur in räumlicher und zeitlicher Dimension verstanden, sondern auch in anderen funktionellen Dimensionen wie z.B. bezüglich der Beweidung, der Bestäubung und des Parasitenbefalls. Leider kann hier nicht ausführlich auf die große Bedeutung der Tiere für die Nischendifferenzierung eingegangen werden. Es sei lediglich folgende, für menschliche Begriffe eher paradoxe allgemeine Beziehung erwähnt: Gerade die von Menschen als *Störung* der Pflanzen empfundenen Einflüsse der Tiere wie Tritt, Fraß und lokale Überdüngung ermöglichen durch die Schaffung ganz verschiedener Nischen die Koexistenz, ja die 'Weiterkoexistenz' vieler verschiedener Pflanzenarten. Dieses Weiter-Koexistieren wird dann von Menschen als *Stabilität* aufgefaßt (vgl. hierzu auch die 'pulse stability' von ODUM 1971 sowie auch GIGON 1981).

Eine der ausführlichsten Darstellungen der Koexistenz in einer Grasland-Vegetation gibt BRAAKHEKKE (1980). Die in Abb. 1 dargelegten Zusammenhänge entsprechen den von diesem Autor erwähnten Ursachen für den Artenreichtum (also Koexistenzbedingungen im weitesten Sinne) recht gut. Jedoch wird in der vorliegenden Arbeit die zeitliche Differenzierung ('temporal heterogeneity') nicht wie bei BRAAKHEKKE (1980) und vielen weiteren Autoren *neben* die räumliche und funktionelle Heterogenität gestellt. Zeitliche Veränderungen überprägen vielmehr, wie in Kap. 3 dargelegt, so gut wie *alle* Beziehungen zwischen Nischen und Arten.

In der vorliegenden Arbeit wird besonders hervorgehoben, daß die meisten Nischenmerkmale und somit die meisten Möglichkeiten der Koexistenz von Arten *biogen* sind. Daraus ergibt sich eine aufschaukelnde Wechselwirkung (positive Rückkopplung) von Artenreichtum und Nischenvielfalt: Je mehr Arten → desto mehr Nischen → desto mehr Arten usw. Dies ist in Abb. 2a u. b schematisch dargestellt. Natürlich stellt sich dann die Frage, wodurch denn der Artenreichtum begrenzt wird. Wie in Abb. 2b

MODELL DER BIOGENEN ENTSTEHUNG VON IMMER MEHR UND ENGEREN ÖKOLOG. NISCHEN UND IHRER BESIEDLUNG



A, B... = Arten; a, b, ab, c, ac, d, ... bef, df = von Arten A, B... geprägte ökolog. Nischen

Abb. 2a: Modell der biogenen Entstehung von immer mehr und engeren ökologischen Nischen sowie ihrer Besiedlung.

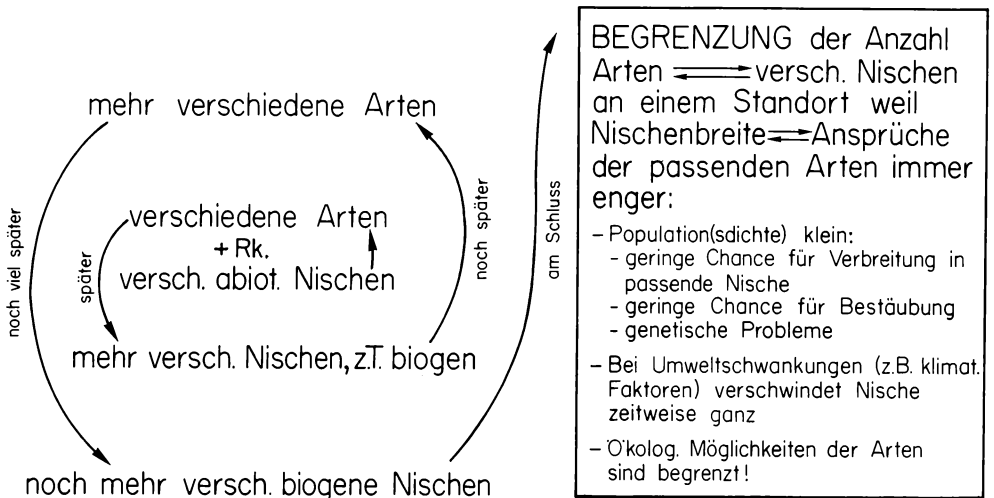


Abb. 2b: Schema der aufschaukelnden Wechselwirkung (= positive Rückkopplung = + Rk.) von Artenzahl und Nischenzahl, sowie Liste einiger Ursachen für die Begrenzung der Artenzahl in einer Pflanzengemeinschaft.

angedeutet, hängt die Begrenzung mit der bei zunehmender Artenzahl immer enger werdenden Nischenbreite, mit genetischen Problemen und anderen Faktoren zusammen. Eine sehr enge Nische wird bei Umweltschwankungen zeitweise ganz verschwinden, was das lokale, evtl. nur vorübergehende Aussterben der Arten bedeutet, die die betreffenden Nischen besiedelten (s. dazu auch BRAAKHEKKE 1980).

Zum Schluß sei noch eine Hypothese zu den Ursachen der Koexistenz formuliert: Bei der Diskussion der Abb. 1 wurde deutlich, welch große Zahl von Stellen des ausgeprägten Zusammenpassens von biogener Nischenheterogenität und Heterogenität der Pflanzenarten es gibt. Wie ist ein solch vielfältiges und komplexes Passen entstanden? Im allgemeinen trifft es nicht zu, daß Arten, die zufällig in eine Nische in einer Klimax- oder Dauergesellschaft gelangen, auch gerade hineinpassen. Eine Lebensgemeinschaft ist kein zufälliges Gemisch von zufällig zusammengetroffenen Arten! Die Arten haben sich im Laufe der Evolution an die betreffenden Standortbedingungen angepaßt. Seit der grundlegenden Arbeit von EHRlich und RAVEN (1964) haben viele Untersuchungen gezeigt, wie das ausgeprägte Zusammenpassen verschiedener Arten oft durch Koevolution entstanden ist (also nicht nur durch einseitige evolutive Anpassung). Bekannte Beispiele sind das Zusammenpassen von Blüten mit ihren Bestäubern und von Leguminosen mit den Rhizobien. Dieses Zusammenpassen ist im Laufe von Millionen von Jahren (ko)evolviert. Neuere Untersuchungen zeigen nun, daß es daneben auch in recht kurzer Zeit (mikro)evolutive Anpassungen der Arten an verschiedene Nischenbedingungen gibt. Dazu seien einige Beispiele erwähnt: ALLARD et al. (1978) konnten zeigen, daß selbst in einem wenige Are großen, höchstens ein bis zwei Jahrhunderte alten Wiesenstück *Avena barbata* je nach dem Bodenwassergehalt (Nischenheterogenität) genetisch verschiedene Sippen bildet. In alpinen Rasen bei Davos fand DICKENMANN (1980) bei *Ranunculus montanus* [Willd. s.l.] eine Mikrodifferenzierung, die mit dem Mikrorelief (Mulde, Abhang, Kuppe) zusammenhängt. In einem nur fünf Meter langen Transekt durch eine Wiese stellte ANTONOVICS (1978) fest, daß je nach Höhe der Pflanzendecke Teilpopulationen von *Plantago lanceolata* mit längeren bzw. kürzeren Blättern und Blütenständen vorkommen. Diese Anpassungen an die phytogene Nischenheterogenität sind nicht etwa modifikativ, sondern genetisch. TURKINGTON, HARPER (1979) stellten in verschiedenen Verpflanzungsversuchen in einer walisischen Dauerwiese fest, daß *Trifolium repens* am besten an jene Grasart genetisch angepaßt ist, mit der es in der Dauerwiese lange Zeit zusammengelebt hatte. Die Grasarten dieser Versuche waren *Agrostis tenuis*, *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne* und *Holcus lanatus*. Bekannt ist, daß sich Insekten relativ rasch genetisch an neue Nischen anpassen, z.B. an neue Pestizide. Außerdem hat PIMENTEL (1968) als Mechanismus für die Koexistenz von etwa gleich 'starken' Konkurrenzpartnern (Insekten), von Pflanze mit Herbivor, von Feind mit Beute sowie von Wirt mit Parasit den genetischen Feedback postuliert und z.T. auch experimentell nachgewiesen. Genetischer Feedback ist die gegenseitige zyklische mikroevolutive Anpassung der Arten aneinander, also Mikro-Koevolution. All diese Untersuchungsergebnisse führen zur Hypothese, daß die miteinander direkt interferierenden Sippen einer Lebensgemeinschaft oft durch Mikroevolution und Mikro-Koevolution mehr oder weniger stark aneinander angepaßt sind. Viele Stellen des Zusammenpassens von Arten und Nischen in Abb. 1 wären demnach nicht nur von den aktuellen zeitlichen Veränderungen überprägt ('temporal heterogeneity'), sondern wären oft auch das Ergebnis (mikro)evolutiver und -koevolutiver Vorgänge. Diese dürften eine besonders präzise Einpassung der Sippen in die Nischen zur Folge haben (ANTONOVICS 1978). Diese Hypothese läßt ein bekanntes Problem des Naturschutzes in einem neuen Licht erscheinen, die Tatsache nämlich, daß es schwierig ist, artenreiche, in der Natur vorkommende Pflanzengemeinschaften durch Zusammnpflanzen der entsprechenden Arten herzustellen, selbst wenn die Standorte dafür günstig sind (für alpine Rasen siehe z.B. die Erfahrungen von LÜDI 1957). Meistens gibt es unerwartete Veränderungen der Artengarnitur. Diese Veränderungen könnten daherrühren, daß die Arten mikro(ko)evolutiv nicht zueinander passen, bzw. es für die 'Ausreifung' passender Beziehungen viel Zeit braucht. Ähnliches dürfte auch beim 'Einpendeln' der Pflanzengemeinschaft nach einer natürlichen oder künstlichen Standortveränderung eine Rolle spielen.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, inwieweit die Hypothese der mikro-evolutiven und mikro-koevolutiven Anpassung der Arten zutrifft. Sollte sie allgemein zutreffen, so ergäben sich daraus Konsequenzen nicht nur für das Verstehen der Koexistenz und die Sukzessionsforschung, sondern u.a. auch für das Verstehen der ökologischen Stabilität (siehe GIGON 1981) und die Lösung vieler Probleme der angewandten Ökologie.

5. Zusammenfassung

Auf Grund von Feldbeobachtungen, standortkundlichen Untersuchungen und von Angaben in der Literatur wurde versucht, ein umfassendes Bild der Bedingungen zu geben, die die Koexistenz vieler verschiedener Pflanzenarten in bestimmten alpinen Rasen ermöglichen. Daraus ergibt sich:

1. Grundlage der Koexistenz ist das Passen von räumlicher und funktioneller Heterogenität der ökologischen Nischen zur Heterogenität der Pflanzenarten (s. Abb. 1).
2. Dieses Passen hängt in fast allen Fällen von zeitlichen Veränderungen der Nischenmerkmale und der Pflanzen (Lebenskreislauf) ab. Zeitliche Heterogenität ist also nicht *neben* räumlicher und funktioneller Heterogenität, sondern als letztere überprägend anzusehen.
3. Die Ursachen der Nischenheterogenität sind vorwiegend Einflüsse der Tiere und Pflanzen, also biogen (s. Abb. 1).
4. Dies bedeutet eine aufschaukelnde Wechselwirkung von Nischenheterogenität und Artenreichtum: je mehr Arten → desto mehr verschiedene Nischen → desto mehr verschiedene Arten usw. (s. Abb. 2). Ursachen für die Begrenzung des Artenreichtums in einer Pflanzengemeinschaft werden kurz diskutiert.
5. Es wird die Hypothese formuliert, daß das ausgeprägte Passen von (biogener) Nischenheterogenität zur Artenheterogenität in vielen Fällen auf evolutiver und koevolutive Anpassung der Arten beruht; und zwar Anpassungen nicht nur in erdgeschichtlichen Zeiträumen, sondern auch im kürzeren mikro-evolutiven und mikro-koevolutive Bereich, der mit der konkreten Lebensgemeinschaft zusammenhängt. Träfe diese Hypothese allgemein zu, so ergäben sich weitreichende Konsequenzen, u.a. auch für die Lösung von Problemen der angewandten Ökologie.

Literatur

- ALLARD R.W., MILLER R.D., KAHLER A.L., 1978: The relationship between degree of environmental heterogeneity and genetic polymorphism. In: (Ed. FREYSEN A.H.J., WOLDENDORP J.W.) Structure and functioning of plant populations. Amsterdam/Oxford/New York (North Holland Publ. Co.): 49-73.
- ANTONOVICS J., 1978: The population genetics of mixtures. In: (Ed. WILSON J.R.) Plant relations of pastures. East Melbourne (CSIRO): 233-252.
- BRAAKHEKKE W.G., 1980: On coexistence: a casual approach to diversity and stability in grassland vegetation. Wageningen (PUDOC): 164 p.
- DICKENMANN R., 1980: Microdifferentiation patterns in *Ranunculus montanus* Willd. s.l. - a preliminary report. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 47: 46-49.
- ERLICH P.R., RAVEN P.H., 1964: Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- ELLENBERG H., 1978: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer): 982 S.
- FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger alpiner Taxa. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 73: 192 S.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden; Konkurrenz- und Stickstoffversuche sowie standortkundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 48: 159 S.
- GIGON A., 1981: Ökologische Stabilität; Typologie und Realisierung. Fachbeitr. Schweiz. MAB-Information 7: 42 S.
- GRIME J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. Chichester/New York/Brisbane/Toronto (Wiley): 222 p.
- GRUBB P.J., 1977: The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. - Biol. Rev. 52: 107-145.
- HEGG O., 1967: Das Blühen im Alpengarten. Jb. Alpengarten Schynige Platte, Beibl. 40: 12 S.
- HEGI G., 1906 ff: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München (J.F. Lehmann)
- HESS H.E., LANDOLT E., HIRZEL R., 1976-1980: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. 2. Aufl. Basel/Stuttgart (Birkhäuser): Bd. 1: 858 S., Bd. 2: 956 S., Bd. 3: 876 S.
- HORAK O., KINZEL H., 1971: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. Öst. Bot. Z. 119: 475-495.
- KLÖTZLI F., 1977: Wild und Vieh im Gebirgsgrasland Aethiopiens. In: (Ed. TÜXEN R.): Vegetation und Fauna. Vaduz (Cramer): 499-512.

- KRAUS G., 1922: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena (Fischer): 184 S. + 4 Taf.
- LANDOLT E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 64: 208 S.
- LIETH H., 1960: Patterns of change within grassland communities. In: (Ed. HARPER J.L.) The biology of weeds. Oxford (Blackwell): 256 p.
- LÜDI W., 1940: Die Veränderungen von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schinigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928/29-1938/39. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel 1939: 93-148.
- LÜDI W., 1957: Erfahrungen mit künstlichen Pflanzengesellschaften im Alpengarten Schinigeplatte, Berneroberrand. Bull. Jardin bot. de l'Etat 27: 605-621.
- MÜLLER-SCHNEIDER P., 1977: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2. Aufl. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 61: 226 S.
- ODUM E.P., 1971: Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia (Saunders): 574 p.
- PIMENTEL D., 1968: Population regulation and genetic feedback. Science 159: 1432-1437.
- RITTER J., MATHIEU D., 1972: Remarques sur la dynamique interne des associations végétales: les relations entre la répartition spatiale des espèces et la géomorphologie. Ann. Sci. Uni. Besançon, 3^{ème} série fasc. 13: 317-331.
- ROCHOW M. von, 1956: Wurzeluntersuchung an subalpinen Grasnarben. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel 1955: 50-64.
- SCHRÖTER C., 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich (Raustein): 1288 S.
- SÖYRINKI N., 1954: Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen I. Ann. bot. Soc. Vanamo 27: 232 S.
- STÜSSI B., 1970: Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939-1965. Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 13 (61): 385 S.
- TURKINGTON R., HARPER J.L., 1979a und b: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. IV. Fine-scale biotic differentiation. J. Ecol. 67: 201-218, 245-254.
- VOGLER P., 1901: Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora 89 (Erg. bd.): 137 S.
- ZUBER E., 1968: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandenrasen) im schweizerischen Nationalpark. Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 11 (60): 79-157.

Adresse

PD Dr. Andreas Gigon
 Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel
 Zürichbergstr. 38
 CH-8044 Zürich 7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [9_1981](#)

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

Artikel/Article: [Koexistenz von Pflanzenarten, dargelegt am Beispiel alpiner Rasen 165-172](#)