

Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. I. [Teil], Definition und Beispiele aus Gruenland-Oekosystemen = Positive interactions between plant species. I [part], definition and examples from grassland ecosystems

Autor(en): **Gigon, Andreas / Ryser, Peter**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech.
Hochschule, Stiftung Rübél, in Zürich**

Band (Jahr): **87 (1986)**

PDF erstellt am: **08.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308793>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten

I. DEFINITION UND BEISPIELE AUS GRUENLAND-ÖKOSYSTEMEN

Positive interactions between plant species

I. DEFINITION AND EXAMPLES FROM GRASSLAND ECOSYSTEMS

von

Andreas GIGON und Peter RYSER

1. EINLEITUNG

In seinen bekannten "Fundamentals of ecology" schreibt ODUM (1971): "The widespread acceptance of Darwin's idea of survival of the fittest as important means of bringing about natural selection has directed attention to the competitive aspects of nature. As a result, the importance of cooperation between species in nature has perhaps been underestimated. At least, positive interactions have not been subjected to as much study as have negative interactions". Diese Aussage trifft, zumindest in bezug auf die höheren Pflanzen, immer noch zu, wie die Prüfung mehrerer neuer

rer Lehrbücher zeigt. Nur die Bedeutung des Mutualismus bzw. der Symbiose im engeren Sinn ist allgemein bekannt, ja, das Konzept erlebt seit den 70er Jahren eine "Renaissance", wie das BOUCHER et al. (1982) und BOUCHER (1985a) ausführlich darlegen. Mykorrhiza, symbiotische Stickstoff-Fixierung der Leguminosen, Blütenbestäubung und Samenverbreitung sind Fälle, an denen Pflanzen beteiligt sind. Aber der Mutualismus, also die obligate gegenseitige Förderung von Arten, ist, wie in Kap. 2 gezeigt wird, nur eine von zehn möglichen Zweierbeziehungen, von denen fünf positive Interaktionen sind. Ueber positive Interaktionen zwischen Pflanzen liegen nur weit verstreute Einzeluntersuchungen aus ganz verschiedenen Oekosystemen vor (siehe vor allem KNAPP 1967). Auch BRAUN-BLANQUET (1964) erwähnt einige Beispiele von positiven Interaktionen zwischen Pflanzen wie z.B. Licht-, Kälte- und Windschutz. Er hält aber in seiner Pflanzensoziologie auf S. 7 fest: "Unumschränkt herrscht hier (im Pflanzenbereich) der Kampf ums Dasein; er regiert direkt oder indirekt alle die unbewussten Aeusserungen des sozialen Lebens der Pflanzen".

Positive Interaktionen zwischen Arten können in Mischkultur zu sichereren und höheren Erträgen führen als die entsprechenden Reinkulturen. Deswegen wird diesen Interaktionen seitens des sogenannten biologischen Garten- und Landbaus und in letzter Zeit auch seitens der sogenannten konventionellen Landwirtschaft und der Forstwirtschaft (mixed cropping, agroforestry, integrierte Schädlingsbekämpfung) zunehmendes Interesse entgegengebracht.

Weiter bestehen Beziehungen zu den immer intensiver bearbeiteten Konzepten der Koexistenz und der Koevolution. Nur detaillierte Untersuchungen können zeigen, ob das Prinzip (oder besser die Hypothese) von ODUM (1971) zutrifft, dass in der Evolution und Entwicklung eines Oekosystems negative Wechselwirkungen bis auf ein Mindestmass zurücktreten zugunsten der positiven Symbiose, die das Ueberleben der aufeinander wirkenden Arten verstärkt.

Seit langem wird das Konzept der positiven Interaktionen auch mit eher naturphilosophischen als rein naturwissenschaftlichen Betrachtungen in Zusammenhang gebracht, wie z.B. der gegenseitigen Hilfe (KROPOTKIN 1902), dem Altruismus, moralischen Kategorien, der Kooperation und der Harmonie zwischen den Arten (siehe z.B. BOUCHER 1985b). In diesem Zusammenhang schreibt ODUM (1971): "Obviously it is time for man to evolve to the mutualism stage in his relations with nature since he is a dependent

heterotroph and his culture is even more dependent and increasingly demanding of resources. If man does not learn to live mutualistically with nature, then like the 'unwise' or 'unadapted' parasite, he may exploit his host to be the point of destroying himself".

In der vorliegenden Arbeit geht es darum, den Begriff der positiven Interaktion insbesondere zwischen höheren Pflanzen klar wissenschaftlich zu definieren. Auf den diesbezüglichen, exotischen Begriffswirrwarr wird dabei aber nicht eingegangen (Tab. 1, und LEWIS 1985). Anhand von Beispielen aus nur einem einzigen Oekosystem, dem mitteleuropäischen Grünland, soll die Bedeutung der positiven Interaktion für das Funktionieren eines Oekosystems diskutiert werden. Damit stellt sich unsere Arbeit in den Rahmen der Untersuchungen des Geobotanischen Institutes während der "Aera Elias Landolt" über Struktur, Funktion und Schutz artenreicher Grünlandökosysteme, sowie über das biologische Gleichgewicht und die ökologische Stabilität (siehe Jahresberichte und Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel, Zürich, seit 1966).

VERDANKUNGEN

Für wertvolle Anregungen danken wir Prof. P. Bolliger, Interkantonales Technikum Rapperswil, Prof. Dr. F. Klötzli, R. Marti, dipl.Natw.ETH und B. Merz, Geobotanisches Institut ETH.

2. DEFINITION UND ERFASSUNG POSITIVER INTERAKTIONEN ZWISCHEN PFLANZENARTEN

Die Interaktionen zwischen zwei Arten können nach MALCOLM (1966) und JACQUARD (1968) in die zehn Typen der Tabelle 1 eingeteilt werden, zwischen denen ein Kontinuum besteht. Das Symbol "+" bedeutet eine Förderung der betreffenden Art, das Symbol "-" eine Hemmung und eine Null bedeutet Indifferenz, Neutralismus bzw. keine Interaktion. Zur eindeutigen Charakterisierung der Beziehung zwischen Arten ist auch entscheidend zu wissen, welchen Effekt die Trennung der Arten voneinander hat, d.h. im wesentlichen, ob die Beziehung fakultativ oder obligat ist. Bei den obligaten Beziehungen, wie z.B. jener zwischen den meisten Baumarten und ihren Mykorrhiza, wird in Tabelle 1 die Förderung durch +* symbolisiert

Tab. 1. Die zehn Typen von Interaktionen zwischen den Arten A und B
 Table 1. The ten types of interactions between the species A and B

+ = Förderung durch den Partner - beneficial effect due to the partner
 - = Hemmung durch den Partner - harmful effect due to the partner
 0 = kein Effekt - no effect
 +* = Förderung in einer obligaten Beziehung - beneficial effect in an obligatory relation

Arten		Typus der Interaktion	nach JACQUARD 1968 z.T. nach MALCOLM 1966 u. z.T. nach ODUM 1971	nach LEWIS 1985	nach SCHAEFER und TISCHLER 1983
A	B				
++	++	positive	Mutualismus	Mutualismus	Symbiose i.w.S.
++	+	"	Teil-Mutualismus, obligate Kooperation	"	"
+	+	"	Protokooperation	"	"
++	0	"	Kommensalismus	Kommensalismus	Parabiose
+	0	"	Protokommensalismus	"	"
++	-	gemischte	Obligater Parasitismus, Frassbeziehung, Antagonismus	Agonismus	Antibiose
+	-	"		"	"
0	-	negative	Amensalismus, Antibiose	Amensalismus	"
-	-	"	Konkurrenz i.e.S.	Konkurrenz	"
0	0	keine	Neutralismus	Neutralismus	Neutralismus

(bei MALCOLM 1966 und JACQUARD 1968 durch eine spezielle Kolonne mit den Effekten der Trennung). Mit den Symbolen +, +*, 0 und - ergeben sich rein kombinatorisch die zehn erwähnten Typen von Zweierbeziehungen. Hier ist noch beizufügen, dass die fakultativen Beziehungen in vielen Fällen nicht artspezifisch sind. Beispielsweise spielt es wohl keine entscheidende Rolle, ob der Frostschutz empfindlicher Orchideensprosse durch Gras-, Kraut- oder gar aufwachsende Straucharten geschieht.

Als **positive Interaktionen zwischen zwei Arten** sollen im folgenden die fakultativen oder obligaten Beziehungen bezeichnet werden, bei denen durch das Zusammenleben mindestens einer der Partner eine Förderung und der andere keine Hemmung erfährt. In der Tabelle 1 sind es die ersten fünf Interaktionen. Einige der Namen dieser Interaktionen sind zumindest für die höheren Pflanzen unbrauchbar: so besteht zwischen Pflanzen kaum je eine echte Kooperation (Zusammenarbeit) und einen Kommensalismus (Tisch- oder Fressgemeinschaft) kann man sich nur für Tiere vorstellen (weitere Diskussionen siehe z.B. bei SCHAEFER und TISCHLER 1983, LEWIS 1985). Am einfachsten und eindeutigsten ist es, die Beziehungen mit den Symbolen +, +*, 0 und - zu charakterisieren.

Gemäss unserer Definition sind alle positiven Interaktionen bezüglich des betrachteten Merkmals **synergistisch**, indem die "Gesamtleistung" der beiden Arten beim Zusammenleben grösser ist als die Summe der Leistungen beim Alleinleben. Allerdings kann eine "grössere Gesamtleistung" auch bei der "gemischten Interaktion" des Antagonismus (+-) vorkommen, wenn die Förderung der einen Art grösser ist als die Hemmung des Partners (Beispiel: hemiparasitische Scrophulariacee und Wirtspflanzen).

Für die **Erfassung der positiven Interaktionen** muss, wie bei anderen ökologischen Phänomenen, das zu betrachtende **Organisationsniveau** genau festgelegt werden; in unserem Fall ist es jenes der Arten bzw. Populationen und nicht jenes der Individuen innerhalb einer Population oder jenes ganzer Oekosysteme. Dies bedeutet die Festlegung zeitlicher und räumlicher Rahmenbedingungen und zu betrachtender Merkmale (siehe auch GIGON 1984).

Bezüglich **der Zeit** soll die Förderung beim tatsächlichen Zusammenleben aber auch die Schaffung günstiger Lebensbedingungen für nachfolgende Arten desselben Oekosystems als positive Interaktionen auf dem Artniveau gelten (letzteres wird auch als Metabiose, innerer Fruchtwechsel oder zyklische Förderung bezeichnet; siehe Kap. 3.2a). Schafft ein Oekosystem für ein nachfolgendes günstige Bedingungen (Sukzession), so stellt dies

keine positive Interaktion auf dem Art-, sondern eine solche auf dem Oekosystem-Niveau dar.

In **räumlicher Hinsicht** sollen nur die förderlichen Beziehungen zwischen verschiedenartigen Individuen oder Populationen desselben oder wenigstens benachbarten Oekosystems als positive Interaktion auf dem Artniveau gelten. Interaktionen innerhalb einer Population, z.B. die gegenseitige Schaffung eines günstigeren Bestandesklimas bei den Fichten an der alpinen Waldgrenze, gehören nicht dazu. Fernwirkungen, wie z.B. Wasserversorgung hangabwärts gelegener Pflanzen durch Nadelhölzer, die weit oben am Hang Nebelniederschlag aus der Luft kondensieren, stellen nicht Interaktionen auf dem Art- sondern solche auf dem Oekosystemniveau dar.

Häufig betrachtete Merkmale für die Erfassung positiver Interaktionen sind Biomasse, Samenproduktion, Netto-Primärproduktion, relative Wachstumsrate, Höhe der Pflanzen und Gesundheit. Je nach dem betrachteten Merkmal können sich jedoch ganz verschiedene Interaktionen ergeben. So stellte MARTI (in Vorb.) bei Versuchen in Trespenrasen fest, dass im Mischbestand mit den anderen Arten nur 3% der Individuen von Bromus erectus einen Krankheitsbefall zeigten, gegenüber 10% bei Individuen die an konkurrenzfreien Mikrostandorten wuchsen (also offenbar indirekte Förderung durch die anderen Arten). Andererseits ist die Horstfläche der Bromus-Individuen im Mischbestand nur 61% von jener der Individuen an konkurrenzfreien Mikrostandorten (Hemmung durch andere Arten).

In bestimmten Fällen sind die positiven Interaktionen ohne aufwendige Untersuchungen zu erfassen (siehe Kap. 3). So sieht man in manchen alpinen Rasen bei Davos sofort, dass Ranunculus grenierianus durch Cirsium spinosissimum indirekt gefördert wird. Diese stachelige Art hält die Weidetiere fern, so dass der Hahnenfuss doppelt so üppig aufwachsen kann. In vielen Fällen sind die positiven Interaktionen jedoch nicht so evident, sondern müssen durch Messungen und Experimente, die statistisch recht anspruchsvoll sein können (BESSON 1971), nachgewiesen werden. Nur der exakte Vergleich des Wachstums von Pflanzen neben einer Hecke mit solchen ohne Hecke kann positive Effekte der Hecke (Windschutz, Refugium von Nützlingen) beweisen. Vor allem im Landwirtschaftsbereich gibt es viele vergleichende Untersuchungen des Verhaltens einer Art in Mischkultur mit jenem in Reinkultur. Wächst unter sonst gleichen Bedingungen die Art "A" in Mischkultur mit der Art "B" besser als in Reinkultur und "B" in Mischkultur nicht schlechter als in Reinkultur, so liegt eine positive Interaktion vor. Dies kann aber zweierlei bedeuten:

1. Die Art "A" wird durch die Art "B" tatsächlich gefördert.

Beispiel: Nicht-Leguminosen werden durch die Versorgung mit Stickstoff seitens benachbarter Leguminosen gefördert.

2. Die Art "A" wird nicht durch die Art "B" gefördert, sondern nur durch die Nicht-Anwesenheit anderer Individuen der Art "A" selbst. Für "A" ist also die interspezifische Konkurrenz mit "B" weniger hemmend als die intraspezifische Konkurrenz (Beispiele in Kap. 3.1f).

Um zu unterscheiden, ob Situation 1 oder 2 vorliegt und um die Interaktion zu quantifizieren, sind folgende Kulturen nötig: "A", "AA", "AB", "BB", "B", wobei "A" bzw. "B" Kulturen mit einer bestimmten Dichte (Pflanzen pro Fläche) sind; "AA" doppelt so dicht wie "A".

Das Ergebnis solcher Kulturversuche hängt unter anderem stark von den für die Charakterisierung der Interaktion gewählten Merkmalen, von der gewählten Saat- und Pflanzendichte und vom Zeitpunkt der Messungen ab. Weitere methodische Angaben finden sich z.B. DE WIT (1960), JACQUARD (1968) und BESSON (1971).

3. BEISPIELE POSITIVER INTERAKTIONEN ZWISCHEN PFLANZENARTEN VON GRÜN- LAND DER KOLLINEN UND MONTANEN STUFE MITTELEUROPAS

Diese Beispiele sind von ganz unterschiedlicher Qualität, von einfachen Beobachtungen im Feld zu Analogieschlüssen zwischen verschiedenen Ökosystemen bis zu statistisch bearbeiteten Ergebnissen von Feld- oder Laborversuchen. Die geförderten Arten werden in den Fallbeispielen immer zuerst genannt. Die Nomenklatur der Pflanzen erfolgt so weit möglich nach HESS et al. (1976-1980).

3.1. POSITIVE INTERAKTIONEN ZWISCHEN ZWEI PFLANZENARTEN OHNE BETEILIGUNG ANDERER ORGANISMEN

a) Physische Stützung durch benachbarte Pflanzen

Getreidemischkulturen (z.B. von Roggen und Weizen) werden bekanntlich durch Gewitterstürme weniger stark zu Boden geworfen als Reinkulturen (KOBLET 1965); ein ähnlicher positiver Effekt spielt wohl auch im Grünland. So ist es denkbar, dass z.B. Dactylis glomerata in Reinkul-

tur eher niedergeworfen wird als in Mischungen mit hochwachsenden, stabilen Kräutern wie Chrysanthemum leucanthemum und Centaurea jacea. Diese Arten könnten zudem auch eine Stütze für kletternde Arten wie Vicia sepium darstellen. Nach TRENBATH und ANGUS (1975) ist dadurch eine bessere vertikale Verteilung und somit ein besserer photosynthetischer Wirkungsgrad der Blattfläche möglich.

b) **Festigung rutschender Substrate durch benachbarte Pflanzen**

Aus den Untersuchungen von JENNY-LIPS (1930) geht hervor, dass z.B. Polygonum viviparum, Gentiana clusii und Scabiosa lucida auf alpinem Karbonatschutt vorwiegend dann vorkommen, wenn dieser durch Festuca pumila, Dryas octopetala, Sesleria coerulea oder andere Arten am Abwärtsrutschen gehindert wird. Daneben spielt auch die Anreicherung humoser Feinerde durch die Schuttstauer eine Rolle. Ähnliche positive Wirkungen dürften auch im Grünland an Steilhängen der kollinen und montanen Stufe vorkommen.

c) **Schutz vor Frost und Hitze durch benachbarte Pflanzen**

Für die von VOGT (1984) untersuchten frostempfindlichen Ophrys insectifera, O. apifera, O. sphegodes und O. fuciflora dürfte eine Decke aus (auch abgestorbenen) Sprossen oder Blättern anderer Arten einen wirksamen Frostschutz darstellen (siehe auch GEIGER 1961). Ähnliche positive Interaktionen bestehen sicher auch für bestimmte andere empfindliche Arten und auch bezüglich extremer Hitze bzw. Lufttrockenheit, vor allem für Keimlinge.

d) **Förderung durch Verminderung des Salzgehaltes des Bodens durch benachbarte Pflanzen**

Aus den Untersuchungen von BEEFTINK (1985) in einer niederländischen Salzmarsch geht hervor, dass Plantago maritima an bestimmten Standorten in Anwesenheit von Limonium vulgare besser wächst als allein. Vermutlich vermindert L. vulgare den Salzgehalt des Bodens so, dass für den nicht so ausgeprägten Halophyten P. maritima die Bedingungen besser sind. Ähnliche positive Interaktionen sind auch für das mitteleuropäische Grünland denkbar.

e) **Chemische Förderung durch benachbarte Pflanzen**

Wie eine eingehende Literatursuche ergab, ist die direkte Förderung von Pflanzen durch Ausscheidungen anderer Pflanzenarten (Nährstoffe, Wachstumsstoffe, Entgifter) viel seltener als die Hemmung (Allelopathie). HAMILTON und BUCHHOLTZ (1955) stellten dazu fest, dass Keimlinge vieler Pflanzenarten auf Luzernefeldern durch die Anwesenheit lebender Rhizome von Agropyron repens im Wachstum gehemmt wurden (z.B. Veronica peregrina, Polygonum persicaria, Oxalis stricta, Setaria glauca und Trifolium repens), andere hingegen (Taraxacum officinale, Plantago rugelii) erfuhren eine signifikante Förderung. Die Autoren postulieren, wie früher auch OSVALD (1947), dass die hemmende oder fördernde Wirkung von der Konzentration einer wachstumsstoffähnlichen Substanz abhängt und dass die Konzentrationsabhängigkeit von Art zu Art variiert.

Auf Filterpapier, das in Petrischalen mit dest. Wasser befeuchtet war, stellte KNAPP (1967) bei der Keimlingsentwicklung positive Interaktionen zwischen Trifolium repens und Dactylis glomerata sowie zwischen Dactylis glomerata und Festuca rubra fest. Inwieweit diese Ergebnisse auf die Situation im Feld übertragbar sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

In vielen Fällen, in denen chemische Ausscheidungen eine positive Rolle spielen, geht die Wirkung nicht direkt von Pflanze zu Pflanze, sondern über die Hemmung von Pathogenen oder Schädlingen (siehe Kap. 3.2).

f) **Förderung durch geringe interspezifische Konkurrenz im Vergleich zur intraspezifischen**

Vor allem im Landwirtschaftsbereich gibt es hierzu viele Beispiele; untersucht wurde fast immer der Ertrag. JACQUARD (1968) fand bei der Auswertung der Feldversuche von CAPUTA (1948) eine gegenseitige Förderung von Dactylis glomerata und Festuca pratensis sowie Lolium multiflorum. Die mehrjährigen Versuche von BESSON (1971) zeigen zeitweise positive Interaktionen zwischen folgenden Arten (nicht immer gesichert): Dactylis glomerata, Chaerophyllum silvestre, Taraxacum officinale, Ranunculus friesianus und Chaerophyllum silvestre, und ganz zu Versuchsbeginn Taraxacum officinale und Chaerophyllum silvestre. In allen diesen Mischkulturen ist der Ertrag grösser als aus den Reinkulturen vorausgesagt werden würde.

Die Abbildung 1a zeigt den zeitlichen Verlauf der Interaktion zwischen Taraxacum officinale und Dactylis glomerata. Bei dieser Art ist nach BESSON (1971) die interspezifische Konkurrenz allgemein schwächer als die intraspezifische, was einer Förderung durch den Partner

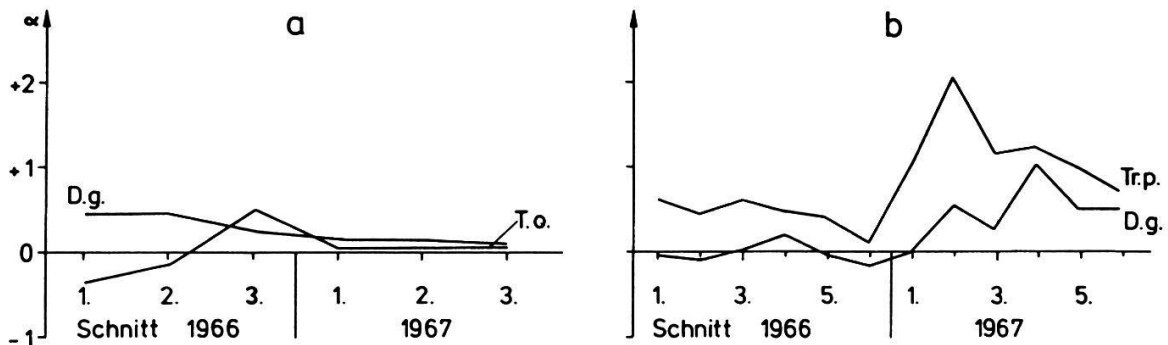


Abb. 1. Interaktionen zwischen a) Dactylis glomerata (D.g.) und Taraxacum officinale (T.o.) und b) D. glomerata (D.g.) und Trifolium pratense (Tr.p.) im 3-Schnitt-, bzw. 6-Schnitt-Verfahren in Feldversuchen von BESSON (1971).

Fig. 1. Interactions between a) Dactylis glomerata (D.g.) and Taraxacum officinale (T.o.) and b) D. glomerata and Trifolium pratense (Tr.p.) in field experiments harvested three, respectively six times per year (after BESSON 1971)

α = die relative plastische Abweichung des Ertrages der betreffenden Art infolge der Interaktion mit dem Partner (siehe JACQUARD 1968)
the relative plastic deviation of the yield of the individual species due to the interaction with the partner (see JACQUARD 1968)

$\alpha > 0$ = Förderung - beneficial effect

$\alpha < 0$ = Hemmung - harmful effect

gleichkommt. Taraxacum officinale wird am Anfang durch Dactylis glomerata gehemmt (- + Interaktion); später entwickelt er grundständige Blatttrichter, die die Grasblätter beiseite schieben und die dadurch immer besser mit Licht versorgt werden (++ Interaktion).

3.2. POSITIVE INTERAKTIONEN ZWISCHEN ZWEI PFLANZENARTEN MIT BETEILIGUNG VON MIKROORGANISMEN, PILZEN UND TIEREN

Bei diesen Beispielen handelt es sich gesamthaft gesehen um Dreier- oder Mehrfachbeziehungen.

a) Förderung von Gräsern und Kräutern durch Leguminosen mit ihren stickstoffliefernden Knöllchenbakterien

Diese positive Interaktion ist derart bekannt, dass nur kurz darauf eingegangen zu werden braucht. Allerdings gibt es viele Fälle von Förderung, die aber keine positive Interaktion im Sinn von Kap. 2 sind, weil die Leguminosen in Mischkultur schlechter wachsen als in Reinkultur. Echte positive Interaktionen bezüglich des Ertrages pro Flächeneinheit in Feldversuchen stellten z.B. CAPUTA (1948) bei Lotus corniculatus, Phleum pratense und Festuca pratensis fest und BESSON (1971) bei Trifolium pratense und Dactylis glomerata, Chaerophyllum silvestre, Ranunculus friesianus und Taraxacum officinale.

Die Abbildung 1b zeigt aus seinen Versuchen den zeitlichen Verlauf der immer "positiver" werdenden Interaktion zwischen Trifolium pratense und Dactylis glomerata. Für T. pratense ist die unten beschriebene Verminderung letaler Pilzinfektionen durch die Anwesenheit von Partnerpflanzen wichtig, für D. glomerata die Stickstoffversorgung durch die Leguminose und der bereits erwähnte Unterschied zwischen intra- und interspezifischer Konkurrenz.

TURKINGTON und HARPER (1979) postulieren für eine Standweide in Wales einen kleinräumigen Zyklus der Förderung oder wenigstens Ermöglichung des Vorkommens der Arten: Trifolium repens → Lolium perenne → Alopecurus pratensis und/oder Dactylis glomerata → z.B. Anthoxanthum odoratum oder Agrostis tenuis → Trifolium repens → usw.

b) Verminderung von Pilzinfektionen durch Wirkungen benachbarter Pflanzen

Wie die Feldversuche von BESSON (1971) statistisch gesichert zeigen, sinkt die Individuenzahl von Trifolium pratense in binären Mischkulturen mit Dactylis glomerata, Chaerophyllum silvestre, Ranunculus friesianus und Taraxacum officinale in ein bis zwei Jahren viel weniger stark ab als in Reinkultur. In dieser sind die Schäden durch die Ascomyzeten Sclerotinia trifoliorum und Erysiphe polygoni stärker als in den Mischkulturen, in denen die benachbarten Pflanzen die Uebertragung von Sporen von einer Kleepflanze zur nächsten erschweren. Nach BAEUMER (1960) werden in Topfversuchen die Wurzeln von Trifolium pratense durch solche von Lolium perenne vor einer schädigenden Fusarium-Infektion teilweise geschützt, wobei wasserlösliche Wurzelabscheidungen eine Rolle spielen. Ähnliche Effekte kommen auch zwischen Ackerpflanzen und sogenannten Unkräutern vor (antiphytopathogenes Potential, siehe z.B. SCHIPPERS 1974) und werden im (biologischen) Gartenbau erwähnt (KOEPF et al. 1980).

- c) **Verminderung von Insektenfrass durch Wirkungen benachbarter Pflanzen**
Die europäische Grünlandart Medicago sativa wird in Kalifornien in Gebieten mit grossflächigem und reinem Anbau durch Raupen des Heufalters Colias philodice eurytheme Boisduval viel stärker geschädigt als in Gebieten, in denen auch andere Vegetationen vorhanden sind. Der Grund ist, dass in diesen Vegetationen, u.a. auf sogenannten Unkräutern die Brackwespe, Apanteles medicaginis Muesebeck ihren lebenswichtigen Honigtau und Nektar findet. Ausserdem parasitiert die Brackwespe den Heufalter und fördert so indirekt Medicago sativa. Dies bedeutet auch zugleich eine positive Interaktion zwischen M. sativa und den sogenannten Unkräutern (siehe ALLEN und SMITH 1958). Eine bemerkenswerte positive Interaktion wurde auch von TAHVANAINEN und ROOT (1971) in Mischkulturen von Kohl und Tomate festgestellt. Kohl wird in der Mischkultur vom Blattkäfer Phyllotreta cruciferae Goeze weniger stark befallen als in Reinkultur, weil dessen chemotaktisches Such- und Orientierungsvermögen durch die Tomatenpflanzen beeinträchtigt wird oder diese gar Repellentien ausscheiden. Inwieweit diese und ähnliche, vor allem im sogenannten biologischen Garten- und Landbau beschriebenen Fälle (KOEPPF et al. 1980) auch im Grünland vorkommen, müssen eingehende experimentelle Untersuchungen zeigen.
- d) **Verminderung von Viehfrass durch Wirkungen benachbarter Pflanzen**
In einer Viehweide in der Nähe von Oxford stellten HARPER und SAGAR (1953) fest, dass Gras- und Kleeblätter neben Ranunculus-Arten, besonders R. bulbosus, weniger stark abgebissen waren als ohne Ranunculus. Dieser fördert also indirekt die Nachbarpflanzen. Der Grund ist, dass das Vieh R. bulbosus und seine Nachbarpflanzen meidet, weil der Hahnenfuss das Glykosid Ranunculin enthält, das beim Zerkauen das Lakton Protoanemonin freisetzt. Dieses kann auf der Lippe und auf der Zunge Blasen erzeugen und zu Verdauungsstörungen führen. Die indirekte Förderung von Weidepflanzen durch die Nachbarschaft von Disteln und sicher auch von anderen stacheligen Arten wurde bereits in Kap. 2 erwähnt.
- e) **Förderung der Bestäubung durch Wirkungen benachbarter Pflanzen**
THOMSON (1978) stellte fest, dass bei den mitteleuropäischen Habichtskräutern das gelbblühende Hieracium piloselloides in der Nachbarschaft des orangeblühenden H. aurantiacum häufiger von Hummeln besucht und bestäubt wird als ohne diesen Nachbarn. Der Grund ist, dass die Hummeln durch die orangefarbenen Blüten stärker angelockt werden als durch die gelben, diese aber auch bestäuben, wenn sie im Bestand sind. Das Beispiel stammt aus Ruderalvegetationen Wisconsins; sicher gibt es ähnliche auch in mitteleuropäischen Wiesen und Weiden. Zu den beiden Arten ist beizufügen, dass sie zur Untergattung Hieracium pilosella Fries gehören, bei der neben der sexuellen auch asexuelle Fortpflanzung vorkommt (HESS et al. 1976-1980). Weitere Mechanismen für eine positive Interaktion im Bereich der Bestäubung werden von BOUCHER et al. (1982) postuliert. Die Abfolge des Blühens der verschiedenen Arten in einem Bestand könnte für das Leben der Bestäuber wichtig sein, da sie dadurch über eine längere Zeit Nahrung finden. Dies dürfte für die Bestäubung aller Arten günstig sein.

4. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die bisherigen Ausführungen zeigen, dass positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten ein verbreitetes ökologisches Phänomen sind. Jedoch sind diese Interaktionen aus verschiedenen Gründen schwierig zu erfassen: weil sie je nach dem gewählten raumzeitlichen Rahmen und dem betrachteten Merkmal verschieden angesehen werden können, weil sich die "Mechanismen" der verschiedenen Interaktionen stark voneinander unterscheiden, und weil die Interaktionen im Verlauf der Zeit ändern können (siehe Kap. 2 und 3). Auch ist ausser bei den obligaten Beziehungen nicht leicht auszumachen, was für eine Art positiv ist. Ist z.B. die Förderung des Wachstums von Gräsern infolge der Stickstoffversorgung durch Leguminosen einfach immer positiv? Kann dadurch nicht beispielsweise das Abgefressenwerden oder die Krankheitsanfälligkeit erhöht werden? Was positiv bewertet wird, ist oft stark anthropomorph getönt; nur eingehende Untersuchungen können hier ein objektiveres Bild vermitteln.

Ein weiteres schwer lösbares Problem ist, dass die Interaktionen zwischen zwei Arten nicht isoliert betrachtet werden dürfen, sondern in ihren Verflechtungen mit den anderen Arten. Betrachtet man drei Arten, so sind bereits 64 verschiedene, mit den Symbolen "+", "+*", "O" und "-" charakterisierbare Typen von Interaktionen denkbar. Extrapolationen von Zweier- auf Mehrfachbeziehungen sind im allgemeinen nicht sinnvoll, und Interaktionen zwischen mehr als zwei bis drei Arten können intellektuell nicht leicht durchschaut werden.....

Schliesslich ist auch die Evolution und Koevolution positiver Interaktionen schwierig zu erfassen, nicht zuletzt, weil das Denken allzu sehr auf den "Kampf ums Dasein" ausgerichtet ist (siehe Kap. 1).

Auch wenn man nur einen einzigen Oekosystemtyp, das Grünland der kollinen und montanen Stufe Mitteleuropas, betrachtet, fällt die grosse Vielfalt ganz verschiedener positiver Interaktionen auf, wie sie in Kap. 3 dokumentiert ist. Dazu kommen noch weitere, in anderen Oekosystemen zwischen Pflanzen nachgewiesene positive Interaktionen, die auch im Grünland vorhanden sein dürften. Beispiele hierzu sind der Windschutz durch benachbarte Pflanzen (für ackerbauliche Mischkulturen siehe z.B. RADKE und HAGSTROM 1976), die Mobilisierung von Nährstoffen durch Wurzelabscheidungen (MARSCHNER 1985) und die Förderung von Keimung und Jungpflanzenentwicklung durch lebende oder abgestorbene Pflanzen anderer

Arten, wie das vor allem aus Wäldern wohlbekannt ist (KNAPP 1967, LEIB-
UNDGUT 1982, u.a.).

Neben den in Kap. 3.2. dargelegten indirekten gibt es natürlich auch di-
rekte positive Interaktionen zwischen Pflanzen und Bakterien (symbioti-
sche Stickstofffixierung der Leguminosen), Pflanzen und Pilzen (Mykorrhhi-
za, Flechten) und Pflanzen und Tieren (Bestäubung, Verbreitung, Förde-
rung durch Frass, Schaffung besonders nährstoffreicher oder konkurrenz-
armer Mikrostandorte (siehe z.B. LEUTERT 1983)). Schliesslich hängen
Auf- und Abbau im Oekosystem, also meist Hunderte von Primärproduzenten-
arten und Tausende von Konsumenten- und Destruentenarten gesamthaft ge-
sehen, mutualistisch voneinander ab. All dies weist darauf hin, dass für
das Verstehen der Artengarnitur eines Oekosystems die Kenntnis der
Interaktionen zwischen den Arten ebenso wichtig ist, wie theoretische
Diversitätsmodelle.

Die Beispiele unterstreichen die Bedeutung der positiven Interaktionen
auf allen Organisationsstufen. Die bisher der Konkurrenz zugemessene Be-
deutung erscheint in diesem Licht als überschätzt. Gründe hierfür sind
unter anderem, dass bisher vor allem die Prozesse, die zu Unterschieden
zwischen verschiedenen Grünlandassoziationen führen, bearbeitet wurden,
und hier spielt die Konkurrenz eine grosse Rolle. Innerhalb eines ein-
zelnen (Dauer-)Oekosystems sind jedoch die Koexistenz der Arten, Gleich-
gewichte und Stabilität das Auffallende. Für diese Phänomene spielen ne-
ben Konkurrenzgleichgewichten, Nischenheterogenität, "gap-dynamics" und
ähnliche Strukturen und Funktionen wie wir gesehen haben, auch die posi-
tiven Interaktionen zwischen den Arten eine wichtige Rolle. Es ist vor-
gesehen, diese Interaktionen experimentell zu erforschen und zu versu-
chen, sie in den Gesamtzusammenhang der Oekosysteme, mit ihren mehreren
Tausend Arten und ihren Gleichgewichten zu stellen - ein anregendes und
wichtiges, aber sehr anspruchsvolles neues Forschungsgebiet.

ZUSAMMENFASSUNG

Positive Interaktionen sind fakultative oder obligate Beziehungen, bei denen ein Partner eine Förderung und der andere keine Hemmung erfährt. Fünf von zehn theoretisch möglichen Typen von Beziehungen zwischen zwei Arten sind positive Interaktionen. Für ihre Erfassung ist es unerlässlich, jeweils einen raumzeitlichen Rahmen und das zu betrachtende Merkmal festzulegen. Es werden zahlreiche Beispiele ganz verschiedener direkter positiver Interaktionen zwischen Grünlandarten und von solchen mit Beteiligung von Mikroorganismen, Pilzen und Tieren zusammengestellt. Berücksichtigt man nun noch die direkten positiven Interaktionen zwischen den Pflanzen und Arten dieser Organismengruppen sowie die gesamtgesellschaftlich gesehen mutualistischen Beziehungen zwischen den Produzenten und den Destruenten sowie den Konsumenten im Oekosystem, so wird die grosse Bedeutung der positiven Interaktionen deutlich. Diese Interaktionen werden wegen der Ueberbetonung von Konkurrenz und Kampf ums Dasein oft übersehen.

SUMMARY

Positive interactions are the facultative or obligatory relationships leading to beneficial effects for one of the partners and no harmful effects for the other. Five out of ten theoretically possible types of relationships between two species are positive interactions. For their assessment it is essential to define a spatio-temporal frame of reference and the ecological parameter to be considered. Numerous examples of direct positive interactions between grassland species and of positive interactions involving microorganisms, fungi and animals are compiled. If one further considers the direct positive interactions between plants and species of these groups of organisms and also the overall mutualistic relations between producers and decomposers as well as consumers in the ecosystem, the great importance of positive interactions becomes evident. These interactions are often overlooked because of the overemphasis of competition and the struggle for existence.

LITERATUR

- ALLEN W.W. and SMITH R.F., 1958: Some factors influencing the efficiency of *Apanteles medicaginis* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae) as a parasite of the alfalfa caterpillar, *Colias philodice eurytheme* Boisduval. *Hilgardia* **28**, 1-42.
- BAEUMER K., 1960: Ueber die Wirkung von Rotklee- und Weidelgraswurzeln auf die Entwicklung von *Trifolium pratense* L. und *Fusarium spec.* *Angew. Bot.* **34**, 45-55.
- BEEFTINK A., 1985: Interactions between *Limonium vulgare* and *Plantago maritima* in the Plantagini-Limonietum on the Boschplaat, Terschelling, the Netherlands. *Vegetatio* **61**, 33-44.
- BESSON J.-M., 1971: Nature et manifestations des relations sociales entre quelques espèces végétales herbacées. *Ber.Schweiz.Bot.Ges.* **81**, 319-397.
- BOUCHER D.H. (Hrsg.), 1985a: The biology of mutualism: ecology and evolution. Croom Helm, London/Sydney. 388 S.
- BOUCHER D.H., 1985b: The idea of mutualism, past and future. In: BOUCHER

- D.H. (Hrsg.), *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Croom Helm, London/Sydney. 1-28.
- BOUCHER D.H., JAMES S. and KEELER K.H., 1982: *The ecology of mutualism*. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* **13**, 315-347.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964: *Pflanzensoziologie*. (3. Aufl.). Springer, Wien/New York. 865 S.
- CAPUTA J., 1948: *Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung*. Diss. ETH Zürich. 127 S.
- DE WIT C.T., 1960: *On competition*. *Versl.Landbouwk.Onderz.* Wageningen NL, **66**, 82 S.
- GEIGER R., 1961: *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. (4. Aufl.). Vieweg, Braunschweig. 646 S.
- GIGON A., 1984: *Typologie und Erfassung der ökologischen Stabilität und Instabilität, mit Beispielen aus Gebirgsökosystemen*. *Verh.Ges.f.Oekologie* **12**, 13-29.
- HAMILTON K.C. und BUCHHOLTZ K.P., 1955: *Effect of rhizomes of quackgrass (Agropyron repens) and shading on the seedling development of weedy species*. *Ecology* **36**, 304-308.
- HARPER J.L. und SAGAR G.R., 1953: *Some aspects of the ecology of buttercups in permanent grassland*. *Proc.Br.Weed Control Conf.* **1**, 256-265.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1976-1980: *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete*. (2. Aufl.). Birkhäuser, Basel. 3 Bde, 858 S., 956 S., 876 S.
- JACQUARD P., 1968: *Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs*. *Oecol.Plant.* **3**, 137-168.
- JENNY-LIPS H., 1930: *Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt*. *Phytosoziologische Untersuchungen in den Glarner Alpen*. *Beih.Bot.C'blatt* **46**, Abt.II, 119-296.
- KNAPP R., 1967: *Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen*. (2. Aufl.). Ulmer, Stuttgart. 266 S.
- KOBLET R., 1965: *Der landwirtschaftliche Pflanzenbau*. Birkhäuser, Basel. 829 S.
- KOEPF H.H., PETERSSON B.D. und SCHAUMANN W., 1980: *Biologisch-dynamische Landwirtschaft*. (3. Aufl.). Ulmer, Stuttgart. 303 S.
- KROPOTKIN P., 1902: *Mutual aid - a factor of evolution*. Neuaufkl. von H. RITTER, 1976: *Gegenseitige Hilfe in der Tier- und Menschenwelt*. Ullstein, Frankfurt/Berlin/Wien. 333 S.
- LEIBUNDGUT H., 1982: *Europäische Urwälder der Bergstufe*. Haupt, Bern/Stuttgart. 308 S.
- LEUTERT A., 1983: *Einfluss der Feldmaus, Microtus arvalis (Pall.), auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Oekosystemen*. *Veröff.Gebot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, **79**. 126 S.
- LEWIS D.H., 1985: *Symbiosis and mutualism: Crisp concepts and soggy semantics*. In: BOUCHER D.H. (Hrsg.), *The biology of mutualism*. Croom Helm, London/Sydney. 29-39.
- MALCOLM W.M., 1966: *Biological interactions*. *Bot.Rev.* **32**, 243-254.
- MARSCHNER H., 1985: *Nährstoffdynamik in der Rhizosphäre*. *Ber.Deutsch. Bot.Ges.* **98**, 291-309.
- ODUM E.P., 1971: *Fundamentals of ecology*. (3. Aufl.). Saunders, Philadelphia. 574 S. Uebersetzt durch OVERBECK J. und E, 1983: *Grundlagen der Oekologie*. 2 Bde. Thieme, Stuttgart. 836 S.
- OSVALD H., *Equipment of plants in the struggle for space*. (In Schwedisch). *Växtodling* **2**, 288-303.
- RADKE J.K. und HAGSTROM R.T., 1976: *Strip intercropping for wind protection*. In: *Multiple cropping*. American Society of Agronomy, Spec.publ. **27**, 201-222.

- SCHAEFER M. und TISCHLER W., 1983: Wörterbuch der Biologie. Oekologie (2. Aufl.). UTB 430. Fischer, Stuttgart. 354 S.
- SCHIPPERS B., 1974: Stabilizing mechanisms in soil microflora. Proc.1st Int.Congr.Ecol., The Hague, The Netherlands 1974. PUDOC, Wageningen. 311-315.
- TAHVANAINEN J.O. und ROOT R.B., 1972: The influence of vegetational diversity in the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Oecologia* **10**, 321-346.
- THOMSON J.D., 1978: Effect of stand composition on insect visitation in two species mixtures of *Hieracium*. *Am.Midl.Nat.* **100**, 431-440.
- TRENBATH B.R. und ANGUS J.F., 1975: Leaf inclination and crop production. *Field Crop Abstr.* **28**, 231-244.
- TURKINGTON R. und HARPER J.L., 1979: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. *J.Ecol.* **67**, 201-218.
- VOGT W., 1984: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Diegten (Baselland). *Tätber.naturf.Ges. Basell.* **32**, 5-198.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. Andreas GIGON
Peter RYSER, dipl.Natw.ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich